



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

Sergey Grebelnyi

CLONING IN NATURE

**A PART PLAYING BY
GENE RECOMBINATION STOPPAGE
IN FAUNA AND FLORA FORMATION**

Saint-Petersburg
2008

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

С. Д. Гребельный

КЛОНИРОВАНИЕ В ПРИРОДЕ

**РОЛЬ ОСТАНОВКИ
ГЕНЕТИЧЕСКОЙ РЕКОМБИНАЦИИ
В ФОРМИРОВАНИИ ФАУНЫ И ФЛОРЫ**



Санкт-Петербург
2008

Главный редактор — директор Зоологического института РАН, доктор биол. наук, чл.-корр. РАН *О.Н.Пугачев*

Научный редактор — доктор биол. наук, проф.
В.В.Хлебович

Редакционная коллегия:

академик РАН *А.Ф.Алимов*, д.б.н. *А.О.Аверьянов*,
проф. *Н.В.Аладин*, проф. *Н.Б.Ананьева*, *Т.А.Асанович*,
чл.-корр. РАН *Ю.С.Балашов*, д.б.н. *А.В.Балушкин*,
проф. *В.Я.Бергер*, чл.-корр. РАН *И.С.Даревский*,
проф. *В.Р.Дольник*, проф. *В.Ф.Зайцев*, проф. *М.В.Крылов*,
проф. *Ю.В.Мамкаев*, проф. *Г.С.Медведев*,
к.б.н. *Е.Л.Мархасева* (учен. секретарь), проф. *Р.Л.Потапов*,
д.б.н. *Б.И.Сиренко*, к.б.н. *М.К.Станюкович*,
проф. *С.Я.Цалолыхин*

Рецензенты:

доктор биол. наук, проф., чл.-корр. РАН *И.С.Даревский*
Зоологический институт РАН

доктор биол. наук, проф. *А.К.Дондуа*
Санкт-Петербургский государственный университет

доктор биол. наук, проф., чл.-корр. РАН *Н.Н.Цвелёв*
Ботанический институт РАН

Работа над книгой поддержана Российским фондом
фундаментальных исследований (проект № 08-04-01670-а)

Издание осуществлено при финансовой поддержке программы
президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофонда»

ISBN 978-5-98092-022-7

© С. Д. Гребельный, 2008

© ЗИН РАН, 2008

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

В течение ряда лет автор принимал участие в работе возглавляемого мной семинара «Клон в зоологии» при Зоологическом институте РАН и проникся масштабностью проблемы. Его доклады не всегда были посвящены собственно различным сторонам явления клонирования. Они захватывали более широкий круг вопросов (вплоть до гибридизации у млекопитающих) и всегда содержали размышления о специфике организмов с ограниченной или нарушенной рекомбинацией, в том числе о том странном феномене, который систематики принуждены именовать «клональным видом».

Сильной стороной автора я всегда считал и считаю рассмотрение актуальных проблем современной биологии с позиций «традиционной генетики». Отсюда и его интерес к связи клональности с полиплоидией, гибридизацией, рекомбинацией, вторичными видоизменениями мейоза и др. В разработке этих вопросов у С. Д. Гребельного несомненные и значительные успехи.

Свою задачу научного редактора я, воспитанный в свое время мудрым мэтром этого дела проф. А. А. Стрелковым, вижу в первую очередь в том, чтобы максимально

содействовать изложению позиций автора, сохраняя присущий ему стиль, хотя я на его месте меньше злоупотреблял бы метафорами, особенно в названиях разделов книги. Естественно, у меня возникли критические замечания, которым не следует придавать оценочного значения.

Первое замечание касается того обстоятельства, что положению автора об эволюционном тупике облигатного партеногенеза противоречит факт полного отсутствия самцов в классе (согласно другим классификациям — отряде) бделлоидных коловраток, которые, видимо, и эволюционировали исключительно при партеногенетическом размножении. Правда, судя по монографии по этой группе Л. А. Кутиковой (2005), изменчивость морфологических признаков особей среди бделлоидных выражено слабее, чем у других Rotatoria. Важный вопрос о партеногенезе бделлоидных коловраток в предлагаемой книге подвергнут недостаточно подробному анализу.

Также неоднозначным мне представляется вопрос об эволюционной бесперспективности сезонного партеногенеза, рассмотренного автором только на примере Cladocera. В тоже время на видах с перемежающимся партеногенетическим и половым размножением у коловраток, трематод, тлей и перепончатокрылых (где наблюдается полиэмбриония) можно видеть, что именно в конкурентной борьбе возникают «удачные» клоны, дающие затем массу половых особей, носителей тех самых «удачных» генов, которые обеспечивают успех. Таким образом, популяция будущего года сразу же насыщается полезными аллелями. Только так, в групповом отборе в клонах могут появиться заведомо не способные к образованию половых индивидуумов особи-камикадзе (Хлебович,

1999, 2002) — они получают гены от половых особей, вобравших гены, отобранные в составе клонального генотипа. Более того, создается впечатление, что именно при смене способов размножения микроэволюционные процессы идут быстрее, и глубже проявляются морфофизиологические адаптации — вплоть до быстрого видообразования в экспериментах (Шапошников, 1966, 1978). При этом в сложном жизненном цикле эволюционно продвинутой фазой оказываются не депрессивные половые стадии (особенно самцы), а партеногенетические особи клона.

Отмечу также, что представления автора о «библиотеке старых аллелей» имеют весьма старые корни: *«...Запас не проявляющихся в развитии генов, которые могут мутировать в гены, проявляющиеся в развитии, влечет за собой высокую изменчивость <...> и позволяют (неотении — В. Х.) иногда обнаружить в дальнейшем пышный расцвет прогрессивной эволюции»* (Кольцов, 1936, с. 520). Об этом же мы (Лабас и Хлебович, 1976) писали несколько позже. В то же время несомненная заслуга автора в том, что он наметил пути проверки своей гипотезы современными методами молекулярной биологии.

Мои замечания — предмет дальнейших дискуссий на нашем семинаре и экспериментальных проверок, планы которых инициируются материалом содержательной и интересной книги. Надеюсь, что работа С. Д. Гребельного привлечет внимание широкой аудитории биологов разных направлений и поколений и принесет им несомненную пользу.

В. В. Хлебович

Санкт-Петербург, июнь 2008 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Прежде чем приступить к основному предмету этой книги, я бы хотел отдать долг уважения и признательности людям, которые способствовали ее написанию. Здесь я выражаю глубокую благодарность многочисленным коллегам: зоологам, ботаникам и генетикам, в течение десяти лет принимавшим участие в обсуждении рукописи, которая несмотря на очень широкий спектр вопросов, так или иначе касающихся клонирования, сохранила весьма ограниченный объем. Этим я обязан прежде всего постоянному общению с сотрудниками Зоологического института, которые, будучи в основном консервативно настроенными систематиками, своими вопросами и возражениями не позволяли мне излишне отклоняться от основного объекта наших исследований — таксономического вида.

Работая с музейными коллекциями Зоологического института, я не имел возможности пользоваться многими современными методами и по необходимости черпал материал для теоретических размышлений из литературы, из чужих работ. Этот недостаток способствовал вместе с тем почти неограниченному расширению круга обсуждаемых групп животных. Начав с констатации партеногенеза у

актиний (по исследованному с помощью электрофореза полиморфизму белков), я стал собирать сведения об ограничении генетической рекомбинации у более высоко организованных и лучше изученных позвоночных животных.

Помимо помощи зоологов-систематиков (к.б.н. Б. А. Коротяева, зарубежного члена Лондонского линнеевского общества В. М. Колтуна, чл.-корр. РАН И. С. Даревского) я особенно обязан моим университетским наставникам — профессору Л. Н. Серавину и заведовавшему в течение многих лет кафедрой зоологии беспозвоночных СПбГУ к.б.н. А. А. Добровольскому, а также профессору Л. З. Кайданову, ободравшим меня в начальный период, при сборе разнородных фактов, относящихся к клональным видам. В то время работа по этой теме многим еще не казалась столь перспективной и заманчивой.

Позже, когда некоторые нетривиальные выводы, касающиеся эволюционных способностей клональных популяций, потребовали уже более критического обсуждения, немалую помощь мне оказали замечания к.б.н. В. Г. Маликова, к.б.н. Н. И. Абрамсон, к.б.н. П. П. Стрелкова (младшего) и проф. В. Г. Кузнецовой. Благодаря участию д.б.н. В. Р. Алексеева и московских профессоров Н. Н. Марфенина и чл.-корр. РАН В. В. Малахова предлагаемая теперь вниманию читателей книга была частично опубликована в виде кратких журнальных статей. Однако наиболее острыми и доброжелательными оппонентами в дискуссии о генетических системах гибридных по происхождению видов позвоночных животных для меня оставались к.б.н. Л. Я. Боркин и к.б.н. Г. А. Лада — крупнейшие в России знатоки зеленых лягушек.

Помимо лиц, участвовавших в обсуждении на ежегодных сессиях и семинарах в стенах Зоологического института РАН, я должен с благодарностью упомянуть коллег, которые взяли на себя труд прочитать рукопись с начала до конца и сделали многочисленные полезные замечания. Это — сотрудники петербургских академических институтов и университета академик РАН С. Г. Инге-Вечтомов, проф. А. К. Дондуа, проф. А. И. Гранович (СПбГУ); чл.-корр. РАН Н. Н. Цвелёв, к.б.н. Д. В. Гельтман, д.б.н. А. В. Родионов (БИН); проф. В. Я. Бергер (Беломорская биол. станция ЗИН); д.б.н. М. С. Раутиан (Петергофский биол. ин-т), проф. Я. М. Галл (СПбФ ИИЕТ). Всем им я в равной мере признателен за внимание к моей работе и благожелательную критику.

Санкт-Петербург, май 2008 г.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Несколько лет назад неожиданно модными стали публичные рассуждения о так называемом «биологическом разнообразии», проще сказать, о числе знакомых и неизвестных организмов, которые мы в обыденной жизни и в научном обиходе привыкли с разной степенью строгости различать в качестве самостоятельных видов. С давних времен в сознании натуралистов удерживается самое уважительное отношение к виду. При этом, несмотря на широкий разброс мнений о его критериях, систематики обычно сходятся в том, что виды близких родов и семейств представляют собой явления соизмеримые, более или менее равноценные. Может быть поэтому они кротко примирились с утверждениями популяризаторов науки о том, что все виды — и массовые, широко распространенные, и редкие, и даже реликтовые, сохранившиеся в ограниченном ареале — одинаково важны для сохранения природных сообществ. И все же далеко не все виды унаследовали от предков и демонстрируют в разнообразии особей весомую часть приобретенного в ходе эволюции генетического полиморфизма, не все отделены от ближайших родственников значительным периодом независимого

развития. Объем собственной, самостоятельно нажитой наследственной информации, в конечном счете определяющей различия между близкими видами, не всегда велик. Репродуктивная изолированность видов во многих случаях также не есть результат накопившихся случайных или адаптивных особенностей. Часто она обеспечивается действием совсем других механизмов.

Открывшаяся в недавнее время (благодаря секвенированию генома человека, мыши, шимпанзе и других организмов) возможность прямого сравнения генетических текстов, принадлежащих разным видам, даст, как ожидают, в скором времени возможность более объективно судить о самостоятельности видов, о способах их изоляции друг от друга и о скорости дивергенции. Но традиционное убеждение зоологов в том, что популяции всех или почти всех видов состоят из самцов и самок, свободно, не селективно скрещивающихся между собой, до сих пор мешает осознать то, в какой степени генетическая система вида (т. е. совокупность механизмов размножения и особенностей наследования признаков) может отличаться от идеальной схемы, приписываемой двуполом популяциям. Ботаники, благодаря более широкому распространению у растений вегетативного размножения, самоопыления и прочих нарушений панмиксии, уже давно уделяют гораздо больше внимания разнообразным вариантам апомиктического развития, описанию необычных генетических систем, и в этом отношении намного опередили зоологов.

В области зоологической систематики до сих пор превалирует получившее заслуженное признание представление о полиморфном, широко распространенном,

разделенном на географические расы виде. Оно, безусловно, полезно для понимания процессов расселения, изоляции и постепенного обособления видов, но зачастую применяется теперь ко всем видам, в том числе и к видам, показывающим явные нарушения «свободного скрещивания». Мнение о малочисленности партеногенетических и других клональных и полуклональных форм в большой степени основано на незнании. Очень многие широко распространенные, часто встречающиеся и хорошо представленные в музейных коллекциях виды при внимательном рассмотрении демонстрируют те или иные признаки ограничения генетической рекомбинации. С этой особенностью в ряде случаев и связано их процветание.

Работая с давно известными и, как кажется, хорошо изученными формами, мы нередко не можем понять некоторых их свойств, поскольку почти всегда смотрим на них как на обычные двуполые виды. Иногда эти формы показывают необыкновенное однообразие на огромных пространствах или, наоборот, очень широкий полиморфизм в какой-то части ареала, обнаруживают необычные соотношения полов (вплоть до полного отсутствия самцов) или непременное обитание совместно с близким видом, сосуществование (без смешения и интрогрессии признаков) нескольких дискретных цветовых или размерных рас.

Трудности, с которыми сталкиваются специалисты, описывая и классифицируя виды, заставляют еще раз задуматься о том, что «биологическое разнообразие», о котором так много говорят и пишут в последнее время, состоит не только в огромном числе видов, изучаемых, охраняемых и истребляемых людьми, но и в разнообразии

решений, которыми располагают животные, растения и другие организмы для сохранения, передачи потомству и изменения всей совокупности своих наследственных черт.

Эта книга в основном посвящена естественному *клонированию*, т.е. наблюдающемуся в природе размножению без рекомбинации (без обычного при половом размножении комбинирования родительских генов). В ней прежде всего рассматриваются особенности клональных рас и видов в сравнении с двуполыми, но, кроме того, проводимое в ней постоянное сопоставление клональных и двуполых форм помогает лучше понять процессы, протекающие и в обычных популяциях, где в каждом поколении идет скрещивание особей, где потомство наследует признаки обоих родителей, всякий раз — в новых сочетаниях. Яркие примеры нарушения рекомбинации позволяют полнее описать ее роль в развитии двуполых популяций и видов.

ГЛАВА 1

ХОРОШО ИЗУЧЕННЫЕ ПРИМЕРЫ КЛОНИРУЮЩИХСЯ ФОРМ

1.1. Дафнии. Остановка рекомбинации на сезон

Жизненный цикл водяных блох рода *Daphnia* обычно включает более или менее длительный период партеногенетического размножения. Во время него сменяется несколько поколений, состоящих из одних только самок, без спаривания и оплодотворения отрождающих молодь женского пола (рис. 1). Затем, чаще всего осенью, при наступлении неблагоприятных условий, в потомстве партеногенетических самок появляются самцы. Тогда, после спаривания, на спинной стороне тела самки, на месте выводковой камеры, образуется плотная защитная капсула, *эфиппиум* (рис. 2), заключающая одно или несколько оплодотворенных покоящихся яиц, которые способны пережить продолжительную диапаузу (Hebert, 1987; Hebert *et al.*, 1989; Alekseev & Lampert, 2001). Во время очередной линьки эфиппиумы сбрасываются и могут храниться в донных осадках многие годы (Hairston, 1995), но большая

часть потомства выходит из покоящихся яиц уже ближайшей весной.

Для изучения изменчивости природных популяций дафний настоящий, менделевский генетический анализ с учетом расщепления в потомстве применялся, разумеется, не часто, хотя было известно, что при скрещивании самца и самки аллели сегрегируют нормально, а при партеногенетическом размножении как гомозиготные, так и гетерозиготные сочетания аллелей наследуются без изменений (Hebert & Ward, 1972). Более заметные успехи в этой области были достигнуты только после исследования изоферментов методом электрофореза.



Рис. 1. Самка *Daphnia pulex* с партеногенетическими яйцами. (Упрощено, по Клаусу из Гроббена: Grobбен, 1917)

Молекулы ферментов и других растворимых белков, кодируемые разными аллелями одного генного локуса, различаются по скорости движения в электрическом поле. Благодаря этому удается установить, сколько вариантов строения фермента присутствует в данной популяции, а также отличить гетерозиготные особи от гомозиготных. С помощью электрофореза оказалось возможным показать, что потомство, произведенное партеногенетическим путем, всегда имеет тот же генотип, что и материнская особь. Это строго доказано при изуче-

нии в электрическом поле. Благодаря этому удается установить, сколько вариантов строения фермента присутствует в данной популяции, а также отличить гетерозиготные особи от гомозиготных. С помощью электрофореза оказалось возможным показать, что потомство, произведенное партеногенетическим путем, всегда имеет тот же генотип, что и материнская особь. Это строго доказано при изуче-

нии полиморфных локусов в сотнях клональных линий *Daphnia magna* (Hebert & Ward, 1972, 1976). Вместе с тем показано, что фенетически различаемые клоны отличаются по плодовитости, скорости роста, выживаемости и размерам новорожденных рачков, а также по выносливости к низкому содержанию кислорода, к изменениям температуры и по другим признакам (Potts & Fryer, 1979; Hebert *et al.*, 1985; Weider & Lampert, 1985; Carvalho, 1987; Carvalho & Crisp, 1987; Paris *et al.*, 1988).

Существенные различия наблюдаются между популяциями дафний в больших прудах и мелких пересыхающих лужах. Когда мелкие временные водоемы заполняются водой, молодые дафнии развиваются из оплодотворенных покоящихся яиц. В таких только что возникших популяциях частоты аллелей полиморфных локусов хорошо соответствуют правилу Харди-Вайнберга, как это и должно быть у обычных двуполых животных, как это и бывает у

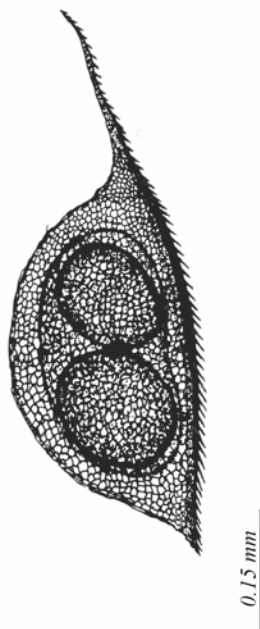


Рис. 2. Эфиippium *Daphnia similis*, защитная капсула, в которой оплодотворенные покоящиеся яйца могут сохранять жизнеспособность в течение многих лет. (Из Фернандо и др. с изменениями: Fernando *et al.*, 1987)

большинства зверей и птиц. Однако с началом партеногенетического размножения конкуренция между клональными линиями, состоящими из потомков разных самок, приводит к исключению клонов, обладающих меньшей жизнеспособностью или плодовитостью. В мелких водоемах, которые часто подвергаются пересыханию или промораживанию, межклональная конкуренция чаще прерывается половым размножением, которое после диапаузы восстанавливает широкий полиморфизм популяции, обеспечиваемый множеством случайных сочетаний генов, возникающих в результате скрещиваний.

В крупных же водоемах, где условия обитания более стабильны и партеногенез удерживается в течение более продолжительного времени, конкурентное исключение клонов заходит дальше, и электрофоретический анализ отчетливо показывает преимущественное выживание немногих высокогетерозиготных клонов. Такое явление можно считать неизбежным следствием остановки половой генетической рекомбинации* и, как было от-

* Здесь и далее под «рекомбинацией» я имею в виду совокупность всех тех процессов, которые приводят к образованию новых сочетаний генов (и локусов, и наполняющих их аллелей). Такое употребление термина мы встречаем в работах И. Б. Райкова, 1975; Гранта (Grant, 1971; Грант, 1980, 1984, 1991); А. Г. Самовара, 1992; Денга и Линча, 1996 (Deng & Lynch, 1996), Гродницкого, 2002. В отличие от них Айяла (1980) и некоторые другие авторы используют его в более узком смысле — как синоним *кроссинговера*. В. В. Кушев (1971) разъясняет узкое и широкое понимание термина, но его книга посвящена в основном кроссинговеру и конверсии.

мечено Янгом, «**избыток гетерозигот** оказывается общей чертой долго существующих популяций *Daphnia*» (Young, 1979, p. 965; 1983; Мэйнард-Смит, 1981; Lynch & Deng, 1994; Deng & Lynch, 1996).

Подобная той, что наблюдается у дафний, сезонная смена клонов описана Гомесом и его соавторами (Gómez *et al.*, 1995) для популяций коловратки *Brachionus plicatilis* в прудах одной из провинций Испании (Torreblanca Marsh, Castellon). В трех расположенных недалеко друг от друга водоемах (Poza Sur, Poza Norte и Canal Central) в течение всего года прослежена последовательная смена форм, отличающихся по размерам и пропорциям тела. Электрофоретический анализ четырех полиморфных локусов позволил выявить в общей сложности 13 клонов, различающихся по набору аллелей. Одни клоны встречались весной, другие — с весны по осень, третьи развивались в зимний период — с осени по весну. Исследователи подчеркивают, что, хотя время полового размножения совместно обитающих форм накладывалось, поток генов между ними был явно ограничен, так как частоты аллелей были далеки от харди-вайнберговского равновесия. Сложный статистический анализ связи генотипов с факторами среды показал, что клоны экологически специализированы. На этом основании был сделан вывод о том, что изучаемая коловратка, *Brachionus plicatilis*, представляет собой целый комплекс видов (Gómez *et al.*, 1995), с чем едва ли можно согласиться. Легче было бы принять, что различия близких форм коловраток вызваны какой-то особенностью, препятствующей контакту между особями или (на ином уровне) не допускающей перемешивания генов. Последнее предположение, быть может, достойно большего внимания, поскольку, как мы увидим дальше, механизмы, ограничивающие рекомбинацию, бывают весьма тонки и разнообразны.

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

Самым приметным и неоспоримым признаком прекращения нормальной половой рекомбинации генов, наверное, можно считать отсутствие в популяции самцов. Давно известно, что некоторые виды представлены не только в музейных коллекциях, но и во многих природных местобитаниях одними только самками. Эти так называемые однополые (*unisexual* или *all-female*) формы могут принадлежать к видам, которые в других частях своего ареала представлены обычными двуполоыми популяциями.

Еще Вандель, работавший с европейскими мокри-

цами, обратил внимание, что если двуполоя и партеногенетическая формы, относимые систематиками к одному или к двум близким видам, разобщены географически (а не составляют, как в случае с дафниями, фазы жизненного цикла), то партеногенетическая форма обычно распространена гораздо шире (Vandel, 1926, 1928, 1931, 1940). Позднее Суомалайнен собрал очень богатый материал, касающийся этого явления, относящийся к жукам-долгоносикам. Он называет целый ряд видов семейства Curculionidae (*Otiobrychus scaber*, *O. nodosus* (syn. *dubius*), *O. chrysocomus*,



Рис. 3. Самка из партеногенетической популяции *Otiobrychus ligustici*. (Из Hoffmann, 1950)

O. lepidopterus (syn. *salicis*), *O. sulcatus*, *Polydrusus mollis*, *Liophloeus tessulatus*), для которых известны партеногенетические (обычно полиплоидные) и двуполые расы. Двуполые почти во всех случаях имеют очень ограниченный ареал в горах центральной и южной Европы, а партеногенетические распространены широко (Suomalainen, 1969; Korotyaev, 1996).

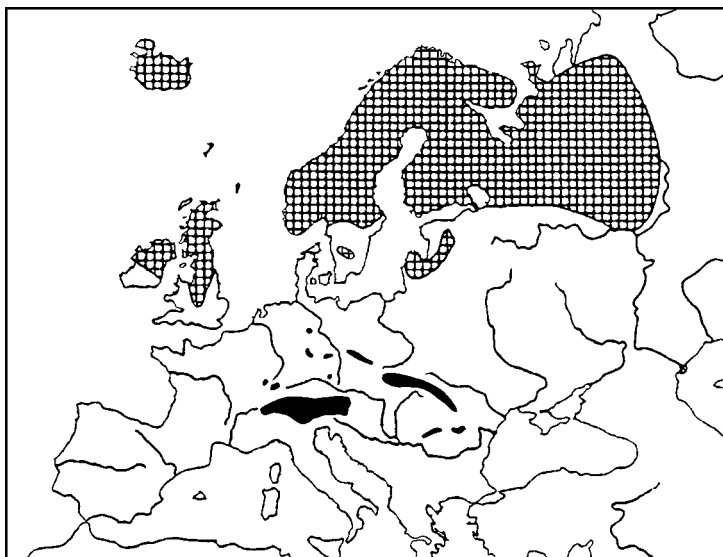


Рис. 4. Географическое распространение *Otiorhynchus nodosus*. Ареал двуполой диплоидной расы (в центральной Европе) показан черным; область, занятая партеногенетическими полиплоидными расами (в северной Европе), заштрихована. (По: Holdhaus & Lindroth, 1939 из Suomalainen, 1948)

Otiorhynchus scaber обитает в еловых лесах Европы. Это — некрупный (примерно полсантиметра длиной) малоподвижный жук, не способный к полету. Он достигает

большой численности на благоприятных для него участках и может считаться не слишком опасным, но все же вредителем леса. Диплоидные двуполое популяции живут в весьма ограниченной области, в восточных Альпах, зачастую вместе с полиплоидными партеногенетическими расами. Триплоидная раса занимает центральную Европу, вместе с ней во многих местах встречается и тетраплоидная, но она идет дальше на север, достигая в Скандинавии 64° северной широты (Jahn, 1941; Suomalainen *et al.*, 1976).

С помощью электрофореза белков Суомалайнен и его соавторы исследовали полиморфизм двуполой популяции из Плеша (Plesch) в Австрии, а также огромного числа партеногенетических популяций. Ими изучены образцы из трех центральноевропейских триплоидных, четырех центральноевропейских тетраплоидных и 123 североевропейских тетраплоидных популяций (Suomalainen & Saura, 1973; Saura *et al.*, 1976).

Каждая партеногенетическая, клональная популяция* состоит из нескольких генотипически различных кло-

* *Клональная популяция*, строго говоря, не заслуживает названия *популяции*, поскольку не представляет собой *совокупности способных к скрещиванию особей* (см. Dobzhansky, 1935; Timoféeff-Ressovsky, 1939; Майр, 1947; Stebbins, 1950; Тимофеев-Ресовский и др., 1973), и все же этот нестрогий термин довольно часто встречается в литературе. Под ним обычно имеют в виду группу клональных линий, происходящих каждая от одной особи. Они размножаются с помощью механизмов, не допускающих обмена генами, не черпают аллели из общего «котла» и, следовательно, не обладают общим генофондом. Систематики на основании морфологического сходства относят их к одному виду.

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

Поскольку материал по тетраплоидным популяциям более обширен, в континентальной Европе и Скандинавии обнаружены 75 тетраплоидных клонов. Они гетерозиготны по трем локусам с одним и тем же (!) сочетанием аллелей*, гомозиготны по шести другим локусам и имеют варьирующий набор аллелей в остальных 11 изученных полиморфных локусах (по этим 11 локусам, собственно, и идентифицируются клоны). Большинство клонов встречается более чем в одной популяции, хотя вклад их далеко не равный — три массовых клона составляют половину всех собранных жуков.

Самую красивую картину географического разделения однополой партеногенетической и двуполой формы дает *Otiorhynchus nodosus* (syn. *O. dubius*). Он обладает так называемым аркто-альпийским ареалом (Suomalainen, 1969), формирование которого обычно связывают с историей четвертичных оледенений. Согласно разным, но по существу очень близким гипотезам, аркто-альпийские (или, что то же, борео-монтанные) виды растений и мелких наземных беспозвоночных животных

* Найдены только две особи, имеющие в одном локусе иное аллельное сочетание.

пережили последнее плейстоценовое оледенение в свободных ото льда местах в Скандинавии, либо (что кажется более вероятным) расселились на север после отступления ледника из рефугиумов центральной Европы (Holdhaus & Lindroth, 1939; Suomalainen *et al.*, 1976). В пользу последнего предположения говорит современное распространение *Otiorhynchus dubius*: тетраплоидные популяции этого вида, состоящие только из самок, населяют Скандинавию, Шотландию, Ирландию и Исландию, в то время как «обыкновенная» диплоидная раса отмечена только в горах центральной Европы (см. рис. 3).

О том же свидетельствует генотипический состав популяций других Curculionidae. Триплоидная раса *Otiorhynchus salicis* встречается в центральной Европе и Скандинавии. В ее составе зарегистрированы 16 клонов, различимых по электрофоретической подвижности белков. Малочисленные клоны встречаются либо в центральной Европе, либо только в Скандинавии, но два доминирующих клона, на долю которых приходится более половины всего исследованного материала, представлены и на континенте, и за датскими проливами. Конечно, обмен между фаунами мог идти в обоих направлениях, но обогащение европейских сообществ за счет элементов скандинавской фауны, опустошенной ледником, представляется менее вероятным.

Наконец, комплекс форм, объединяемых под видовым названием *Polydrusus mollis*, сохранил, по-видимому, все состояния, которые должны были пройти европейские жуки-долгоносики, прежде чем достигнуть современной дифференциации. Диплоидные популяции *Polydrusus mollis* живут в южной Югославии и Албании,

партеногенетические (как и у остальных обсуждавшихся видов) распространены в центральной и северной Европе, но, в отличие от остальных долгоносиков, у этого жука диплоидные самки способны размножаться партеногенетически и создавать самостоятельные однополюе популяции, освоившие бóльшую часть ареала (Lokki *et al.*, 1976). Значение этого факта справедливо подчеркнул Суомалайнен: «диплоидный партеногенетический *Polydrusus mollis* представляет собой состояние, подобное предполагаемым вымершим предкам многочисленных полиплоидных партеногенетических долгоносиков. Очень вероятно — писал он — что партеногенез возник у диплоидной самки. Полиплоидия же развивалась позднее, в партеногенетической линии» (Suomalainen *et al.*, 1976).

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

- В партеногенетических популяциях, несмотря на отсутствие обмена аллелями, сохраняется полиморфизм (во многих местных популяциях отмечено по несколько клонов, и десятки клонов — на обширном ареале вида).
- Определенные сочетания аллелей могут быть увязаны с локальными условиями.
- Немногие преуспевающие клоны встречаются на огромной территории.
- Двуполые диплоидные расы показывают реликтовое распространение.

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

Достойным продолжением работ школы Суомалайнена по изучению распространения партеногенетических и двуполых форм жуков были исследования Б. А. Коротяева, Ж. Е. Мелешко и Такенучи. На материале восточноевропейских и азиатских долгоносиков (Коротяев, 1997, 2000; Коротяев и Мелешко, 1995; Korotyaev, 1996), а также японских представителей этой группы (Takenouchi, 1976) они подтвердили связь партеногенетического размножения с освоением новых, прежде не занятых видом территорий.

Переход к партеногенезу сыграл весьма заметную роль в формировании современной фауны долгоносиков всей Палеарктики. Она проявляется в многочисленности партеногенетических видов и форм, а также в том, что в некоторых родах однополо-женские виды и формы обладают наиболее обширными ареалами. Таковы, например, роды *Otiorhynchus*, *Omius*, *Trachyphloeus*, *Brachysomus*, *Foucartia*, *Eusomus*, *Cycloderes* и др. В Сибири и Монголии есть роды, представленные только однополо-женскими формами, например, *Callirhopalus* (Коротяев, 1979), а на Дальнем Востоке — *Asphalmus*, с несколькими формами или видами.

Такие большие роды, как *Otiorhynchus* и *Trachyphloeus*, на огромных территориях представлены только партеногенетическими формами. На европейской части России (исключая Кольский полуостров и Северный Кавказ) все 7 видов *Trachyphloeus* — однополые, а из 17 видов *Otiorhynchus* обоеполые лишь 3 вида (Коротяев и Мелешко, 1995). *«В послеледниковое время территория Русской равнины — пишут Коротяев и Мелешко — была, по-видимому, быстро заселена партеногенетическими формами, происходящими от обоеполых реликтов предположительно ледникового возраста из соседних или более удаленных горных систем».*

Эволюционную трактовку значения партеногенеза у долгоносиков подтверждает и распространение степных видов. У них (при иногда очень обширных ареалах партеногенетических форм) обоеполые, когда они известны, ограничены одним или несколькими очень небольшими участками в том же равнинно-степном ландшафте, а иногда — в горных степях. Обсуждая этот вопрос, Коротяев (1988) особо подчеркивает, что *«в ряде случаев ареалы обоеполых форм разных видов расположены близко один к другому, что также можно расценить как свидетельство их реликтовой природы».* Наблюдающееся при этом большое сходство ареалов партеногенетических форм, принадлежащих к разным родам, легко может быть объяснено различием в экологических особенностях видов и малой конкуренцией между ними. Замеченное в других случаях отчетливое расхождение ареалов партеногенетиков, по-видимому, указывает на большую близость видов, по крайней мере, в отношении их экологических потребностей.

Близость ведет к более резкой конкуренции, к взаимному исключению родственных форм, которая проявляется в аллопатрическом распространении (см. распространение *Polydrusus inustus* и *P. pilifer*; Коротяев и Мелешко, 1995, с. 218, рис. 3).

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

1.3. Бразильские ящерицы. Отказ от рекомбинации навеки

Еще совсем недавно, на памяти наших учителей, партеногенез считался печальным уделом низших — беспозвоночных животных. Однако уже в довоенные годы способность к однополую размножению начали признавать за некоторыми, естественно, низшими позвоночными. Сперва стали известны состоящие только из самок популяции американской субтропической живородящей рыбки *Poecilia formosa*, размножающиеся при участии самцов близкородственных видов (Hubbs & Hubbs, 1932). Потом были найдены однополо-женские популяции на-

шего серебряного карася *Carassius auratus gibelio*, нерестящиеся вместе с другими карповыми рыбами, молоки которых стимулируют карасиную икру к развитию (Берг, 1947; Головинская и др., 1947)*. Теперь гиногенез описан и у саламандр (Uzzell, 1963, 1964, Macgregor & Uzzell, 1964; Боркин и Даревский, 1980). Наконец, в 50–70-е годы, благодаря работам И. С. Даревского и В. Н. Куликовой, Маслина, Куэль-

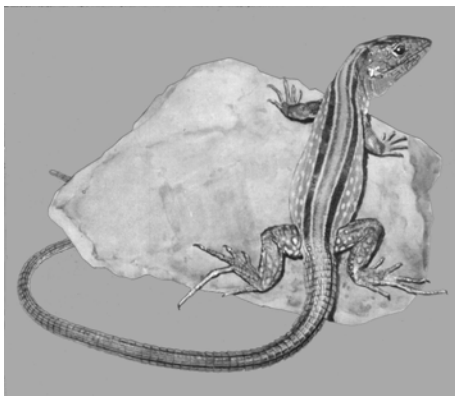


Рис. 5. *Cnemidophorus lemniscatus*.
(Из Банникова, 1969)

* Это явление получило название *гиногенеза* (см. посвященную гиногенезу главу Н. Б. Черфас в книге В. С. Кирпичникова, 1987). Происходящее при гиногенетическом развитии слияние спермия с яйцом не имеет генетических последствий, поскольку хромосомы самца элиминируются и отцовские признаки не проявляются в потомстве. Другой, примыкающий к гиногенезу вариант развития, *гибридогенез*, состоит в использовании генов самца в течение одного поколения. Потомство показывает гибридный фенотип, но все отцовские хромосомы утрачиваются при мейозе и в следующем поколении должны быть привнесены вновь путем скрещивания с чужими самцами. Генетические последствия гино- и гибридогенетического размножения будут обсуждены *ниже* (в главе 3).

яра (Даревский, 1958; Darevsky & Kulikowa, 1961; Maslin, 1962, 1968, 1971; Cuellar, 1971; Cuellar & Kluge, 1972), были получены первые, разрозненные сведения о партеногенезе у рептилий. К настоящему времени наиболее изученным среди них объектом оказались американские тропические ящерицы рода *Cnemidophorus* (Teiidae).

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

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

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

зонских партеногенетических популяциях этими авторами обнаружены три хромосомные расы, обозначенные как *A*, *B* и *C*. Все они диплоидны (расы *A* и *B* име-

Таблица 1

Набор аллелей партеногенетической и двух обычных (предковых) рас амазонской ящерицы *Cnemidophorus lemniscatus*

(По данным Sites, Peccinini-Seale, Moritz, Wright, & Brown, 1990)

| | <i>S-Aat-a</i> | <i>Ada-A</i> | <i>Car-1^b</i> | <i>Icdh-2^c</i> | <i>S-Me-A</i> | <i>Pep(IIa)</i> | <i>Pep(Igg)^d</i> | <i>Pep(pat)</i> | <i>Est-1</i> | <i>Iddh-A</i> | <i>Pgm-2</i> |
|---|----------------|--------------|--------------------------|---------------------------|---------------|-----------------|-----------------------------|-----------------|--------------|---------------|--------------|
| Раса « <i>B</i> » (2 <i>x</i> =48) (партеногенетическая) | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ● |
| | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ○ | ○ | ● |
| Раса « <i>D</i> »(2 <i>x</i> =50) | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| Раса « <i>E</i> »(2 <i>x</i> =50) | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● |
| | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● |

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

ют $2x = 48$, раса *C* — $2x = 50$ хромосом)^{*} и гетерозиготны по той же перичентрической инверсии, которая позволяет различать двуполое расы *D* и *E*. Кариотипы популяций в изученных местообитаниях не изменились в течение 20 лет (Sites *et al.*, 1990). Севернее, в Суринаме, *C. lemniscatus* представлен партеногенетическими триплоидами и двуполыми диплоидами (Serena, 1984,

^{*} Кроме того, *A* и *B* различаются по числу гетероморфных хромосомных пар (их две у расы *A* и только одна пара у расы *B*).

1985).^{*} Ни одна из диплоидных или триплоидных партеногенетических форм, насколько известно, не встречается совместно с двуполоыми популяциями (Pescinini-Seale, 1989).

Самое важное наблюдение, которое особо подчеркнуто исследователями белкового полиморфизма *Snemidophorus lemniscatus*, состоит в том, что амазонские партеногенетические расы «гетерозиготны по большинству локусов (8 из 11), в которых двуполые расы **D** и **E** фиксированы (или почти фиксированы) по разным аллелям» (Sites *et al.*, 1990). Это означает, что в гомологичных хромосомах партеногенетических ящериц каждый из восьми обсуждаемых генов представлен двумя разными аллелями (см. табл. 1, раса **B**), в то время как у двуполых рас обе копии каждого из этих генов представлены одной аллелью. Причем аллели, которые несут двуполые расы, таковы, что высокогетерозиготное состояние, свойственное расе **B**, как раз может быть получено при гибридизации **D** и **E**.

Более того, сходство в строении митохондриальной ДНК показывает, что из всех изученных форм предком пар-

^{*} Двуполые суринамские популяции имеют тот же кариотип, что и хромосомная раса **D** из бассейна Амазонки в Бразилии, в то время как триплоиды имеют 75 хромосом. Гетерозиготность по нескольким локусам наводит на мысль, что триплоиды появились путем гибридизации между диплоидной двуполой популяцией расы **D** и диплоидной партеногенетической формой, подобной амазонской расе **C** (Dessauer & Cole, 1989). Подробнее это мнение будет обсуждаться *ниже* на примере амазонских рас.

теногенетических рас по женской линии могла быть самка именно расы **D***. С другой стороны, различия в нуклеотидных последовательностях митохондриальной ДНК, накопившиеся с течением времени между географически изолированными популяциями расы **D**, и отсутствие такой изменчивости у партеногенетических рас указывают на недавнее происхождение партеногенетиков (Vyas *et al.*, 1990).

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

- 1) либо аллели одного из родителей были утрачены вследствие мутации;
- 2) либо возникшие первоначально партеногенетические формы не были вполне идентичны существующим в настоящее время популяциям рас **D** и **E**;
- 3) либо геномам однополых партеногенетических линий все же свойственна ограниченная рекомбинация.

* Как известно, митохондрии спермиев обычно не проникают в оплодотворяемое яйцо, поэтому наследование митохондрий у всех, не только у партеногенетических организмов, идет по материнской линии. Соответственно, расшифровка нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК доставляет очень ценные данные для восстановления генеалогии, но только со стороны матери.

Итак, тропические ящерицы рода *Cnemidophorus* подобно европейским жукам-долгоносикам представляют собой группу таксономически близких и действительно связанных тесным родством форм, включающую как однополые, партеногенетические, так и обычные формы, размножающиеся половым путем. Механизмом репродуктивной изоляции двуполых ящериц могут служить цитологически заметные различия хромосом. Эти различия не допускают совместного размножения разных кариоморф, но не препятствуют партеногенетическому размножению гибрида. В отличие от долгоносиков все выделенные исследователями расы ящериц имеют собственный ареал, не накладывающийся на ареал других родственных линий. Клональное разнообразие здесь гораздо меньше, но считать расу единым генетически однородным клоном и в этом случае, вероятно, нельзя*. Особой целью своей публикации Сайт с соавторами назвал доказательство видовой самостоятельности двуполых рас. Его заключение было таково: «хромосомные расы **D** и **E**, весьма вероятно, представляют собой генетически изолированные подразделения, и им должен быть дан статус самостоятельных видов» (Sites *et al.*, 1990).

Отсутствие самцов гарантирует изоляцию между партеногенетическими расами *Cnemidophorus lemniscatus*.

* В табл. А (приложение 2) к статье Сайтеса и др. (Sites *et al.*, 1990) указано, что диплоидные партеногенетические расы «**B**» и «**C**» *Cnemidophorus lemniscatus* имеют в некоторых локусах не две, а три аллели, либо при наличии двух аллелей демонстрируют частоты, отличные от 1 и 0.5, характеризующие не чистую гомозиготу или гетерозиготу, а смесь генотипов.

Редкие возвратные скрещивания с самцами «предковых» линий, если и случаются, не могут существенно повлиять на генотипический состав двуполых популяций, поскольку набор аллелей в них, несомненно, гораздо богаче, чем у партеногенетиков. Такие скрещивания способны привести к появлению новых клонов, но высокая однородность партеногенетических популяций показывает, что у ящериц, в отличие от долгоносиков, пополнение набора клонов идет очень вяло.

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

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

Генотипическое разнообразие, безусловно, зависит от способа размножения. При половом размножении, сопровождающемся полноценной генетической рекомбинацией, популяция полиморфна; каждая особь обладает индивидуальным сочетанием признаков. Однако переход к партеногенезу или иному размножению без рекомбинации неизбежно пресекает появление новых сочетаний генов и связанных с ними признаков. С течением времени число клонов и набор аллелей неизбежно сокращается, сохраняются только самые жизнеспособные в сложившихся условиях или быстрее других размножающиеся клоны.

Уменьшение генотипического разнообразия в клональной популяции обычно относят на счет конкуренции клонов. Именно так были истолкованы рассмотренные нами сезонные изменения популяций у дафний, но его отчасти можно объяснить и другой причиной. Возникновение нового клона в результате мутации — явление, конечно, нечастое. Большая часть клонов, составляющих популяции партеногенетических видов и рас, возникла когда-то от двуполых предков путем скрещивания и последующей остановки рекомбинации, поэтому клональные популяции могут только хранить или мало-помалу терять (но не обогащать!) возникшее прежде генотипическое разнообразие.

Как только молодые особи начинают наследовать материнский набор генов без изменений, создание новых генотипов прекращается. Неизбежная конкуренция клонов и постоянно происходящая независимо от нее случайная (неселективная) утрата некоторых генотипов ведут к постепенному снижению генотипического разнообразия. Полиморфная популяция превращается в смесь немногих клонов, в предельном случае — в один наиболее приспособленный к локальным условиям клон. **Полиморфизм такой популяции мал, а уровень гетерозиготности обычно высок** (Young, 1979; Suomalainen & Saura, 1973; Saura *et al.*, 1976; Суомалайнен *et al.*, 1977; Даревский, 1986; Suomalainen *et al.*, 1987; Sites *et al.*, 1990).

В силу своей строгой дискретности клональные формы проявляют некоторые свойства видов. Каждая из них морфологически однородна внутри себя и репродуктивно изолирована от остальных. Многие годы (а может быть, и века) они сохраняют свой ареал, пока неизменна

среда обитания, но их право на жизнь еще не проверено геологическим временем. Главное же их отличие от хороших, полиморфных, майровских биологических видов (Майр, 1947, 1968, 1974; Майр, 1988; Майр & Ashlock, 1991) состоит в том, что они константны и, как следствие, эфемерны.

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

Другой вариант опосредованной оценки возраста клональных форм применен к вьетнамской ящерице *Leiolepis guntherpetersi* (Uromastycinae). Этот однополуженский вид отличается от систематически близких к нему и соседствующих с ним ящериц своей триплоидностью. По мнению описавших его авторов (Darevsky & Kupriyanova, 1993), он появился в результате межвидовой гибридизации и не должен считаться автополиплоидом. Это подтверждается небольшими, но все же заметными

отличиями в строении трех самых крупных гомологичных хромосом (одна из них имеет вторичную перетяжку, которая отсутствует на остальных двух хромосомах, предположительно доставшихся от другого предкового вида). Сейчас *Leiolepis guntherpetersi* представлен на побережье центрального и, возможно, также южного Вьетнама двумя или тремя материковыми популяциями. Он обитает, кроме того, на небольшом островке (Cu Lao Cham в провинции Danang), отделенном от материка двадцатикилометровым проливом. Если принять, что кариологически идентичные триплоидные формы не возникали здесь несколько раз, то вид, обитающий по обе стороны пролива, должен быть старше, чем пролив, возраст которого оценивается в 10–12 тысяч лет. Но это ограничивает, конечно, только минимальный возраст вида; максимальный его возраст может быть гораздо больше.

Иной и, быть может, более надежный подход к оценке древности клональных форм обещают молекулярно-генетические и иммунологические методы, которые опираются на генетическое сходство самих животных. Считается, что количество мутаций, независимо накопленных двумя родственными формами, пропорционально времени, прошедшему с момента, когда между ними возникла репродуктивная изоляция. Ящерицы особенно соблазнительны для изучения новыми методами. Дело в том, что среди них весьма распространено гибридное видообразование. Известно более 40 диплоидных и триплоидных видов ящериц, размножающихся партеногенетически, и «для большинства из них определенно показано происхождение путем естественной гибридизации» (Darevsky & Kupriyanova, 1993; см. также Darevsky *et al.*, 1985; Dessauer & Cole, 1989;

Moritz *et al.*, 1989a; Fu *et al.*, 1998). Установлено, в результате скрещивания каких двух ныне живущих видов произошел третий — гибридный вид. Предки партеногенетических форм стали известны благодаря изучению хромосом (их числа и формы) и полиморфизма белков. К тому же анализ митохондриальной ДНК позволяет узнать, самка какого из двух родительских видов участвовала в скрещивании и передала свою митохондриальную ДНК первому гибриднему поколению. Богатые материалы по этой теме собраны и обобщены И. С. Даревским (1995).

Приживление кусочков кожи, перенесенных от одной ящерицы к другой, говорит о близости или полной идентичности генотипа тестируемых особей. Методом кожных трансплантатов было обнаружено, что некоторые однополые виды — *Cnemidophorus velox*, *C. neomexicanus* (Teiidae), *Lacerta unisexualis* (Lacertidae) — представляют собой отдельные клоны или совокупности немногих клонов, берущих начало от одной или нескольких самок-прародительниц (Cuellar, 1976, 1977; Даревский и Даниелян, 1979). Эти эксперименты, а также анализ митохондриальной ДНК подтверждают предположение о недавнем происхождении партеногенетических видов, но разные авторы сообщают все же разные цифры. По мнению Денсмора с соавторами (Densmore *et al.*, 1989a, 1989b; Moritz *et al.*, 1989a) партеногенетические представители рода *Cnemidophorus* появились не ранее плейстоцена (т. е. могут иметь возраст до 1.2 млн. лет). О постплейстоценовом возрасте *Gymnophthalmus underwoody* (Teiidae) сообщают Дессо и Коль (Dessauer & Cole, 1989), о постледниковом возрасте пяти кавказских партеногенетических видов *Lacerta* (Lacertidae) — Мориц (Moritz *et al.*, 1992).

Мориц описал разнообразие митохондриальной ДНК, взятой из разных, в том числе из удаленных друг от друга популяций широко распространенного в пустынях Австралии геккона *Heteronotia binoei* (Gekkonidae; Moritz, 1991a, 1991b). Он отмечает, что общая однородность митохондриальной ДНК у партеногенетиков не согласуется с мнением Стэнли (Stanley, 1979) о том, что скорость вымирания двуполых и партеногенетических форм примерно одинакова. Если сравнить партеногенетические формы с их двуполыми родственниками, то оказывается, что наблюдаемая у партеногенетиков во всей обширной области их распространения изменчивость митохондриальной ДНК сравнима с изменчивостью всего лишь локальных популяций у двуполых гекконов. Если же сравнить и двуполые, и партеногенетические популяций, разделенные равными расстояниями, то партеногенетические различаются между собой на порядок слабее. Отсюда следует, что партеногенетики вымирают, конечно, куда быстрее. Они возникают, осваивают обширные области и исчезают, не успев накопить в разных частях ареала большого числа независимых мутаций.

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

Не только возраст, но и генотипический состав отличает клональные формы от майровских биологических

видов. Как уже говорилось, наблюдения показывают, что в большинстве случаев сохранившиеся, победившие в конкуренции клоны оказываются высокогетерозиготными. Но в этом ли их главное отличие? По всей видимости, нельзя безоговорочно утверждать, что их преимущества определяются именно гетерозисом. Рecessивные алели в гомозиготном состоянии также могут кодировать благоприятные свойства, поэтому правильнее (осторожнее) будет признать, что высокая гетерозиготность — особенность, коррелирующая с высокой приспособленностью клонов, но необязательно вызывающая ее. Возможно, что многие гетерозиготные локусы определяют черты строения, не имеющие большого селективного значения, и их гетерозиготность — всего лишь побочное следствие гибридизации, позволившей совместить в преуспевающих клонах полезные признаки.

ГЛАВА 2

ДЕВСТВЕННОЕ РАЗВИТИЕ В ПРИРОДЕ И ЛАБОРАТОРИИ

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

«Оплодотворение не является непременным условием развития яйца. Случайный или нерегулярный (accidental or occasional parthenogenesis) партеногенез отмечен у всех видов, которые были исследованы в этом отношении.» (Uvarov, 1966, p. 319^{*}). Такое заключение основателя Лондонского центра по изучению саранчи Б. П. Уварова относится к многочисленным видам кузнечиков и саранчи (Orthoptera, Acridae). В том же смысле несколько ранее высказывался виднейший авторитет в области изучения мейоза Уайт: *«почти у всех изученных двуполовых видов (насеко-*

^{*} В более поздних работах это явление именуют также *facultative parthenogenesis* или *tychoparthenogenesis* (см., например, Simon *et al.*, 2003).

мых — С. Г.) небольшая доля яиц откладывается девственными самками» (White, 1964). Правда, судьба неоплодотворенных кладок может быть совсем различной. Чаще всего наблюдаются лишь первые стадии дробления, или дело доходит только до появления немногих, погибающих затем личинок.

Выращенная в лабораторных условиях партеногенетическая молодежь иногда имеет обычное, диплоидное, иногда гаплоидное число хромосом. У кузнечика *Melanoplus differentialis*, согласно Кингу и Слайферу, мейоз идет нормально, и развитие эмбрионов, как и следовало предполагать, начинается с гаплоидного состояния (King, Slifer, 1934); то же наблюдается и у многих других Acridae. Восстановление диплоидности происходит позднее, причем на разных стадиях. Показано, что у странствующей саранчи *Locusta migratoria* оно в одних частях тела начинается раньше, в других — позднее, поэтому в одних органах обнаруживаются гаплоидные, в других — диплоидные, триплоидные или анеуплоидные клетки. Их образование можно объяснить эндодубликацией, т. е. удвоением хромосом без деления ядра, или объединением уже образовавшихся ядер. Наличие триплоидных клеток говорит в пользу слияния ядер (Bergerard et Seugé, 1959). Если оно начинается лишь после нескольких гаплоидных дроблений, то возможно и даже вероятно, что оно захватит не все ядра. Неудивительно, что возникший таким путем мозаицизм, неодинаковое число хромосом в разных тканях и органах тела, ведет к уродствам и гибели зародышей (Verdier, 1960).

Все же о немногих видах (а среди них виды, известные массовым размножением и опустошительными

миграциями) Уваров (Uvarov, 1966) сообщает, что из неоплодотворенных кладок удавалось воспитать взрослых насекомых, которые были способны вновь откладывать неоплодотворенные яйца (King, Slifer, 1934; Husain, Mathur, 1946; Norris, 1954; Bergerard et Seugé, 1959). У пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* партеногенетическое размножение бывает настолько успешным, что Гамильтон смог поддерживать культуру в течение шести поколений; правда, весь приплод в его опытах состоял только из самок. Процент успешно развивающихся яиц и плодовитость были при этом заметно понижены, но после спаривания партеногенетических самок с самцами из двуполой линии жизнеспособность молодежи восстанавливалась (Hamilton, 1955).

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

2.2. Половой процесс и размножение

В жизненном цикле высших животных, прежде всего хорошо знакомых, домашних, размножение обязательно протекает при участии мужских и женских особей. Общение с собакой, кошкой, мышкой, курицей или канарейкой с ранних лет формирует наши представления о животном мире, о продолжении рода, о смене поколений.

Первоначальные детские впечатления, по-видимому, служат главной, если не единственной, причиной того, что большинство натуралистов уже в зрелом возрасте, не задумываясь, считают так называемое «половое размножение» основным способом репродукции, и под этим знакомым названием смешивают два независимых явления. Тем временем прямой связи между половым процессом и размножением, конечно, нет: клетки бактерий и инфузорий способны конъюгировать, обмениваясь наследственной информацией, но их деление, совпадающее у одноклеточных с размножением особей, может очень долго идти и без конъюгации.

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

В развитой форме, как он встречается у высших организмов, половой процесс включает два взаимосвязанных, но противоположных этапа — *редукционное деление*, т. е. расхождение хромосом двух гаплоидных хромосомных наборов, и *оплодотворение*, т. е. слияние двух гаплоидных ядер, восстанавливающее диплоидность. Оба эти события не просто обозначают переход от диплоидной части жизненного цикла к гаплоидной и обратно: они

участвуют в *рекомбинации* — в создании **новых сочетаний генов**.

2.3. Мейоз у обычных двуполовых видов

Первое, школьное знакомление с мейозом оставляет у большинства учащихся странное впечатление. Мейоз воспринимается как что-то недопонятое, необъясненное. Прежде всего, он обычно включает два клеточных деления, разъединяющих дипло- и гаплофазу. Почему именно два? Ведь для перехода из диплоидного в гаплоидное состояние достаточно одного деления? Вопрос этот остается без убедительного ответа (хотя у некоторых простейших протистологи описывают одноступенчатый мейоз). Кроме того, при формировании яйца завершение мейотических делений для чего-то отодвинуто на очень позднюю стадию.

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

Богатый материал по этому вопросу рассмотрен в работе С. Г. Васецкого (1977)*. Как сообщает этот автор, у

* Дополнено по: Н. Б. Черфас, 1987; Cuellar, 1987; Sakairi & Shirai, 1989.

некоторых нематод (*Brachycoelium*), кольчатых червей (*Dinophilus* и *Histriobdella*), онихофор (*Peripatopsis*) спермий проникает в ооцит еще до завершения периода большого роста, на стадии диплотены в начале мейоза. Ядро спермия лежит в цитоплазме, ожидая, пока ооцит достигнет дефинитивных размеров. Только в конце второго мейотического деления оно преобразуется в мужской пронуклеус.

Несколько позже, на стадии диакинеза профазы мейоза, оплодотворяются яйцеклетки некоторых губок, дициемид (*Dicyema*, Mesozoa), аскарид из круглых червей (*Ascaris*), кольчатых (*Nereis*) и других червей (*Urechis*, *Thalassema*, *Echiurida*), моллюсков (*Ilyanassa*, *Ostrea*, *Spisula*) и щетинкочелюстных (*Sagitta*). Как ни странно, к ним нужно добавить собаку, лисицу и лошадь. Отсюда мы видим, что ясной связи между филогенетическим положением животного и стадией зрелости яйца, на которой происходит оплодотворение, не существует.

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

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

В метафазе второй останавливается мейоз у рыб (карпа, камбалы) и почти всех других изученных в этом отношении хордовых животных. До анафазы второй доходит мейоз у летучих мышей (*Sideron*). Только у некоторых кишечнополостных и иглокожих (морских ежей) мейоз доходит до

конца: зрелое яйцо выметывается и оплодотворяется на стадии сформировавшегося женского пронуклеуса.

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

Складывается впечатление, что мейоз представляет собой громоздкую неотшлифованную заготовку. Его кариологические механизмы гораздо сложнее того, что необходимо для превращения соматической клетки в гамету, пригодную к оплодотворению. У самых разных (и «высших», и «низших») эукариотических организмов) в конструкции мейоза уже заложены многообразные возможности, не реализующиеся при нормальном развитии, но небольшое отклонение от обыкновенного течения мейоза приводит к кардинальным изменениям его результатов. Они могут варьировать в широких пределах — от свободного комбинирования в потомстве наследственных признаков отца, матери и отдаленных предков до полной генетической идентичности всего потомства, которое остается совершенно сходным с материнским организмом.

2.4. Мейоз при партеногенезе

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

В соматической клетке диплоидного организма содержание ДНК обозначают как $2c$. При нормальном течении мейоза, как и митоза, перед его началом количество ДНК в клетке удваивается и достигает $4c$ — имеет место так называемая *премейотическая дупликация*. Каждая хромосома в это время уже состоит из двух сестринских хроматид. При расхождении хроматид в ходе митотического деления число хромосомом в дочерних клетках не уменьшается, но содержание ДНК возвращается к $2c$.

В отличие от митоза, мейоз включает не одно, а два деления. В ходе первого деления мейоза гомологичные хромосомы каждой пары расходятся к разным полюсам веретена. Число хромосомом уменьшается вдвое (поэтому первое деление называют *редукционным*). Только во время второго, *эквационного* деления хромосомы расщепляются

вдоль, и к полюсам расходятся образовавшиеся, благодаря премейотическому удвоению нитей ДНК, хроматиды^{*}. Таким образом, в мейозе уменьшается не только количество ДНК на клетку, но и число хромосом: на смену соматическому (диплоидному у большинства двуполовых видов) числу хромосом приходит редуцированное — гаметическое, гаплоидное число.

У обычных, двуполовых, диплоидных видов с нормальной, ненарушенной рекомбинацией, мейоз сохраняет в гамете только один гаплоидный набор хромосом, содержащий по одной единственной копии каждого гена; диплоидное состояние восстанавливается в результате оплодотворения. Отказавшись от оплодотворения, партеногенетические организмы должны как-то восстановить соматическое число хромосом. Конечно, легче всего это сделать, заменив мейоз обычными митотическими делениями^{**}.

* Строгое различие между редуционным и эквационным делениями наблюдаются только в отсутствие кроссинговера, когда обмен участками между несестринскими хроматидами не имел места (подробнее об этом см. Васецкий, 1977, с. 152).

** Помещенный ниже краткий обзор видоизменений мейоза, наблюдающихся у партеногенетически размножающихся животных, основывается главным образом на работе С. Г. Васецкого (1977). Он отчасти дополнен по сводкам Аззела (Uzzell, 1970), Суомалайнена (Suomalainen *et al.*, 1976), В. С. Кирпичникова (1987), Доули (Dawley, 1989) и несколькими статьями, посвященным отдельным видам. Среди авторов, подробно рассматривавших цитогенетические механизмы клонирования, нужно, кроме того, назвать С. Е. Мясоедова

1. Этот первый, самый простой вариант созревания яйца, так называемый «амейотический оогенез», действительно, найден при цитологическом исследовании у некоторых клонов *Daphnia pulex* (Crustacea, *Daphniiformes*, *Daphniidae*; Schrader, 1926, цит. по: Васецкому, 1977; Zaffagnini, 1987) и у моллюска *Campeloma rufum* (Gastropoda, *Viviparidae*; Mattox, 1937, цит. по: Васецкому, 1977).

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

2. Надежный способ сохранения в яйце соматического набора хромосом состоит в дополнительном удвоении ДНК. Число хромосом удваивается перед мейозом — чаще всего в ходе последнего оогониального деления или уже в ооцитах, непосредственно перед началом профазы мейоза. Этот процесс

(1935), Битти (Beatty, 1957), Нарбель-Хофстеттер (Narbel-Hofstetter, 1964), Уайта (White, 1964, 1973, 1980), Н. Н. Воронцова (1966 а), И. И. Соколова (1966), И. И. Кикнадзе и Л. В. Высоцкую (1975), В. И. Семенова (1975), Дзаффанини (Zaffagnini, 1979).

получил название *эндодупликации* * (Muldal, 1952). После этого наблюдается картина нормального мейоза с двумя делениями и последовательным отделением полярных телец. Однако при обоих делениях расходятся сестринские хроматиды, а до редукции (т. е. до расхождения гомологов, полученных от разных предков) дело так и не доходит. В результате образуется зрелое яйцо с исходным (диплоидным или полиплоидным) набором хромосом.

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

Этот же механизм сохранения материнского набора хромосом характерен не только для партеногенетических, но и других однополых форм **. Примером тому могут служить гиногенетическая трипло-

* У других авторов — «эндоредупликации» (endoreduplication, Kobel, 1996a).

** О гиногенезе, гибридогенезе, апомиксисе и других способах размножения, к которым прибегают клонирующиеся животные и растения, чтобы сохранить в женском пронуклеусе яйцеклетки или в генеративном ядре зародышевого мешка соматический (диплоидный или полиплоидный) набор хромо-

идная раса жука *Ptinus* (Coleoptera, Ptinidae; Sanderson, 1960), гиногенетические и гибридогенетические живородящие рыбки семейства Poeciliidae — *Poecilia*(=*Mollienesia*) *formosa* (Kallman, 1962; Schultz & Kallman, 1968; Rasch *et al.*, 1982; Monaco *et al.*, 1984) и *Poeciliopsis* (Schultz, 1967; Cimino, 1972 a, 1972 b), среди которых имеются диплоидные и триплоидные расы. Гиногенез с премейотическим удвоением хромосом известен и у хвостатых амфибий — *Ambystoma jeffersonianum* (*Ambystomatidae*; Macgregor & Uzzell, 1964; Cuellar, 1974).

3. Другой способ устранения редукции числа хромосом состоит в подавлении первого (или второго, *см. ниже*) деления мейоза. Первое деление мейоза может оставаться незавершенным или полностью выпадать. Расходящиеся или уже разошедшиеся гомологичные хромосомы могут вновь объединяться в одном ядре, которое переходит ко второму мейотическому делению. В некоторых случаях анафазное веретено первого деления удлиняется и распадается на два, которые затем сливаются, образуя веретено второго деления. Существование такого механизма показано у дафнии *Daphnia middendorffiana* (Crustacea, *Daphniiformes*, *Daphniidae*; Zaffagnini & Sabelli, 1972; Zaffagnini, 1987), у мокрицы *Trichoniscus elizabethae* (Crustacea, Isopoda, *Trichoniscidae*; Vandell, 1934), у наездника *Nemeritis canescens* (паразитические Hymenoptera, *Ichneumonidae*; Speicher, 1937), у жуков-долгоносиков (Coleoptera, *Curculionidae*; Suomalainen, 1940 a, 1948), у *Luffia*

сом, *см. ниже*, в главе 3, в разделе, посвященном механизмам остановки рекомбинации.

lapidella, *Solenobia lichenella* и некоторых других бабочек (Lepidoptera, Psychidae; Narbel-Hofstetter, 1964). Похожая картина наблюдается у триплоидных гиногенетических рас серебряного караса *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae; Черфас, 1966а, 1966б, 1987).

4. После успешного окончания первого деления мейоза возможно расстройство второго деления. Разошедшиеся сестринские хроматиды вновь сближаются и остаются в одном ядре, не образуя второго полярного тельца. В результате после завершения мейоза яйцо сохраняет исходное, нередуцированное число хромосом. Такой механизм развития был описан для мокрицы *Porcellio (=Nagara) modesta* (Crustacea, Isopoda, Oniscidae; Hill, 1948), обитающего в соленых континентальных водоемах рачка *Artemia salina* (Crustacea, Branchiopoda, Artemiidae; Varigozzi, 1944) и, как ни странно, для птиц — для обыкновенной американской индейки *Meleagris gallopavo* (Meleagrididae; Olsen, 1974).
5. В ряде случаев был отмечен еще один механизм восстановления исходного числа хромосом: сливаются гаплоидные ядра, образовавшиеся в результате мейотических делений. При его осуществлении может происходить слияние ядра яйцеклетки (женского пронуклеуса) со вторым полярным ядром; оба они — продукты второго деления мейоза. Именно такой механизм восстановления диплоидности был показан для нескольких видов насекомых; в их числе щетинохвостки *Heliothrips haemorrhoidalis* (Thysanoptera, Terebrantia, Thripidae; Bournier, 1956), пилильщики *Pristiphora pallipes* и *Diprion polytomum* (Hymenoptera, Tenthredinidae; Comrie, 1938; Smith, 1941), щитовки *Lecanium hesperidum* и *Saisettia hemisphaerica* (Homoptera, Coccidae; Thomsen, 1927, цит. по: Васец-

кому, 1977; Suomalainen, 1940b), мухи *Lonchoptera dubia* (Diptera, Lonchopteridae; Stalker, 1956a, 1956b).

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

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

6. Подобно саранче и кузнечикам, лабораторные линии дрозофил иногда показывают способность к слиянию ядер дробления. Яйцо после двух нормальных мейотических делений вступает в развитие с ядром, содержащим гаплоидный набор хромосом. Первое и второе деления дробления происходят обычным образом, но после второго деления четыре совершенно идентичных генетически гаплоидных ядра сливаются попарно, восстанавливая диплоидность (Carson, 1967; Carson *et al.*, 1969; Kramer & Templeton, 2001). Карсону удалось вывести партеногенетическую линию *Drosophila mercatorum*, в которой более 6% яиц развивались без оплодотворения и давали фертильных, несмотря на их полную гомозиготность, самок.*

* Мейотический партеногенез был также вызван искусственно В. А. Струнниковым в экспериментах с тутовым шелкопрядом. Он использовался для получения полностью гомозиготного потомства (Струнников, 1975, 1994).

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

Порода белых маленьких белтсвилских индеек показывает отчетливую предрасположенность к партеногенезу. Хотя при нормальном спаривании индюшата обычным образом наследуют признаки отца и матери, более 40% неоплодотворенных инкубированных яиц претерпевают начальные стадии партеногенетического развития. В немногих случаях из неоплодотворенных яиц удалось вырастить взрослых плодовитых птиц. Это редкое или просто малоизвестное свойство индеек стало предметом нескольких публикаций (Olsen & Marsden, 1953; Poole & Olsen, 1957; Poole, 1959; Olsen, 1960, 1965, 1966, 1974; Healey *et al.*, 1962; Poole *et al.*, 1963; Астауров и Демин, 1972; Buss, 1989).

Важно отметить, что при развитии неоплодотворенного яйца индейки птенец не оказывается гаплоидным. В отсутствие спермия мейоз не идет до конца; второе полярное тельце не выделяется; и в ядре сохраняется исходное, соматическое, диплоидное число хромосом (*вариант 4, с. 54*); подробнее см. Астауров и Демин, 1972; Olsen, 1974.

Тот факт, что в оплодотворенном яйце хромосомы сегрегируют нормально, подтверждается наследованием признаков окраски оперения в опытах Олсена. Белые ма-

ленькие белтсвилские индейки были скрещены с гомозиготными темноокрашенными «бронзовыми» индюками. От полученных таким образом гибридных, гетерозиготных, «бронзовых» индеек были собраны неоплодотворенные яйца. Развившиеся из них партеногенетически 33 молодые птицы составили две почти равные группы: 17 «бронзовых» и 16 белых^{*}. Все они оказались мужского пола.

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

То обстоятельство, что из неоплодотворенных яиц индейки всегда развивались самцы, заставляет думать, что первое деление мейоза идет нормально. Оно разлучает W - и Z -хромосомы, и в яйце никогда не сохраняется гетерозиготное (женское у птиц) сочетание половых хромосом.

^{*} Учитывались как вылупившиеся из яиц птенцы, так и крупные эмбрионы, видимо, уже одетые пером и годные для подсчета расщепления.

Только второе деление было нарушено. «Бронзовые» индюшата демонстрировали внесенную гибридизацией аллель темной окраски, а белые — исконную, принадлежащую белтсвилской породе аллель, с которой связано отсутствие пигмента.

Затем было проведено анализирующее скрещивание. По достижении зрелости четверо партеногенетических индюков были спарены вновь с чистопородными белтсвилскими индейками: белый индюк дал только белое потомство (66 птенцов), два «бронзовых» — только «бронзовое» (233 птенца), третий «бронзовый» самец оказался гетерозиготным — он принес и белых (59), и «бронзовых» (78) индюшат.

Как и у птиц, у змей и ящериц хромосомный набор самки включает *W*- и *Z*-хромосому. У многочисленных видов, размножающихся в естественных условиях партеногенетически, обе они исправно передаются от матери к дочери в ряду однополо-женских поколений. Однако в единственном до сих пор подтвержденном анализом ДНК случае партеногенетического размножения, отмеченного для двуполого вида австралийской живородящей водяной змеи *Acrochordus arafurae* (Acrochordidae), появившийся в Брукфилдском зоопарке (США) потомок оказался самцом (Dubach *et al.*, 1997; см. также Schuett *et al.*, 1998 и Charman *et al.*, 2007, где собраны последние публикации по партеногенезу у змей, питонов и гигантских комодских варанов). Надо полагать, и здесь, как в случае с индюшатами, причиной тому был ненарушенный мейоз. В ходе нормального, свойственного двуполому виду, мейоза произошла рекомбинация, и материнский набор хромосом не был сохранен. Вместо *W*- и *Z*-хромосом в яйцо, очевидно, попали две *Z*-хромосомы.

Молотоголовые живородящие акулы, содержащиеся в неволе без спаривания, несколько раз приносили потомство (Charman *et al.*, 2007). Подобно индюшатам, оно появлялось в результате автомиктического партеногенеза, но в отличие от индюков, у акул, как у людей, женский пол гомогаметен (XX), а гетерогаметен мужской (XY). Поэтому в результате «самооплодотворения» (слияния материнского ядра яйцеклетки с направительным тельцем, все равно — первым или вторым) самка может произвести только самку.

Для нас здесь более всего интересно то, что позднее протекание делений созревания в оогенезе птиц (как и большинства других животных) оставляет возможность, когда нет нормального оплодотворения яйца спермием, восстановить диплоидность в уже отложенном яйце иным путем: например, с использованием полярного ядра. Разумеется, для длительного, устойчивого клонирования во многих поколениях такой механизм не пригоден. Он допускает расщепление признаков и потому не сохраняет свойств клона. Еще худшие результаты в природных условиях дало бы партеногенетическое размножение совершенно гомозиготных линий *Drosophila mercatorum* (вариант 6, с. 55).

Тем не менее среди прочих объектов, детально исследованных цитогенетиками, мы встречаем процветающих долгоносиков, однополых ящериц и представителей многих других групп, в том числе *Drosophila mangabeirai* (вариант 5, с. 54), все особи которой диплоидны и притом гетерозиготны по трем хромосомным инверсиям. В чем же их отличие от случайных чад партеногенеза?

Беда в том, что при «случайном» или, как его ещё называют, «акцидентальном» партеногенезе у обычного

двуполого вида неоплодотворенное **яйцо проходит нормальный мейоз**, включающий кроссинговер и редукцию, и дает начало гаплоидному, слабому зародышу. Иногда продукты ненарушенного мейоза, объединяясь в тех или иных сочетаниях, восстанавливают диплоидность, но последствия этой аварийной реставрации ядра всегда плохи или летальны: ведь слияние направительных ядер подобно самооплодотворению, которое ведет, как известно, к пониженной жизнеспособности. В другом случае — при простом нерасхождении гомологичных хромосом (т. е. выпадении первого, редукционного деления) — организм должен, казалось бы, сохранить материнский набор хромосом. Но исправный кроссинговер осуществляет обмен участками сестринских и несестринских хроматид (Васецкий, 1977, с. 152), поэтому второе деление мейоза и последующее слияние направительных телец также могут приводить к гомозиготизации вредных рецессивных аллелей.

Иными словами, отказавшись от оплодотворения и редукции (т. е. чередующихся в жизненном цикле смешения и расхождения гаплоидных наборов) партеногенетические организмы должны пресечь еще один механизм рекомбинации — кроссинговер. Там, где это вполне удалось, партеногенетические линии способны к полноценному клонированию. Если же рудименты мейоза показывают себя не только в цитологических картинах, но и в виде пусть сильно ослабленной рекомбинации, клонирование бесперспективно. Клоны нестабильны, они изменяются; и их конкуренция не приведет к сохранению самых жизнеспособных сочетаний аллелей.

ГЛАВА 3

ЕСТЕСТВЕННЫЕ КЛОНИРУЮЩИЕСЯ РАСЫ И ВИДЫ: АРИСТОКРАТЫ ИЛИ ДЕГЕНЕРАТЫ?

3.1. Механизмы остановки рекомбинации, наблюдающиеся у естественных клонировующихся форм

В предыдущих разделах на примере немногих хорошо изученных видов мы видели, что переход обычного двуполого вида к размножению без генетической рекомбинации ведет к превращению полиморфной популяции в клон или в смесь небольшого числа клонов. В качестве самого простого механизма клонирования обсуждался партеногенез.

3.1.1. *Партеногенез*

При партеногенезе молодые организмы развиваются из женских гамет — яиц, но без участия спермиев. Популяция состоит только из самок, самцов нет, нет и оплодотворения, поэтому для успешного развития в яйце

должен сохраниться полный (не редуцированный) набор хромосом, свойственный соматическим клеткам: диплоидный или полиплоидный.

Естественный (т. е. наблюдаемый в природных популяциях) партеногенез всегда сопровождается глубокими изменениями мейоза, в результате которых все механизмы генетической рекомбинации бывают полностью устранены, и признаки материнского организма передаются потомству без всяких изменений. В этом случае развивающееся из неоплодотворенных яиц потомство наследует гены единственного родителя — матери.

Многочисленные примеры партеногенетических диплоидных и полиплоидных линий и видов (см. табл. 2, раздел 3.2.) описаны среди ракообразных (Vandel, 1934; Salemaa & Heino, 1990; Митрофанов и др., 1982), насекомых (Suomalainen, 1940, 1969; Suomalainen *et al.*, 1976, 1987; Korotyaev, 1996; Коротяев, 2000) и ящериц (Даревский, 1958; Darevsky and Danielyan, 1968; Darevsky *et al.*, 1985; Dessauer and Cole, 1989; Moritz *et al.*, 1989a, 1989b; Darevsky, 1992; Даревский и Даниелян, 2001).

Обсуждая возникновение партеногенетических видов и их неизбежную конкуренцию с двуполыми формами, зоологи чаще всего останавливают свое внимание на числе, а не на качестве производимых потомков. Действительно, при партеногенезе самцы не нужны. В популяциях однополо-женских видов (*all-female species*) каждая особь, а не каждая вторая, приносит потомство, поэтому молоди появляется больше. Странно, что сравнивая партеногенетические и двуполые популяции, исследователи обычно забывают, что число гамет, личинок, мальков, детенышей, производимых особью за время жизни, у близ-

ких видов животных и без всякого партеногенеза может отличаться в несколько раз. Способность клональных форм не тратить на содержание самцов половину пищи и других ресурсов, используемых популяцией, настойчиво обсуждает в своих работах под именем «*двукратного преимущества партеногенеза*» даже такой замечательный генетик современности, каким был Мэйнард-Смит (Maynard-Smith, 1971a, 1971b; 1978, русское издание 1981).

Иная и, по-видимому, более основательная точка зрения состоит в том, чтобы акцентировать внимание на генетических преимуществах партеногенеза и других механизмов клонирования (Suomalainen *et al.*, 1976; Grant, 1977; Грант, 1980 и мн. др.). Бóльшего, мне кажется, внимания заслуживают глубокие генетические последствия перехода к клонированию, высокая гетерозиготность, однородность и жизнеспособность особей, на которые указывают разнородные факты, в том числе данные, собранные Мейнардом-Смитом.

По своим генетическим последствиям к партеногенезу примыкают другие вторичные видоизменения полового размножения: *гиногенез*, *гибридогенез* и *андрогенез*. Гиногенетические и гибридогенетические формы также в большинстве случаев образуют однополые женские популяции, но их воспроизводство осуществляется с участием самцов близких двуполых видов.

3.1.2. Гиногенез

Гиногенез представляет собой развитие неоплодотворенного яйца, происходящее после стимуляции его спермием. Осеменение необходимо, но после слияния гамет головка спермия не преобразуется в мужской

пронуклеус и вскоре элиминируется. Развитие зародыша протекает под контролем только материнской наследственности и приводит к появлению одних только самок*.

Наиболее известный пример гиногенеза — размножение серебряного карася *Carassius auratus gibelio*. Его ареал простирается от Западной Европы до Японии. В восточной части этого огромного пространства часто встречаются двуполые популяции. От них происходит всем известная аквариумная «золотая рыбка», размножающаяся обычным половым путем и потому пригодная для скрещиваний и искусственной селекции. В Европе карась почти повсеместно представлен однополрой формой. В смешанных популяциях гиногенетические самки размножаются с участием самцов двуполой расы своего вида, а в однополых — с участием самцов сазана, плотвы, золотого карася и других карповых рыб. Все исследованные гиногенетические самки серебряного карася из европейских и китайских популяций оказались триплоидами. В японских популяциях широко распространены триплоидные,

* В ботанической литературе подобное явление обычно именуют *псевдогамией* (или *псевдогамным апомиксисом*; см., например, Noiroi *et al.*, 1997). *Гиногенезом* ботаники традиционно называют только «*редуцированный женский партеногенез, связанный с псевдогамией*», т. е. партеногенетическое развитие зародыша после опыления, при наличии мейоза, но при отсутствии слияния женской и мужской гамет и при дегенерации последней (Поддубная-Арнольди, 1964, с. 312). Чтобы избежать путаницы, я не буду далее употреблять термин «гиногенез» в этом смысле, всегда следуя пониманию, утвердившемуся в зоологической литературе.

реже тетраплоидные гиногенетические формы (Головинская и др., 1947, 1965; Черфас, 1987; Zhou *et al.*, 2000; Васильева и Васильев, 2000; Murakami *et al.*, 2001; Брыков и др., 2005).

Гиногенез отмечен также у диплоидных и триплоидных рас мелких живородящих тропических рыбок, относящихся к родам *Poecilia* и *Poeciliopsis* (сем. Poeciliidae; Hubbs & Hubbs, 1932, 1946; Miller & Schultz, 1959; Schultz, 1961, 1966, 1967, 1969). Кроме того, он наблюдается у триплоидных и тетраплоидных щиповок — *Cobitis* (рыб семейства Cobitidae; Sofradžja & Berberović, 1978; Васильев и Васильева, 1982; Васильев, 1985; Васильева, 1999; Лебедева, 2007), у преимущественно диплоидного гибридного вида рыб *Menidia clarkhubbsi* (Atherinidae; Echelle & Mosier, 1981, 1982; Echelle *et al.*, 1983), у триплоидной формы плотвы — *Rutilus* (Cyprinidae; Collares-Pereira, 1985, 1986, цит. по: Кирпичникову, 1987). Он известен у хвостатых земноводных — гибридных триплоидных рас *Ambystoma* (Ambystomatidae; Macgregor & Uzzell, 1964; Cuellar, 1974), немногих насекомых — у триплоидной расы жука-притворяшки, относящегося к роду *Ptinus*, зависимой в своем размножении от самцов диплоидного вида *Ptinus clavipes* (Coleoptera, Ptinidae; Sanderson, 1960), и у пресноводной планарии *Dugesia gonocephala* (Pala *et al.*, 1982). По-видимому, тот же механизм размножения, описанный под именем «псевдофертилизации», используется кольчатым червем *Lumbricillus* (Oligochaeta, Enchytraeidae; Christiansen & O'Connor, 1958).

Обычно и партеногенез, и гиногенез рассматривают как вторично упрощенные варианты полового размножения. Исходя из того, их появление объясняют увеличением

скорости размножения за счет отсутствия в популяции самцов. Однако самый общий взгляд на регулярные превращения клеточного генома в течение жизненного цикла эукариотических организмов (включая ядерную и прокариотическую составляющую, заключенную в геномах хлоропластов, митохондрий и других органелл) позволяет более точно описать и, может быть, понять последствия останки рекомбинации при партеногенезе.

Именно такой взгляд, сопровождаемый введением полезной, универсальной номенклатуры, к сожалению, всегда вступающей в конфликт с традицией, мы встречаем в работе А. С. Кондрашова. С его точки зрения, вполне понятной в рамках утвердившейся теперь теории симбиотического происхождения Eukaryota, геном соматической клетки у большинства многоклеточных животных включает диплоидный набор хромосом (ядерный геном) и всегда полиплоидный геном клеточных органелл (Konrashov, 1997)*. Ядерный геном у двуполых диплоидных видов участвует в нормальной половой рекомбинации, а геном органелл, как до сих пор считается, в ней участия не принимает.

Несмотря на то, что генетические обмены между клетками свободно живущих прокариотических организмов были изучены давно, рекомбинацию между генома-

* «У эукариот <...> ДНК органелл, представлена бóльшим числом копий, чем ядерная ДНК». Полиплоидия «прокариотической» части генома высших организмов связана с множественностью хлоропластов, митохондрий и происходящих от них органелл, а также с наличием нескольких копий «митохондриальной хромосомы» в каждой митохондрии.

ми клеточных органелл обнаружить не удавалось. Главной причиной тому, по-видимому, было убеждение, что митохондрии спермиев никогда не проникают в яйцо, и их ДНК не передается потомству. Другая (и более основательная) причина трудностей в обнаружении генетических обменов митохондриальной ДНК состоит в ее полиплоидии: немногие копии гибридной ДНК, образовавшиеся при обменах между материнским и отцовским гаплотипами, т. е. вариантами нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК, теряются в огромной массе копий материнского гаплотипа, содержащихся в десятках тысяч митохондрий, наполняющих цитоплазму яйца.

Теперь стало известно, что у мидии *Mytilus galloprovincialis* проникновение митохондрий из спермиев в яйцо явление не столь уж редкое. Для мидии были получены прямые доказательства гомологических обменов между нитями мтДНК, унаследованными по мужской и женской линии (Ladoukakis & Zouros, 2001). В той же работе приведены данные, касающиеся негомологичной рекомбинации между некодирующими участками мтДНК у дрозофилы, сверчков и осетров. Даже у человека отцовские митохондрии могут со спермием проникать в яйцеклетку и обмениваться участками с материнской митохондриальной ДНК.

У одного поневоле ленивого пациента, не способного дольше нескольких минут переносить даже небольшую физическую нагрузку, причиной заболевания оказалась нехватка двух нуклеотидных пар в митохондриальном гене *ND2*, кодирующем один из метаболических ферментов. Напряжение мускулов вызывало у молодого человека

резкое накопление молочной кислоты, которое происходит у всех людей после тяжелой работы. Когда его мтДНК была секвенирована, в мускулах (но не во всех прочих тканях) были обнаружены два гаплотипа. Один из них был представлен более многочисленными — в соотношении 10:1 — копиями и содержал мутацию гена *ND2*, что и вызвало заболевание (Schwartz & Vissing, 2002; Bromham *et al.*, 2003). Отец и мать пациента — здоровые люди; следовательно, мутация возникла в течение онтогенеза сына, но, как ни странно, мутантный, численно преобладающий гаплотип близок к отцовской мтДНК. Дальнейшее исследование показало, что в мышечной ткани больного, где оказались митохондрии обоих родителей, присутствуют десятки нуклеотидных последовательностей, представляющих собой продукты рекомбинации отцовской и материнской мтДНК (Kraytsberg *et al.*, 2004).

Митохондриальная хромосома как позвоночных, так и низших, беспозвоночных животных отличается большим постоянством и по длине, и по набору генов в кодирующей части (Sederoff, 1984; Attardi, 1985; Жимулев, 2002). Однако у партеногенетических ящериц *Heteronotia binoei* (Gekkonidae), распространенных в пустынях Австралии, длина митохондриальной ДНК сильно варьирует и составляет от 17.2 до 27.6 тысяч нуклеотидов (Moritz & Brown, 1987; Moritz, 1991a). Наличие дупликаций в митохондриальной ДНК отмечено Морицем в популяции еще одного триплоидного партеногенетического геккона *Hemidactylus garnotii* (Gekkonidae). Еще один пример tandemных дупликаций в митохондриальном геноме отмечен у североамериканских ящериц рода *Cnemidophorus* (Teiidae), известного большим числом партеногенетических видов и

рас; правда, среди представителей этого рода дубликации изредка встречаются и у двуполых форм (Moritz & Brown, 1987; Moritz *et al.*, 1989a, 1989b).

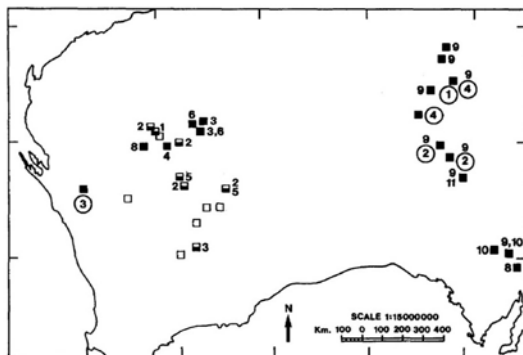


Рис. 6. Распространение двуполых и партеногенетических рас геккона *Heteronotia binoei* в западной и центральной Австралии (по: Moritz, 1991a). Белыми квадратиками помечены места обитания двуполых и, по-видимому, самых молодых среди партеногенетических популяций, мтДНК которых не несет дубликаций; зачерненные квадратиками — популяции с увеличенной мтДНК (цифры от 1 до 10 указывают на последовательное накопление тандемных дубликаций); кружки с цифрами внутри — популяции, где произошло уменьшение мтДНК благодаря делециям.

Удлинение митохондриальной хромосомы в партеногенетических линиях *Heteronotia binoei* происходит путем образования крупных прямых тандемных дубликаций (от 1.2 до 10.4 тыс. пар нуклеотидов). Многочисленные триплоидные партеногенетические расы этого вида, заселившие пустыни Австралии (рис. 6), появились в результате многократных скрещиваний двух диплоидных двуполых рас, которые удастся различать кариологически, по строению достаточно крупных хромосом. Причем двуполые расы совсем

не проявляют изменчивости по длине мтДНК. Географическое распространение партеногенетических гекконов показывает, что по мере освоения обширных австралийских пустынь они последовательно накапливали тандемные дупликации. Затем разнообразие гаплотипов мтДНК увеличилось, как полагают, еще за счет небольших делеций (см. схему дивергенции гаплотипов, Moritz, 1991a, p. 227, fig. 5), произошедших за время существования партеногенетических рас. Делеции обнаружены преимущественно в восточной части ареала, что в целом соответствует продвижению вида от западного побережья, где обитают диплоидные двуполые предки с короткой мтДНК, в центр континента.

Итак, партеногенез и гиногенез обеспечивают в природе размножение клональных видов. Оба эти механизма предусматривают остановку генетической рекомбинации ядерного генома, и различия между ними могут показаться формальными. Действительно, при гиногенетическом развитии спермий только «стимулирует» яйцо к развитию, но роль его, вероятно, не ограничивается этим; ведь в одних группах животных такая стимуляция не нужна, в других — необходима.

Нельзя сказать, что потребность в оплодотворении — свойство наиболее высокоорганизованных животных. Большинство нерекombинирующих насекомых, моллюсков и раков составляют партеногенетические виды, в то время как черви нередко прибегают к гиногенезу. Клональные виды ящериц размножаются только партеногенезом, зато рыба икра почему-то всегда требует оплодотворения, и у рыб наблюдается гиногенез. Поскольку у гиногенетических видов хромосомы «чужого» самца не взаимодействуют и не объединяются с хромосомами материнского ядра яйцеклетки, подлинного оплодотворения не происходит.

Потребность в непременном слиянии гамет и объединении если не ядер, то цитоплазмы можно связать с обеспечением постоянства митохондриальной ДНК; ведь обнаруженная у исключительно партеногенетических ящериц необычная изменчивость митохондриальной ДНК резко отличает рептилий от рыб и прочих хорошо изученных нерекombинирующих животных*. Вспомним, что главным механизмом обеспечения постоянства числа и морфологии хромосом у особей одного вида для двуполовых организмов считают половой процесс. Спаривание гомологичных хромосом в мейозе обеспечивает постоянный, осуществляемый в каждом поколении контроль за однообразием кариотипа. Измененные крупными транслокациями или инверсиями хромосомы не способны к упорядоченному спариванию и не попадают в жизнеспособные гаметы, поэтому у видов, размножающихся половым путем, кариотип, как правило, служит надежным систематическим признаком, а все отклонения от правила связаны с внутривидовой дифференциацией, в той или иной степени нарушающей целостность вида.

В отношении митохондрий труднее допустить строгий контроль сходства их ДНК по длине и составу локусов, так как размножение митохондрий не связано с мейозом. И все же периодическое «сравнение» двух изредка

* В работе Воллиса показано (Wallis, 1987) наличие тандемных дупликаций (1.1–8.5 тыс. нуклеотидов) в кодирующей области митохондриальной ДНК у гребенчатого тритона *Triturus cristatus* (Salamandridae). Возможно, это несколько нарушает приуроченность дупликаций к партеногенетикам, так как у земноводных более обычны не партено-, а гиногенез.

контактирующих разнородных митохондриальных геномов — материнского и отцовского — возможно, позволяет двуполом и гиногенетическим (но не партеногенетическим!) видам устранять тандемные дубликации и обеспечивает стабильность митохондриальной ДНК. Однополые виды ящериц лишены такой возможности, поэтому не только ядерный, но и митохондриальный геном у них показывает более свободное накопление ошибок.

Если это, пока слабо обоснованное, предположение подтвердится, **партеногенез** можно будет противопоставить **гиногенезу** как генетическую систему, обеспечивающую **прекращение рекомбинации не только в ядерном, но и в митохондриальном геноме.**

3.1.3. Гибридогенез

Гибридогенез* отличается от гиногенеза тем, что потомство развивается из оплодотворенных яиц. Аллели отца, вносимые спермием, считаются и проявляются фенотипически. Потомство во многих случаях также состоит только из самок, но они являются подлинными «соматическими гибридами», так как их соматические клетки несут хромосомы обоих родителей, что подтверждено электрофоретическим исследованием ферментов и скрещиваниями с использованием маркерных генов. Тем не менее при половом созревании гибридных особей на на-

* Термин «гибридогенез», вероятно, прилагая именно к способу размножения, Г. А. Лада (1995, с. 88) приписывает Туннеру (Tunner, 1974), а в другом месте текста (с. 100) — Шульцу (Schultz, 1969).

чальных стадиях оогенеза отцовские хромосомы элиминируются, и в созревающем яйце сохраняются только материнские хромосомы. Таким образом, в каждом поколении один гаплоидный набор (вносимый самцом) должен быть вновь заимствован. На этом основании Л. Я. Боркин и И. С. Даревский предлагают именовать такую форму размножения «кредитогенезом»*.

Лучше всего явление гибридогенеза описано на материале живородящих субтропических рыбок рода *Poeciliopsis*, населяющих реки Мексиканского залива (Schultz, 1961, 1969, 1973, 1977; Vrijenhoek, 1972; Angus & Schultz, 1979). Здесь обитают однополо-женские диплоидные популяции, произошедшие от межвидовых гибридов этого рода. Они «паразитируют» на своих предковых видах, используя их самцов при размножении. Самки *Poeciliopsis monacha-lucida*, несущие по одному гаплоидному набору *P. monacha* и *P. lucida*, спариваются с самцами *P. lucida*; самки *P. monacha-latidens* — с самцами *P. latidens*; самки *P. monacha-occidentalis* — с самцами *P. occidentalis*. Правда, самцы отдают предпочтение чистопородным самкам своего вида и с метисными спариваются менее охотно, зато в оогенезе гибридогенетических

* Здесь идет речь о «гибридогенезе» как о способе размножения. Необходимо подчеркнуть, что при обсуждении механизмов видообразования тем же термином нередко обозначают гибридное возникновение любых новых таксонов (видов, родов, семейств...), в том числе и двуполых, размножающихся обычным половым путем. Сложившаяся в этой области система терминов и понятий подробно рассмотрена в ряде работ (Боркин и Даревский, 1980; Даревский, 1986, 1995; Dawley, 1989).

самок все хромосомы, полученные от отца, элиминируются. Материнский же гаплоидный набор претерпевает одно деление; выделяется одно направительное тельце, и в яйцеклетке остаются только 24 хромосомы, относящиеся к геному *monacha*. Они передаются из поколения в поколение без изменений, не смешиваясь и не обмениваясь участками с хромосомами самца. Но в семенниках самца идет нормальный мейоз, поэтому полиморфизм потомства, определяемый генами отца, может быть значительным. Полного клонирования не получается, оттого гибридогенетическое размножение называют *полуклональным*^{*} или *мероклональным*^{**} («частичноклональным»), сохраняющим в константном состоянии у диплоидных (или триплоидных) форм лишь один из двух хромосомных наборов. Еще более удивительное, граничащее с гибридогенезом явление в последнее время было обнаружено у карповых рыб — леща (*Abramis brama*, рис. 7) и плотвы (*Rutilus rutilus*, рис. 8)^{***}. Ареалы их широко накладываются; во многих местах они дают плодовитое гибридное потомство (рис. 9), но тем не менее не сливаются и, насколько известно, даже не обмениваются генами, оставаясь хорошинами таксономическими видами.

Оказывается, в мейозе гибрида свободная сегрегация нарушена, имеет место только *погеномное распределение хромосом*, т. е. хромосомы леща и плотвы могут пе-

* Полуклональный (hemiclonal) — термин Колмана (K. Kallman, см. Vrijenhoek, *et al.*, 1977.)

** Мероклональный (meroclonal) — термин, предложенный А. Е. Виноградовым с соавторами (Vinogradov *et al.*, 1990).

*** Ю. В. Слынько (2000) называет его «*проапомиксис*».

редаваться потомству только в виде полных гаплоидных наборов. Молоки гибридного самца содержат три сорта подвижных жизнеспособных гамет:

- 1) гаплоидные спермии, несущие только хромосомы леща;
- 2) гаплоидные же спермии с хромосомами плотвы;
- 3) более крупные, диплоидные спермии с полными хромосомными наборами и плотвы, и леща.

Женский гаметогенез имеет те же нарушения, но, несмотря на явное отклонение от нормальной, свойственной родительским видам рекомбинации, гибридные особи обоих полов оказываются фертильны. От их спаривания, как и от возвратного скрещивания с родительскими видами, помимо гибридных особей, вновь получается «чистая» плотва и лещ (Yakovlev & Slynko, 1997; Яковлев и Слынько, 1998). И все же во многих водоемах гибриды имеют такие преимущества, что численно преобладают над родительскими видами (Слынько, 2000).

Как ни удивительны популяционные взаимоотношения плотвы и леща, они не представляют явления, совершенно не находящего аналогии среди других межвидовых гибридов. Все семь известных в настоящее время партеногенетических видов ящериц рода *Darevskia* Arribas, 1998 (а кроме них, в род включены еще 16 бисексуальных видов) сформировались в результате естественной гибридизации между близкими бисексуальными видами. На периферии ареалов широко распространенных двуполых форм происходит гибридизация с партеногенетическими родственниками (в гибридной зоне гибриды составляют от 0.5% до 30% и более от общей численности смешанной популяции).

Оба вида и их гибриды «занимают в зоне симпатрии идентичные экологические ниши». Гибриды в основном бесплодны, но есть фертильные и самки, и даже

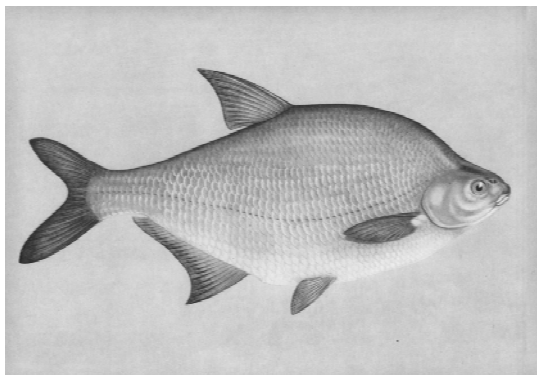


Рис. 7. Лещ *Abramis brama* (Из Берга, 1949)

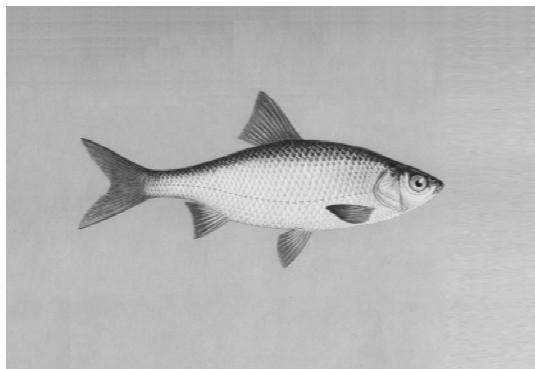


Рис. 8. Плотва *Rutilus rutilus* (Из Берга, 1949)

самцы. «В потомстве одной партеногенетической матери одновременно развиваются как нормальные диплоидные особи, так и их триплоидные ($3n=57$) сест-

ры и братья, заимствующие два генома ($2n=38$) от матери и один ($n=19$) от спаривавшегося с ней самца» (Даревский и Даниелян, 2001).

Гибридогенез привлекался также для объяснения неклонального размножения, наблюдающегося, по крайней мере, в некоторых популяциях *Ambystoma* (Bogart *et al.*, 1985; 1987; Bogart & Licht, 1986) и гольяна. Причем среди гибридных форм гольяна диплоидная (амфигаплоидная)

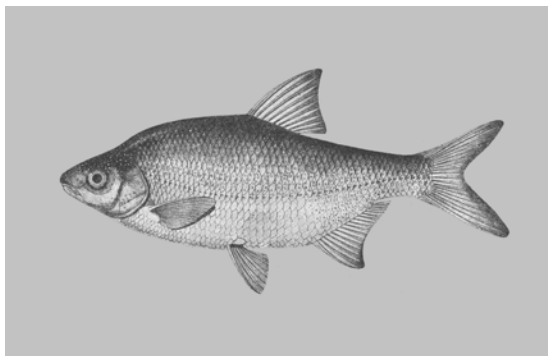


Рис. 9. Гибрид леща с каспийским подвидом плотвы — воблой.
(Из Берга, 1916)

форма, *Phoxinus eos-neogaeus*, размножается путем гиногенеза, и все относящиеся к ней особи оказались принадлежащими к одному клону (Elder & Schlosser, 1995; Dawley *et al.*, 1987), хотя обильные в том же водоеме триплоидные особи, судя по неудавшейся трансплантации фрагментов плавничков, явно не были генетически идентичны, т.е. происходили от повторного скрещивания клональной гибридной диплоидной формы с самцами *Phoxinus eos* (Dawley & Goddard, 1988; Goddard, Dawley & Dowling, 1989; Goddard *et al.*, 1998).

Гибридогенетические формы известны также среди насекомых, некоторых палочников (Phasmatodea; Normark, 2003, в обзоре, без указания видов); еще более замечательны иногда наблюдающиеся у них случаи андрогенетического размножения (Tinti *et al.*, 1995; см. ниже, в разделе 3.1.4).

Явление, очень похожее на гибридогенез животных, описано для обыкновенного шиповника — *Rosa canina**. У пентаплоидных кариоморф, или «микровидов» шиповника (они имеют 35 хромосом, исходное число $x=7$) в ходе сложно протекающего мейоза в материнских клетках зародышевого мешка два гаплоидных набора конъюгируют с образованием 7 бивалентов. Когда в первом делении они расходятся к полюсам, к микропилярному полюсу собираются, помимо семи конъюгировавших хромосом, все неконъюгировавшие хромосомы. Таким образом, на микропилярном конце клетки располагаются 28 хромосом, в дальнейшем попадающих в зародышевый мешок: один гаплоидный набор ($1x$), получившийся в результате нормальной сегрегации, и три набора (21 хромосома, т.е. $3x$), унаследованные без изменений от материнского растения.

В материнских клетках пыльцы также образуются 7 бивалентов, которые обычным образом сегрегируют. Остальные (21 хромосома) во время мейотических делений распределяются неправильно или теряются. Грант (1984), ссылаясь на анализ небольшой выборки пыльце-

* Грант (1984) условно называет его «перманентной нечетной полиплоидией» (permanent odd polyploidy), подчеркивая, что термин не следует понимать в буквальном значении входящих в него слов.

вых зерен, сообщает, что только примерно седьмая часть пыльцы имеет по 7 хромосом и развивается успешно. Полагают, что полноценными бывают только те пылинки, куда попал один полный гаплоидный набор из числа конъюгировавших хромосом.

Благодаря такому необычному течению гаметогенеза, *Rosa canina* передает через пыльцу только конъюгировавшие хромосомы, а через зародышевый мешок — еще три, по-видимому неодинаковых гаплоидных набора, несущих высокогетерозиготное, не разрушаемое рекомбинацией сочетание аллелей (Gustafsson & Håkansson, 1942; Грант, 1984).

Убедительные доказательства гибридогенетического размножения имеются также в отношении европейской так называемой «съедобной лягушки» *Rana esculenta*. Этот хорошо известный вид неожиданно оказался гибридом *R. lessonae* и *R. ridibunda* (Berger, 1967, 1968; Бергер, 1976; Uzzell *et al.*, 1975, 1977, 1980).

Почти по всей континентальной Европе очень обычны смешанные популяции, состоящие из прудовой (*Rana lessonae*) и съедобной лягушки, в которых съедобные (*Rana esculenta*), имеющие один гаплоидный хромосомный набор *lessonae* и один набор *ridibunda*, представлены обоими полами, но иногда — только самцами (Боркин и др., 1987; Цауне, 1987) или только самками (Tunner, 1974). Более редки водоемы, где съедобная лягушка соседствует с озерной (*Rana ridibunda*), причем в ряде случаев все *Rana esculenta* — самцы (Günter, 1975). Популяционные системы, объединяющие все три формы (*R. ridibunda*, *R. lessonae* и *R. esculenta*), в Западной Европе встречаются крайне редко (Günter, 1975), но в России

довольно обычны (Лада, 1995). Самое удивительное, что съедобные лягушки образуют и самостоятельные двуполые популяции, которые могут быть полностью диплоидными, но, как правило, в них присутствуют триплоидные особи — до 80% (Лада, 1995; Lada *et al.*, 1995).

Опыты по гибридизации лягушек дали настолько неожиданные результаты, что долго вызывали недоверие. Станным казалось прежде всего то, что при скрещивании двух хороших видов получились особи третьего, давно описанного, линнеевского вида (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758). В то же время из 35 пар *Rana esculenta* потомство лишь одной достигло половой зрелости и оказалось состоящим только из самок с фенотипом *R. ridibunda* (Бергер, 1976 и более ранние публикации этого автора: Berger, 1967, 1968).

В скрещиваниях съедобной лягушки (*R. lessonae-ridibunda*) с одним из родительских видов, прудовой лягушкой *Rana lessonae*, появлялось потомство, состоящее исключительно из *R. lessonae-ridibunda*, хотя при нормальном менделевском расщеплении, помимо животных, имеющих гибридный генотип, должны были бы появиться и прудовые лягушки (*R. lessonae-lessonae*). При скрещивании съедобной лягушки со вторым родительским видом, озерной лягушкой *Rana ridibunda*, в одних случаях получались только съедобные лягушки (*R. lessonae-ridibunda*), в других — только озерные (*R. ridibunda-ridibunda*). Для объяснения этого явления Туннер предположил, что в ходе гаметогенеза у съедобной лягушки перед началом мейоза один из гаплоидных наборов родительских видов целиком удаляется, и в гаметы передается лишь один — оставшийся набор хромосом (Tunner, 1974). Правда, скрещивания показали, что некоторые самцы все

же продуцируют сперматозоиды и *ridibunda* и *lessonae* (Uzzell *et al.*, 1977; Günther & Plötner, 1988).

При цитофотометрическом исследовании лягушачьей спермы и эритроцитов крови было обнаружено, что по содержанию ДНК геном *ridibunda* на 16% больше, чем геном *lessonae* (Mazin, Borkin, 1979; Боркин *et al.*, 1987). Пользуясь этим удобным для исследователя отличием, А. Е. Виноградов с соавторами (1988; Vinogradov *et al.*, 1990, 1991) подтвердили, что в начале сперматогенеза как у диплоидных, так и у триплоидных самцов съедобной лягушки происходит элиминация одного генома. Причем самцы из водоемов, в которых этот вид представлен только диплоидными лягушками и обитает вместе с *Rana lessonae*, всегда продуцируют спермии только с геномом *ridibunda*, поэтому их потомство может состоять (и, действительно, состоит) только из съедобных лягушек (*R. lessonae-ridibunda*). В других же популяционных системах и некоторые диплоидные, и триплоидные самцы этого вида производят спермии с геномом как *lessonae*, так и *ridibunda*. Обнаружение «гибридной амфиспермии» позволяет хоть как-то объяснить сделавшееся непонятным после открытия гибридогенеза у лягушек существование «чистых» популяций *Rana esculenta*. Подробнее о «гибридной амфиспермии», т.е. о не одинаковой в разных популяциях способности самцов *Rana esculenta* давать сперму с геномами обоих родительских видов, см. в работе А. Е. Виноградова с соавторами (Vinogradov *et al.*, 1991).

Как уже упоминалось, гаплоидные наборы *Rana ridibunda* и *R. lessonae* заметно отличаются по количеству ДНК; это можно считать хорошим доказательством отсутствия у *R. esculenta* кроссинговера. Если бы у гибридной

лягушки шел кроссинговер, геномы *ridibunda* и *lessonae*, обмениваясь кусками хромосом, вскоре уравнились бы в объеме. Прежде всего это должно было бы проявиться в гибридных популяциях, но затем могло бы привести к слиянию и самих родительских видов.

Итак, в оогенезе съедобной лягушки исключена свободная сегрегация. Кроссинговер между гомологичными (точнее, *гомеологичными*) хромосомами, принадлежащими двум разным видам, по-видимому, также совершенно заблокирован, поэтому естественные популяции съедобной лягушки подобны созданным благодаря успехам современной генетики гетерозисным гибридам кур и кукурузы, воспроизводимым путем постоянного скрещивания инбредных высокогомозиготных линий. Но, в отличие от искусственных особо продуктивных гибридов кур и кукурузы, у съедобной лягушки гетерозис поддерживается не изолированным размножением родительских линий, гомозиготизированных посредством длительного инбридинга, а **погеномным расхождением хромосом**.

Съедобную лягушку, конечно, не следует считать просто гибридом двух видов. Эта форма имеет собственные экологические черты (Бергер, 1976; Berger, Berger, 1992; Лада, 1995), воспроизводится с участием (реже, без участия) родительских видов и употребляет небольшую, но отвечающую особой нише часть их генофондов. В каждой локальной «популяции» *Rana esculenta* использует гены этих видов в составе двух разнородных гаплоидных наборов. Один из них, очевидно, строго клонируется; другой же «живет», изменяется вместе с набором локусов и аллелей второго родительского вида.

Интересно отметить, что *Rana ridibunda* и *R. lessonae*, не имея изоляции ни географической (их ареалы широко накладываются), ни биологической (лягушки двух разных видов успешно спариваются), ни физиологической (они дают плодовитое потомство), остаются хорошими «биологическими видами». Между ними существует строгая **генетическая** изоляция, обеспечиваемая особенностями протекания гаметогенеза у гибридов — элиминацией одного гаплоидного набора хромосом перед началом мейоза.*

При полуклональном гибридогенетическом размножении только один из двух гаплоидных наборов клонируется, поддерживается в постоянстве. Второй, заимствуемый в каждом поколении набор хромосом «чужого самца», участвует в рекомбинации в составе отцовского вида. Это, вероятно, ослабляет преимущества гибридного состояния, но зато сохраняет некоторый полиморфизм гибридогенетической популяции. Неполную идентичность особей в ряде случаев можно интерпретировать как полезное свойство, защищающее от паразитарных заболеваний, которые, несомненно, представляют гораздо большую опасность для совершенно однородной генотипически популяции (Jackson & Tinsley, 2003).

* Картина осложняется тем, что, как отмечают Л. Я. Боркин и соавторы (2004), под названием *Rana ridibunda* на самом деле «скрывается целый букет морфологически очень сходных видов». Какие из них принимали участие в образовании «чистых» популяций *Rana esculenta*, либо популяционных систем, состоящих из съедобной лягушки и ее предковых видов, пока не известно.

3.1.4. Андрогенез

Андрогенез можно назвать зеркальным отражением партеногенеза. Как и при обычном половом размножении, андрогенетическое потомство развивается из яйца, но новому поколению передаются только аллели, внесенные спермием. Гены, содержащиеся в ядре яйцеклетки, полностью утрачиваются. Краткий обзор работ, посвященных изучению этого замечательного явления, помещен в моей заметке (Grebelnyi, 2000).

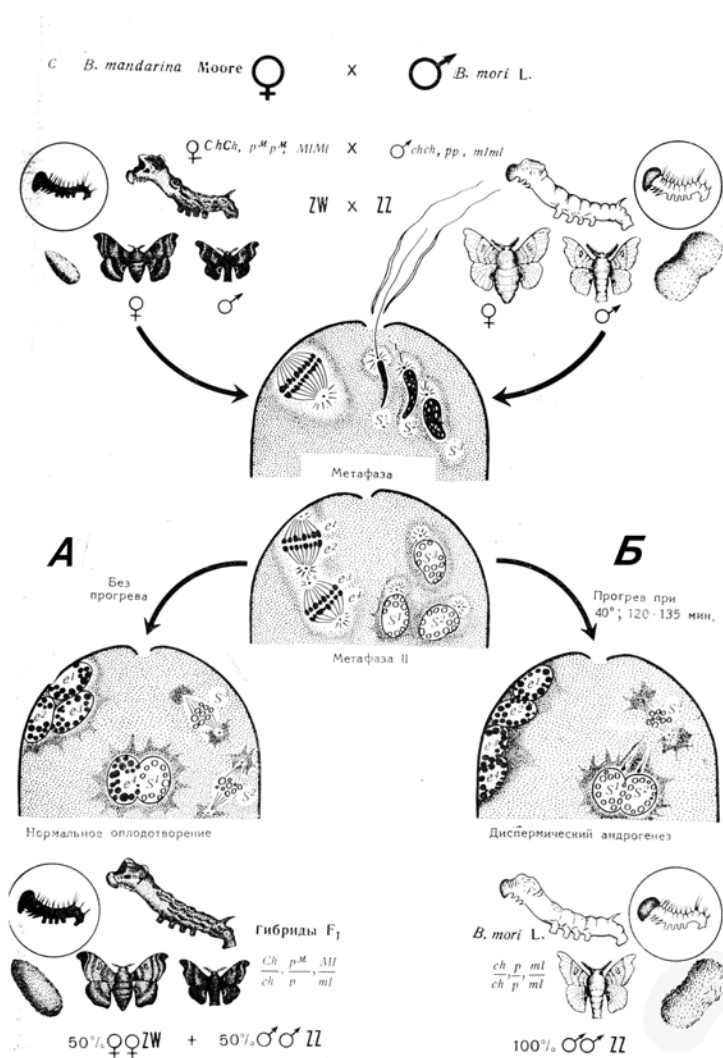
Мелкие мужские гаметы не способны самостоятельно обеспечить развитие зародыша, поэтому самцы без самок размножаться не могут и не образуют однополых репродуктивно независимых популяций. И все же подобно партеногенезу и гиногенезу, андрогенез, как увидим, все же может служить одним из способов клонирования, воспроизведения совершенно идентичных генотипов.

Факультативный андрогенез иногда встречается в двуполых популяциях, состоящих из самцов и самок (например, у палочников *Insecta*, *Phasmatodea*). Однако облигатный андрогенез описан только у гермафродитных животных. Как и при партеногенезе, во всех обнаруженных к настоящему времени случаях, когда андрогенез обеспечивает успешное размножение природных популяций животных, спермий несет нередуцированный набор хромосом — диплоидный или триплоидный, у триплоидных видов. Понятно, что при формировании таких спермиев мейоз (по крайней мере его генетические последствия) должен быть устранен так же, как это имеет место при развитии яйцеклеток у партеногенетических видов.

Возможность андрогенетического развития организмов была для сведущих генетиков столь очевидна, что они

смогли осуществить его в эксперименте прежде, чем оно было обнаружено в природе. Впервые это было сделано на «шелковичном черве» — тутовом шелкопряде *Bombyx mori*. Сперва в опытах японского генетика Хасимото при скрещивании самцов, гомозиготных по рецессивной сцепленной с полом мутации (прозрачность покровов у гусениц), локализованной в половой хромосоме (кариотип ZZ, при гомогаметности мужского пола у бабочек), с нормальными самками (ZW, несущими в Z-хромосоме доминантный ген), в случае обработки отложенных яиц высокой температурой было обнаружено несколько сыновей, унаследовавших обе половые хромосомы, а вместе с ними — рецессивный фенотип, от отца (Hasimoto, 1929, 1934).

Сублетальный нагрев яйца, которое только после проникновения спермия претерпевает деления созревания, вызывает разрушение нитей веретена. Образование женского пронуклеуса и его миграция вглубь цитоплазмы оказываются невозможными, и все материнские ядерные структуры остаются на самой поверхности яйца, в области полярных телец (Астауров и др., 1958). В противоположность очень чувствительным делящимся женским ядрам ооцита, гаплоидные ядра спермиев оказываются гораздо менее чувствительными, так что формирование мужских пронуклеусов из проникших в цитоплазму спермиев проходит нормально. Обычно в яйцо шелкопряда проникает несколько спермиев, и в отсутствие женского пронуклеуса имеется возможность для слияния ядер спермиев между собой. И в самом деле, как отмечали цитогенетики, картины, которые можно интерпретировать как «мужское самооплодотворение в цитоплазме яйца», действительно, наблюдались (Астауров, 1968).



Использование нескольких маркерных генов, детерминирующих окраску развивающихся зигот или молодых гусениц, позволило доказать реальность «двухотцовского», как называют его В. А. Струнников и Б. Л. Астауров, андрогенеза (рис. 10). При двойном осеменении одной самки двумя разными самцами некоторая доля особей наследует генетические маркеры от обоих отцов, проявляя при этом признаки гетерозиса (Струнников, 1958). При гомогаметности мужского пола спермии несут только мужскую половую хромосому, поэтому все андрогенетические потомки — самцы. Они — «гибриды между двумя мужскими родителями, не говоря об их “третьем родителе”, их “приемной матери”, или “кормилице”, обеспечивающей андрогенетическому потомку его цитоплазматическую организацию и энергетические запасы» (Астауров, 1968, с. 73).

Несмотря на успехи экспериментальных исследований, андрогенетическое размножение в природе было найдено и правильно истолковано гораздо позднее. Исследователи столкнулись с ним при работе с мелкими пресноводными моллюсками рода *Corbicula* (Mollusca, Bivalvia, Corbiculidae; рис. 11). *Corbicula sandai* — диплоидный двуполовый вид, обитающий в оз. Бива (Lake Biwa)

Рис. 10. Схема получения межвидовых гибридов (в случае нормального оплодотворения, *A*) и андрогенетического потомства (*B*) при скрещивании одомашненного *Bombyx mori* и дикого шелкопряда *Bombyx mandarina*. *Ch*, *p*¹ и *Ml* — доминантные нормальные аллели, определяющие признаки дикого вида — черную окраску личинки I-го возраста, «ковровую» окраску взрослой гусеницы и темную окраску бабочек; *ch*, *p* и *ml* — соответствующие мутантные рецессивные признаки одомашненной формы, определяющие рыжую окраску личинки I-го возраста, белую окраску взрослой гусеницы и белую окраску бабочки. (Из Астаурова, 1968)

в Японии. Предполагается, что он плодится обычным половым путем, поскольку имеет нормальные гаплоидные сперматозоиды, по содержанию ДНК вдвое уступающие соматическим клеткам. Два других близких к нему вида, *Corbicula leana* и *C. fluminea*, — гермафродиты (Miyazaki, 1936; Kraemer & Galloway, 1986).

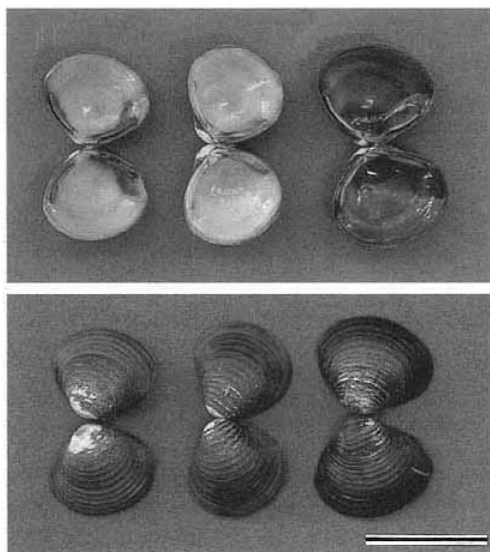


Рис. 11. Пресноводные двустворчатые моллюсками *Corbicula fluminea*. Масштаб — 10 мм. (По фотографии, опубликованной в статье Komaru & Konishi, 1999.)

Было показано, что при изолированном содержании в лаборатории эти моллюски, рассажённые поодиночке, могут приносить потомство, что было прослежено в течение двух поколений (Ikematsu & Yamane, 1977). На этом основании сначала думали, что они способны к

самооплодотворению, потом — к гиногенезу (Okamoto & Arimoto, 1986).

Затем обнаружилось, что одна из японских популяций *Corbicula leana* состоит из триплоидных особей. На Тайване (Taiwan) особи *C. fluminea*, собранные в одном и том же месте, могут быть диплоидными и триплоидными (Komaru & Konishi, 1999). Кроме того — и это следует

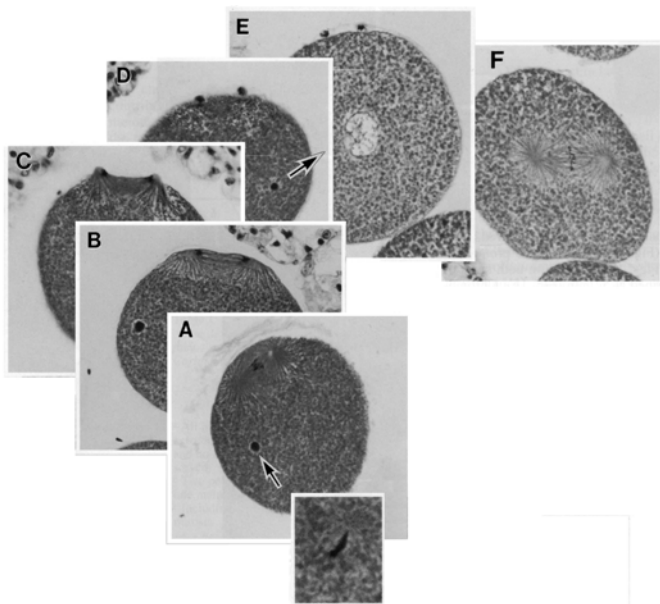


Рис. 12. Андрогенетическое развитие яйца *Corbicula leana*. Ядро яйцеклетки делится у ее поверхности (B) и выталкивается в виде двух полярных телец (C, D, E). Диплоидное ядро спермия (конденсированное, на нижней врезке — через минуту после проникновения в яйцо) округляется (A, B, D), разбухает (E) и приступает к первому делению дробления (F). (Схематизировано, из Komaru *et al.*, 1998)

подчеркнуть — триплоидные и диплоидные моллюски рода *Corbicula* нескольких локальных популяций из восточной Азии производят сперматозоиды с нередуцированным набором хромосом. Содержание ДНК в них такое же, как в соматических клетках (Okamoto & Arimoto, 1986; Komaru *et al.*, 1997; Komaru & Konishi, 1999).

Наконец, подробными цитологическим наблюдениями (рис. 12) и измерениями содержания ДНК в ядрах удалось показать, что у *Corbicula leana* развивающийся эмбрион содержит только хромосомы, внесенные сперматозоидом, в то время как продукты мейотических делений ядер яйцеклетки смещаются к ее поверхности и в конце концов выталкиваются наружу (Komaru *et al.*, 1998).

Есть основания полагать, что гиногенетическое или андрогенетическое размножение, похожее на то, что мы встречаем у *Corbicula*, наблюдается у маленькой тропической рыбки *Rivulus marmoratus* (Cyprinodontidae), обитающей в пресных и солоноватых водоемах Флориды (Harrington, 1961). Другие виды этого семейства показывают яркий половой диморфизм по окраске, но все особи *R. marmoratus*, собранные Харрингтоном, по внешним признакам выглядели, как самки. Пытаясь найти самцов, Харрингтон вскрывал животных и в нескольких случаях обнаружил гермафродитное состояние половой железы (ovotestis). В разных ее частях были обнаружены созревающие яйца, сперматиды и небольшое число сперматозоидов. Восемь особей долгое время содержались в изоляции (до 32 месяцев), но продолжали откладывать икру, из которой развивалась молодежь. Без спаривания было получено еще два поколения потомков. В этой старой работе генотипическое сходство особей никак не проверялось, но, поскольку в гермафродитной железе форми-

ровались и женские, и мужские гаметы, успешное размножение было признано результатом самооплодотворения. Более того, автор работы полагал, что при таком размножении получают высокогомозиготные линии, однако наличие рекомбинации ничем не было подтверждено, и, скорее всего, речь идет о клональном размножении.

Примеры факультативного андрогенеза, по-видимому, не имеющего существенного значения для поддержания численности популяций в естественных условиях, отмечены у насекомых — палочников (Insecta, Phasmatodea). В северо-западной Сицилии были найдены их однополуженские популяции. Как полагают итальянские энтомологи (Mantovani et al., 1991; Scali, 1991), они возникли в результате скрещивания двух видов, *Bacillus rossius* и *B. grandii benazzii*, и состоят из амфиганлоидов, т.е. особей, в клетках которых представлены два гаплоидных хромосомных набора, полученные от двух предков, по одному от каждого. Гибриды обитают симпатрически, совместно с родительскими видами. Один из них, *Bacillus rossius*, — двуполоый вид (самки имеют $2n = 36, XX$; самцы $2n = 35, XO^*$), включающий факультативно-партеногенетические популяции. Другой вид, *B. grandii*, — строго двуполоый (самки $2n = 34, XX$; самцы $2n = 33, XO$); он имеет три подвида (Mantovani et al., 1991; Scali, 1991).

В лаборатории взрослые самки гибридной популяции (*Bacillus rossius-grandii benazzii*) были скрещены с самцами *Bacillus grandii benazzii*, *B. grandii grandii*,

* У палочников нет Y-хромосомы. Особи, обладающие двумя половыми хромосомами, развиваются в самок; имеющие только одну — в самцов.

B. grandii maretimi, и *B. rossius*. Яйца, отложенные до спаривания, никогда не развиваются, что доказывает отсутствие партеногенетического размножения. Был проведен аллозимный анализ (электрофоретическое сравнение аллельных вариантов ферментных белков) всех особей, участвовавших в скрещиваниях, и их потомков, который выявил гены, унаследованные от матери и от отца (Mantovani & Scali, 1992). По результатам анализа потомство можно разделить на три класса.

- Самый большой класс потомков, происходящих от всех вариантов скрещивания, представлен особями, унаследовавшими один гаплоидный набор хромосом от матери, а другой — от отца. Это — пример полуклонального наследования, изученного, как мы видели, на материале лягушек и живородящих карпозубых рыбок, размножающихся **гибридогенезом** и использующих «чужих» самцов, принадлежащих к родственным видам (см. раздел 3.1.3).
- Второй класс включает потомков обоего пола, у которых проявляются только отцовские гены. Это — явно **андрогенетические** потомки, и кариологический анализ полностью подтверждает, что у них имеются только отцовские хромосомы. (Скрещивавшиеся формы отличаются между собой по числу и морфологии хромосом.)
- Третий класс очень малочислен (к нему отнесены только две самки). Он включает потомство, унаследовавшее только материнские гены. Одна из самок была полностью гомозиготна, насколько можно судить на основании анализа немногих генов; в ее гено-

типе один из материнских гаплоидный наборов был просто удвоен. Другая самка полностью повторила материнский генотип по всем трем изученным локусам. Это — пример **гиногенеза** (см. раздел 3.1.2).

Немногие, но хорошо доказанные примеры андрогенеза укрепляют питающееся из разных источников (до некоторой степени скептическое) отношение к анализу митохондриальной ДНК, который давно стал одним из наиболее популярных методов, применяемых в филогенетических исследованиях. Результаты, полученные на материале сицилийских палочников, показывают, что диплоидный (или полиплоидный) набор хромосом может быть перенесен сперматозоидом в яйцо другого вида, поэтому большое сходство ДНК митохондрий и других клеточных органелл, возможно, не всегда следует рассматривать как надежный довод в пользу близкого родства организмов. В истории вида ядерный геном может расставаться с митохондриальным, причем в отличие от более знакомых и понятных затруднений, связанных с гибридизацией (см., например, Normark & Lanteri, 1998), когда происходит смешение признаков, определяемых ядерным геномом, но митохондрии маркируют строгую преемственность хотя бы по одной, материнской линии, андрогенез способен создать совершенно обескураживающую картину. Он подменяет ядерный геном при полной идентичности митохондриальных маркеров.

Андрогенез представляет собой явление редкое, изученное пока всего на нескольких примерах. Обладая равными с партеногенезом генетическими преимуществами, андрогенез не может дать свойственных партеногенезу

биологических преимуществ, поскольку андрогенетическое развитие все же всегда происходит в яйце, отложенном самкой или гермафродитной особью, и требует затрат на развитие как мужской, так и женской гонады.

Как уже обсуждалось выше, Мэйнард-Смит (Maynard-Smith, 1978; Мэйнард-Смит, 1981 и другие работы) в свое время обратил внимание на так называемое «двукратное преимущество партеногенеза». Его наблюдение заключается в том, что в однополо-женской популяции все особи (а не половина, как это бывает в популяциях обычных двуполовых видов) откладывают яйца или отрождают детенышей. Благодаря этому партеногенетический вид способен более эффективно использовать доступные ресурсы среды обитания, он размножается быстрее и получает конкурентные преимущества. Экологические, если так можно выразиться, преимущества партеногенеза, а также выгоды, которые он дает при заселении участков, удаленных от основного ареала вида, подробно рассматриваются в специальной работе М. С. Гилярова (1982). Все они, без сомнения, касаются и автогамного андрогенеза.

Сравнение партеногенетических и гиногенетических форм (рас либо видов) с андрогенетическими позволяет сделать некоторые, как мне кажется, полезные выводы. Клонирование путем андрогенеза не избавляет от некоторых затрат на продукцию мужских гамет, которые не нужны в случае партеногенеза и гиногенеза. Клональные популяции *Corbicula* не «паразитируют» на близких видах и не используют чужих самцов, как то делают гиногенетические живородящие рыбки. Это дает основание полагать, что главной причиной перехода к андрогенезу было превосходство и однообразие клонального потомства, а не

«экономия на самцах», на которую обращает внимание Мэйнард-Смит. **Генетические преимущества системы размножения** гораздо важнее скорости размножения.

3.1.5. Полиплоидия

Партеногенез и гиногенез, как мы видели, делают возможным у животных размножение появившейся полиплоидной особи и поддержание полиплоидного клона. Переход же двуполого вида на полиплоидный уровень — явление для животных крайне редкое или крайне слабо изученное (см., однако, Астауров, 1969 и др. работы этого автора, цитированные ниже).

Серьезное затруднение для полового размножения полиплоидов состоит в том, что произошедшее умножение хромосомных наборов обычно влечет за собой расстройство мейоза. Например, у триплоидных сортов гиацинта (*Hyacinthus orientalis*, $3x=24$) при основном, гаплоидном числе хромосом 8, зерна пыльцы могут содержать по 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 или 16 хромосом. Гаплоидные и диплоидные пылинки оказываются самыми редкими, а бóльшая часть пыльцы несет по 11–12 хромосом (Darlington, 1929; Dawson, 1962). Понятно, что опыление такой пыльцой привело бы к изменению числа хромосом с каждым поколением. То же несчастье не минуло и тетраплоидные сорта*.

* Вот ряд, показывающий изменчивость числа хромосом в пыльце тетраплоидного помидора: 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28 (Dawson, 1962). Соматическое число хромосом у этого

У *автополиплоидов*, т.е. у организмов, в ядре которых один и тот же гаплоидный набор присутствует во многих (более чем в двух) копиях, причиной нарушения мейоза считают то, что гомологичные хромосомы не образуют, как положено, пары — *биваленты*. Гомологи часто объединяются в *мультиваленты*, что нарушает их правильное, равное расхождение к полюсам.

Хотя некоторые полиплоидные формы могли, конечно, возникнуть путем простого удвоения числа хромосом во время соматического роста (в митозе) или при нарушениях мейоза, мнение о гибридном происхождении большинства полиплоидов до сих пор превалирует (Kawamura & Nishioka, 1983; Whitham *et al.*, 1991; Arnold, 1992, 1994; Soltis & Soltis, 1993; Kobel *et al.*, 1996).

У *аллополиплоидов* в ядре заключены гаплоидные наборы, принадлежавшие двум или даже нескольким, разным видам. Представление о полиплоидных сортах, рацах и видах как о результате гибридизации тянется от Эрнста, Винге и Г. Д. Карпеченко (Ernst, 1918; Winge, 1917, 1924, 1932; Карпеченко, 1927, 1935; Harlan & De Wet, 1975). Оно подкрепляется более всего тем, что подробно изученные кариологически природные полиплоиды почти всегда оказываются аллополиплоидами (Clausen *et al.*,

растения — $4x=48$. В нормальных гаметах должно быть, соответственно, по 24 хромосомы. Такие пыльцевые зерна достаточно многочисленны, они составляют 81% пыльцы, но жизнеспособных гамет гораздо меньше — только около 20%, поскольку многие пылинки, видимо, содержат несбалансированный набор: в числе 24 хромосом некоторые хромосомы представлены тремя копиями, а другие — одной или вовсе отсутствуют.

1945; Stebbins, 1947; Manton, 1950; Грант, 1984; Даревский, 1986; Dufresne & Hebert, 1994). Симон даже сообщает, что большинство однополо-женских видов позвоночных и беспозвоночных животных, которые имеют гибридное происхождение, — полиплоиды (Simon *et al.*, 2003). Согласно вычислениям Эвайса и его коллег, среди однополых видов позвоночных доля полиплоидов достигает 64% (Avisé *et al.*, 1992; см. также Veçak & Kobashi, 2004; Боркин и др., 2004).

С одной стороны, у автополиплоидов полное сходство гаплоидных наборов хромосом ведет к образованию мультивалентов и нарушает упорядоченное расхождение гомологов. С другой стороны, у гибридных полиплоидов различие геномов препятствует конъюгации сходных, но полученных от разных видов (гомеологичных) хромосом и теперь уже по этой причине не позволяет осуществить нормальную сегрегацию. Ситуация сложна, ее рассмотрению посвящен целый ряд специальных публикаций*.

* Правильное распределение хромосом зависит от ряда условий (Семенов, 1975): 1) от того, сколько и каких мультивалентов образовалось в период конъюгации, 2) от частоты и распределения хиазм, 3) от ориентации мультивалентов на экваторе веретена деления, 4) от влияния гетерохроматина и связанного с ним негомологичного спаривания.

Об особенностях мейоза и наследовании в скрещиваниях полиплоидов см. работы Darlington, 1937, 1946; Morrison & Raihathy, 1960; Dawson, 1962; Шкутина, 1975. Теоретическому рассмотрению разных вариантов сегрегации и расщепления в мейозе автополиплоидов посвящена также более поздняя работа — Ronfort *et al.*, 1998.

Рассказывая о «синтезе» искусственного тетраплоидного вида шелкопряда из двух близких форм, *Bombyx mori* и *B. mandarina* (Lepidoptera, Bombycidae), Б. Л. Астауров (1971) прямо ссылается на успехи, достигнутые в работе с более удобными для изучения и обильными в природе растительными гибридами. Как уже говорилось, для объяснения стерильности диплоидных гибридов (= амфигаплоидов) обычно подчеркивают, что их сходные (гомеологичные) хромосомы в мейозе не спариваются из-за неполной гомологии (Грант, 1984; Инге-Вечтомов, 1989). Верным способом восстановления плодовитости считается удвоение обоих гаплоидных наборов. Благодаря ему каждая хромосома получает возможность образовывать бивалент со своим дублем, и мейоз нормализуется.

Первоначальное умозрительное обоснование этой идеи (Winge, 1917, 1924; Kihara & Ono, 1926) было подкреплено самим течением мейоза у «рафанобрассики», которое описано в классической работе Г. Д. Карпеченко (1927) о гибридизации огородной черной редьки с капустой (*Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*). Девять редечных и девять капустных хромосом не конъюгируют друг с другом, и когда они расходятся к полюсам первого мейотического деления, дочерние ядра чаще всего получают разные хромосомные числа. В результате почти вся пыльца оказывается стерильной. Лишь иногда случается, что 18 унивалентных хромосом не распределяются к полюсам, а остаются лежать все вместе и включаются опять в одну ядерную оболочку. Из таких клеток, где выпало первое мейотическое деление, развиваются (если второе, эквационное, деление пройдет нормально) диплоидные пыльцевые зерна, содержащие по одному полному гапло-

идному набору редьки и капусты (см. схему, Карпеченко, 1927: рис. 1 Б, с. 465). Слияние диплоидных гамет приводит к появлению аллотетраплоида, который обладает нормальной плодовитостью, опыляется и стабильно воспроизводит свои признаки в потомстве.

Схема экспериментов, проведенных Астауровым на шелкопряде, отличается тем, что добавление к диплоидному набору хромосом *Bombyx mori* двух гаплоидных наборов *Bombyx mandarina* производилось в два этапа. С помощью искусственного температурного партеногенеза сперва были получены тетраплоидные самки одомашненного тутового шелкопряда *Bombyx mori*.

Как удалось показать, сублетальное нагревание неоплодотворенных яиц в горячей воде (46°C) разрушает нити веретена и подавляет первое, редукционное деление (Астауров, 1940, 1968). Это позволяет яйцу сохранить диплоидный набор хромосом и одновременно стимулирует дробление*. Однако не совсем правильные клеточные

* Воздействие высокой или аномально низкой температуры приводит к разрушению веретена деления не только у нескольких видов бабочек, но и у морских звезд (*Asterias forbesii*), кольчатых червей (*Nereis limbata*), осетра и других животных. Многочисленные свидетельства этого со ссылками на оригинальные работы собраны Б. Л. Астауровым, 1968, с. 33; С. Г. Васецким, 1977, с. 159; Н. Б. Черфас, 1987, с. 325. В. А. Струнникову (1987) даже удалось в мейозе шелкопряда (где у самок не осуществляется кроссинговер, а потому сестринские и несестринские хроматиды не обмениваются участками) путем прогрета или охлаждения по выбору устранять первое (редукционное) или второе (эквационное) деление.

деления иногда приводят к соматической полиплоидизации. Некоторые клетки эмбриона становятся тетраплоидными. Развившаяся из него «химерная» (миксоплоидная) самка, наряду с диплоидными, откладывает гораздо более крупные тетраплоидные яйца, которые при термической стимуляции дают начало полностью тетраплоидным бабочкам. Их-то и скрещивали с диплоидными самцами дикого шелкопряда *Bombyx mandarina*.

В этом случае (после оплодотворения) в яйцах, отложенных тетраплоидными самками, может проходить нормальный мейоз с редукционным делением. В результате слияния диплоидного женского и гаплоидного мужского пронуклеуса ($2x\ mori + 1x\ mandarina$) получается триплоидный гибрид ($3x$), который имеет два гаплоидных набора одного и один — другого вида. Триплоидные формы обладают обычной для гибридов и искусственных полиплоидов стерильностью, объясняемой неправильным расхождением хромосом в редукционном делении. Их можно размножать только с помощью искусственного партеногенеза. Но в ходе него снова возможна соматическая полиплоидизация, новое удвоение набора хромосом, поэтому вновь появляются миксоплоидные самки, содержащие, наряду с триплоидными, гексаплоидные ткани. В среднем неоплодотворенные самки из триплоидных клонов дают около 1% гексаплоидных яиц.

Гексаплоидные яйцеклетки проделывают два деления созревания и в результате редукции числа хромосом образуют триплоидный женский пронуклеус. После повторного скрещивания с *Bombyx mandarina* гибрид получил второй гаплоидный набор дикого шелкопряда и при-

обрел таким путем, подобно «рафанобрассике», два набора одного и два набора другого вида: *2x mori* и *2x mandarina*. Все его хромосомы имеют гомологов, и мейоз должен, казалось бы, идти гладко. Тем не менее из-за слишком большой генетической близости исходных видов, *Bombyx mori* и *B. mandarina*, он показал почти те же отклонения, что и мейоз автополиплоидов. Только посредством длительного отбора плодовитость гибридного тетраплоидного шелкопряда удалось повысить «почти до нормы» (Астауров, 1971).

Конспективно описанные здесь классические опыты по «синтезу» двуполых «рафанобрассики» и тетраплоидного шелкопряда по своему первоначальному замыслу были нацелены на преодоление стерильности гибридов, т.е. на восстановление *полового* размножения. В этой связи может показаться странным, что они упоминаются здесь при обсуждении клональных видов. Их не хотелось обойти вниманием по нескольким причинам.

Как отмечал Б. Л. Астауров (1968) и многие другие генетики, экспериментальное получение амфидиплоидов подтверждает высказанные старыми авторами разумные догадки о гибридном происхождении основной массы природных полиплоидных форм (Ernst, 1918). При межвидовом скрещивании первое гибридное поколение показывает явные нарушения мейоза, проявляющиеся в склонности к неравному расхождению хромосом. Так, у капустно-редечного гибрида бульшая часть пыльцы имела неполное либо избыточное количество хромосом, что приводило к почти полной стерильности растений. В их потомстве выживали только особи, случайно получившие два целых гаплоидных набора,

а высокая плодовитость восстановилась лишь в тетраплоидных линиях, которые смогли стабильно передавать по женской и мужской линии набор и редьки, и капусты. Примерно тот же результат на основании другого механизма восстановления гаметогенеза (*погеномного* расхождения отцовских и материнских хромосом) наблюдается при гибридогенетическом размножении лягушек и рыб. Жизнеспособны линии, передающие в каждой гамете один или два, но всегда полных, гаплоидных набора.

Налицо явное ограничение генетической рекомбинации. Набор локусов и аллелей, унаследованных от каждого родительского вида, передается, не смешиваясь с другим, как изолированная совокупность генов. Это верно и для диплоидных (гибридогенетические рыбы, лягушки), и для полиплоидных (триплоидные особи *Rana esculenta*), и даже (!) для двуполых тетраплоидных форм («рафанобрассика», шелкопряд; *см.*, кроме того, обсуждение двуполых полиплоидных видов африканских лягушек и южноамериканских грызунов в *главе 4*).

Поэтому надо полагать, что нарушения рекомбинации, которые обычны у гибридов, в большой степени свойственны и полиплоидам гибридного происхождения. У тех и других отказ от *кроссинговера* между гомеологичными хромосомами и отступления от свободной *сегрегации* — случайного распределения в гаметы хромосом, полученных от разных предков, — служат *средствами восстановления фертильности*. Полиплоидные животные и растения (а именно к растениям относится основная масса фактов, касающихся изучения полиплоидии), даже если они при размножении нуждаются в спаривании или

опылении, далеко не всегда показывают расщепление в потомстве.

И наконец, что особенно важно в нашем обсуждении, даже исправно рекомбинирующие полиплоиды при любых популяционных сдвигах (изменении частот генов, замене аллелей) **трансформируются во много раз медленнее**, чем диплоиды. Дело в том, что расщепление у полиплоидов идет очень вяло, проявление в гомозиготном состоянии редких рецессивных аллелей становится гораздо менее вероятным*. А ведь эти аллели и обеспечивают запас полиморфизма, который реализуется популяциями для приспособления к изменившейся среде. Следовательно, даже те полиплоидные формы, которые сохранили способность к рекомбинации, не могут на равных конкурировать с диплоидами по скорости эволюции популяций. Когда мы находим полиплоидный ряд, включающий несколько внутривидовых форм, мы не можем сомневаться, что все его высшие члены, безусловно, проигрывают диплоидному родственнику в скорости рекомбинации. Чтобы эффективно создавать новые сочетания признаков

* Для несцепленных, лежащих в разных хромосомах генов расщепление во втором поколении моногибридного скрещивания $AAaa \times Aaaa$ будет происходить в соотношении 35 : 1 (как это имеет место у тетраплоидной расы дурмана *Datura stramonium*; Лобашев, 1967, с. 356), а не 3 : 1, как положено для диплоидов. В случае сцепленных генов, с учетом кроссинговера между восьмью хроматидами четырех гомологичных хромосом тетраплоида, расчет сильно усложняется, но вероятность выщепления рецессивной гомозиготы по-прежнему остается низкой (см. Инге-Вечтомов, 1989, с. 359).

(особенно при использовании гомозиготных рецессивных аллелей), необходимо разрушить прежние гетерозиготные сочетания, т.е. в ходе мейотических делений спуститься на гаплоидный уровень. Это удастся диплоидным формам, а тетраплоидам и, тем более, высоким полиплоидам здесь с ними нельзя состязаться.

Если так, то мы вправе считать полиплоидию одним из способов консервации генотипа, позволяющим сохранить случайно возникшее выгодное сочетание признаков в неизменном виде или в очень медленно меняющемся состоянии. Если же, заняв более осторожную позицию, мы захотим рассматривать высокополиплоидные виды (хотя бы с четным числом гаплоидных наборов) как рекомбинирующие формы, множественность их хромосом все же будет довольно тревожным, достойным внимания исследователей симптомом отказа от нормальной половой рекомбинации.

3.1.6. Апомиксис растений

«Апомиксис можно определить как замену полового воспроизведения (амфимиксиса) внеполовым процессом, при котором не происходит слияния ядер» (Winkler, 1908, 1934; цит. из Магешвари, 1954, с. 302).

В противоположность *амфимиксису*, который обозначает обоюдное смешение, объединение, слово «апомиксис» обозначает размножение в обход, помимо смешения, т.е. без слияния женского и мужского начал. Следуя такому определению, многие исследователи понимали термин «апомиксис» широко, обозначая им все формы размножения, при которых устранена генетическая рекомбинация, в том числе соматическое, или вегетативное, размножение, про-

текающее при участии почек, геммул, фрустул, стробил, стелющихся побегов, «усов», луковиц и других подобных образований, свойственных губкам, кишечнополостным, другим беспозвоночным животным, а также растениям. При более узком понимании многие зоологи и даже ботаники (Поддубная-Арнольди, 1964; Грант, 1984) относили к апомиксису только те способы размножения, которые происходят при участии яиц и семян, т.е. используют механизмы, первоначально предназначенные для полового процесса, но вторично искаженные. Сюда следовало бы отнести большую часть упоминавшихся выше явлений, связанных с партеногенезом, гиногенезом, андрогенезом. Тем не менее в русской литературе термин «апомиксис» обычно применяют только к растениям, хотя в западных зоологических публикациях легко можно встретить упоминание апомиксиса у дафний и других животных.

Полноценный зародыш в семенах растения может развиваться из неоплодотворенной, но и не претерпевшей редукционного деления, диплоидной или полиплоидной яйцеклетки (**партеногенез**). Начало ему иногда может дать и какая-нибудь другая клетка или ядро зародышевого мешка — одна или обе синергиды, реже антиподы (**апогамия**). Он также может сформироваться из соматической клетки семязачатка (**адвентивная эмбриония**). Образование апомиктических семян может проходить без опыления (**агамоспермия**) или же с опылением (**псевдогамия**)^{*}. Понятно, что любой из названных

^{*} В последнем случае имеет место полная аналогия с гиногенезом животных.

вариантов развития, за исключением гаплоидного андрогенеза, обеспечивает точное воспроизведение в потомстве генотипа материнского растения, будь оно диплоидным или полиплоидным. В этом смысле апомиксис можно охарактеризовать как «бесполое размножение семенами» (Грант, 1984).

Относительно роли апомиксиса в возникновении полиплоидных форм интересное замечание сделано В. В. Петровским и П. Г. Жуковой (1983). Поскольку главным, если не единственным, механизмом, контролирующим и поддерживающим однообразие видového набора хромосом, служит потребность в большом сходстве взаимодействующих при половом размножении гаплоидных наборов, апомиктические организмы в отличие от своих двуполых сородичей не испытывают проверки на анеуплоидию. В результате возникшие из-за ошибок при клеточных делениях полиплоидные особи безболезненно могут терять или приобретать несколько дополнительных хромосом. Так, по оценке названных авторов во флоре о. Врангеля более чем у 30 видов отмечены полиплоидные кариологические расы с несбалансированными хромосомными наборами, исключаящими успешное протекание мейоза, но только для 11 из обсуждаемых видов, безусловно, известно вегетативное размножение. Способ репродукции остальных рас с несбалансированными хромосомными наборами неизвестен, поэтому В. В. Петровский и П. Г. Жукова полагают, что многие полиплоидные расы, возникнув на острове, вероятно, закрепились благодаря апомиктической репродукции.

Об арктической овсянице и лапчатке В. Ю. Разживин (1984) сообщает, что они не только имеют расы с несбалансированным числом хромосом, триплоиды и

гептаплоиды (*Festuca vivipara*, Poaceae — 3x, 4x, 6x, 7x, 9x; соматические хромосомные числа 21, 28, 42, 49, 63; гаплоидное число $x=7$. *Potentilla hyparctica* (Rosaceae) — 6x, 7x; соматические хромосомные числа 42 и 49; $x=7$.), но и определенно размножаются апомиктически*.

3.1.7. Партеногенез, индуцированный бактериями

В нескольких группах насекомых переход от двуполого к партеногенетическому размножению может быть вызван присутствием в теле паразитических или, скорее, симбиотических бактерий (Plantard *et al.*, 1998). У дрозофилы, нескольких видов коллембол (отр. Collembola, Isotomidae, Onychiuridae), у многих перепончатокрылых (Hymenoptera: Aphelinidae, Encyrtidae, Pteromalidae, Signiphoridae, Torymidae, Trichogrammatidae, Cynipidae, Eucolidae, Platygasteridae, Scelionidae), у некоторых жуков (Coleoptera, Curculionidae — *Aramigus*, *Cathormiocerus*, но не *Otiorhynchus*), сенокосов (Psocoptera, Liposcelididae, Trogiidae) и трипсов (Thysanoptera, Aeolothripidae, Thripidae) наблюдается симбиоз с протеобактериями рода *Wolbachia*. Эта же бактерия вызывает партеногенез у нескольких видов паукообразных (Arachnida, отр. Prostigmata, Tetranychidae). Только у жуков семейства Scolytidae (*Xyleborus ferrugineus*) в этой роли выступают бактерии рода *Staphylococcus*, а у трех видов нематод

* Каким методом доказано, что развитие всегда идет апомиктически (через семена или без них), в этой работе не указывается. Возможно, речь идет просто о широко известной способности этих растений к вегетативному размножению.

(Nematoda, Dorylaimida, Longidoridae) — три видоспецифичных паразита рода *Xiphinematobacter*. Богатый обзор наблюдений по этому вопросу помещен в работе Койвисто и Брэг (Koivisto & Braig, 2003).

Бактерии, относимые к группе «*Cytophaga–Flexibacter–Bacterioides*», присутствие которых обуславливают партеногенетическое размножение некоторых паразитических перепончатокрылых, иногда влияет даже на выбор хозяина, на котором они паразитируют (Zchori-Fein *et al.*, 2001; Koivisto & Braig, 2003).

Возможно, что механизм перехода обычного двуполого вида под воздействием симбиотических бактерий к партеногенетическому размножению весьма прост. Когда присутствие бактерий нарушает мейотические деления, сперматогенез продолжаться не может, и самцы остаются стерильными. Но женский гаметогенез менее уязвим. Мейотические деления у большинства животных заканчиваются уже в полностью сформировавшемся яйце (см. раздел 2.4 в гл. 2), поэтому расстройство мейоза во многих случаях не мешает окончанию оогенеза. Более того, устранение редукционного деления позволяет сохранить в яйце соматическое число хромосом и остановить рекомбинацию (в том числе расщепление по полу), поэтому все потомство самки, зараженной бактериями, будет однополо-женским.

Интересно, что в лабораторных условиях некоторые однополо-женские расы насекомых удалось «излечить» от партеногенеза и вернуть к двуполому размножению с помощью антибиотиков или содержания при высокой температуре, пагубной для симбиотических бактерий (Simon *et al.*, 2003).

3.1.8. Другие механизмы ограничения и остановки рекомбинации

Помимо обсуждавшихся в этом разделе механизмов остановки рекомбинации (партеногенез, гиногенез и пр.), можно упомянуть еще несколько частных генетических приспособлений, которые ограничивают или (в сочетании друг с другом) полностью прекращают рекомбинацию. Иногда они встречаются у партеногенетических, апомиктических или самооплодотворяющихся форм и могут рассматриваться как ступени перехода к клонированию или как следы бывшего клонирования. Одним из таких «приспособлений» можно признать сокращение числа хромосом.

Наличие множественных хромосом (а у подавляющего большинства эукариотических организмов диплоидный набор содержит от 7 до 50 хромосом) и свободной сегрегации (независимого распределения хромосом, полученных от двух родителей) приводит к тому, что гены, локализованные в разных хромосомах, наследуются независимо, а гены, лежащие близко в одной хромосоме и редко разлучаемые кроссинговером, образуют группу сцепления. В некоторых случаях (хотя далеко не всегда) в нее объединяются функционально связанные гены, благодаря чему признаки, бесполезные порознь, но ценные в совокупности, передаются единым пакетом (Хесин, 1984). Слияние хромосом и уменьшение их числа ведет к снижению роли свободной сегрегации в процессах перемешивания видового генома.

Итак, преобразования кариотипа могут показывать тенденцию к слиянию хромосом (White, 1973, 1978). На противоположную тенденцию в изменении хромосомных

наборов указывают сторонники гипотезы «минимального взаимодействия» (Imai *et al.*, 1986). Согласно их мнению, развитие идет в сторону увеличения числа хромосом, которое обеспечивает более свободное, независимое наследование признаков. У австралийского бульдожьего муравья *Myrmecia piliventris* (Hymenoptera: Formicidae; Imai & Taylor, 1986) гаплоидный набор включает всего две хромосомы. То же наблюдается у *Haplopappus gracilis* из сложноцветных (Asteraceae; Жуковский, 1971), среди злаков у *Colpodium versicolor* (Poaceae; Соколовская и Пробатова, 1977) и *Zingeria biebersteiniana** (Цвелев и Болховских, 1965; Цвелев и Жукова, 1974).

Предельный случай — когда весь гаплоидный набор слился в одну хромосому — мы наблюдаем на примере круглых червей, в частности лошадиной аскариды (Nematoda, Ascaridida, Ascarididae, *Parascaris equorum* и *P. univalens*: Воронцов, 1966a; Goday, Pimpinelli, 1986; Gonzalez-Garcia *et al.*, 1995), и одной из кариоморф австралийского бульдожьего муравья *Myrmecia pilosula* (Hymenoptera, Formicidae; Crosland & Crozier, 1986; Imai *et al.*, 1988, 1990; Imai & Taylor, 1989). Комплекс из шести морфологически очень близких, но различающихся кариологически видов-двойников *Myrmecia «pilosula»* включает формы с $2n = 2$ (*M. croslandi*), 4, 8, 9, 10, 15 и 17–32 (Imai *et al.*, 1990; Crozier *et al.*, 1995). Хотя у бульдожьих муравьев встречаются, как видим, кратные хромосомные числа, исследователи на основании детально-

* По мнению А. К. Скворцова, 1974, это — наиболее специализированный вид рода.

го анализа считают это не последствием полиплоидизации, а результатом перестроек, слияния или разделения хромосом.

Даже при минимальном числе хромосом между гомологами единственной пары в принципе возможны кроссоверные обмены, и, будучи многочисленными, они могли бы обеспечить рекомбинацию. Таким образом, образование крупных хромосом, которые служат морфологическим воплощением генетических групп сцепления, имеет значение только в отсутствие кроссинговера. Он находится под генетическим контролем и в ряде случаев бывает подавлен (см. Жученко и Король, 1985, раздел «Генетический контроль частоты и распределения кроссоверных обменов»). Когда благоприятным оказывается устранение рекомбинации, кроссинговер может быть совершенно прекращен, что, вероятно, и происходит у аскарид и бульдожьих муравьев. В других группах наблюдается его «локализация», т.е. ограничение только некоторыми участками хромосом. Полное или частичное подавление кроссинговера можно считать важным механизмом ограничения рекомбинации.*

Такая же фактически полная остановка рекомбинации, разом исключаящая и кроссинговер и свободную сегрегацию, наблюдается при так называемой *перманентной*

* Об «ахиазматических» видах или расах растений и насекомых писали Дарлингтон, Довсон, Грант и многие другие авторы (Darlington, 1946, 1958; Dawson, 1962; Грант, 1984). Отсутствие в мейозе видимых под микроскопом хиазм, т.е. перекрестов между гомологичными хромосомами, считается признаком прекращения генетического кроссинговера. В отношении аскариды и муравья таких сведений, разумеется, нет.

*гетерозиготности по транслокациям**. Это явление впервые было описано у ослинника, *Oenothera*, Клилэндом (Cleland, 1923, 1972) и Реннером (Renner, 1925); оно подробно рассматривается Грантом (1984). Представители этого рода — многолетние и однолетние высокорослые травы, часто сорные, с желтыми, распускающимися вечером цветками. Все они диплоидны и имеют в соматических клетках 14 хромосом. Во время первого деления мейоза все или некоторые хромосомы ослинника образуют кольцо. Их взаимное расположение явно указывает на наличие в разных хромосомах гомологичных, притягивающихся участков (рис. 13). У большинства «микровидов», населяющих центральную и восточную часть США, принадлежащих к группе *Oenothera biennis*, в кольцо выстраиваются все 14 хромосом. У ряда форм, причисляемых к *Oe. lamarckiana*, 12 хромосом образуют кольцо; только одна пара гомологов объединяется в нормальный бивалент и расходится к полюсам веретена независимо от входящей в кольцо основной части генома. В популяции из Нью-Мексико, которую описали под именем *Oe. irrigua*, но также относят к группе *Oe. lamarckiana*, постоянно образуется кольцо из 8 хромосом и 3 независимо распределяющихся бивалента (Cleland, 1972).

У тех растений, где транслокациями затронуты все 14 хромосом, **нет ни одной настоящей пары гомологов**, но все хромосомы вместе содержат двой-

* Иногда это явление называют «*постоянной гетерозиготностью по транслокационным комплексам, поддерживаемой системой балансируемых летелей*» (Кайданов, 1996).

ной набор гомологичных участков от *A* до *P*. Причем только один единственный вариант расхождения хромосом способен дать полноценные гаметы: верхний на нашей схеме ряд хромосом должен отойти к одному полюсу веретена, нижний — к другому. Любое иное распределение хромосом приведет к гибели потомства из-за того, что некоторые участки будут представлены двумя копиями, другие будут потеряны совсем.

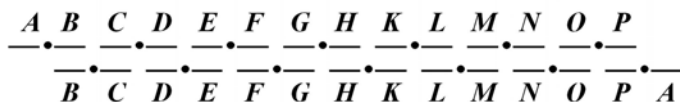


Рис. 13. Расположение 14 хромосом *Oenothera*, выстроившихся в метафазе первого деления мейоза в два упорядоченных ряда, которые соответствуют двум комплементарным, отличающимся транслокациями гаплоидным наборам. Взаимное расположение хромосом определяется локализацией гомологичных участков, помеченных одинаковыми буквами. (Схематизировано, из Дарлингтона: Darlington, 1946, p. 90, fig. 20)

Поскольку семена ослинника завязываются после оплодотворения, у образующих кольца форм (а эти формы склонны к самоопылению) половина завязи получает полностью гомозиготное сочетание хромосом, другая половина получает два разных гаплоидных набора, все хромосомы в которых различаются транслокациями. Гомозиготы погибают*, а гетерозиготная завязь развивается

* Система сбалансированных леталей приводит при самооплодотворении к устранению гомозигот благодаря гибели половины завязавшихся семян («зиготные» летали, свойственные европейской *Oenothera lamarckiana*) или половины пыльцы («га-

нормально. Благодаря этому гетерозиготное состояние передается от одного полового поколения следующему*.

Картины мейоза подобные тому, что наблюдается у *Oenothera*, возможно, указывающие на только что кратко описанную «постоянную структурную гетерозиготность», В. С. Кирпичников (1987) описывает для рыбы из семейства гоностоматид (*Gonostoma bathyphilum*, Gonostomatidae). У нее обнаружено всего 12 крупных хромосом (Post, 1974); однако у другого вида того же рода (*G. elongatum*) набор состоит из 48 хромосом. Судя по наличию в мейозе *G. bathyphilum* кольца и по уменьшенному числу хромосом (12 — самое малое найденное у рыб диплоидной число), два гаплоидных набора этого вида не идентичны. Они сформировались в результате хромосомных слияний и содержат гомологичные участ-

метофитные» летали, характерные для микровидов энотеры, населяющих центральные и восточные области Северной Америки). Подробнее см. у Гранта, 1984, с. 364–367.

* Особенного внимания заслуживает замечание Гранта (1984, с. 379), сделанное при обсуждении данных (Levin 1975) о гетерозиготности по ферментным локусам в ряде популяций группы *Oenothera biennis*: «Утверждалось, что генная гетерозиготность (у этих растений — С. Г.) ниже, чем можно было бы ожидать для перманентных гетерозигот. Возможно, однако, что функция генетической системы *Oenothera* состоит не в поддержании высоких уровней гетерозиготности, а в том, чтобы обеспечить репликацию **определенной гетерозиготной комбинации генов**». Развивая мысль Гранта, остается предположить, что генетическая система *Oenothera* направлена даже не на поддержание гетерозиготности, а именно на сохранение определенной комбинации генов, иными словами — на **остановку рекомбинации**.

ки, спаривающиеся в мейозе, но слившиеся при укрупнении хромосом в разных сочетаниях. Надо думать, что удивительное сходство весьма необычных цитогенетических механизмов, нарушающих независимое расхождение хромосом в мейозе степной травы и морской рыбы, не случайно. Можно даже предполагать, что и там и здесь оно служит одной и той же цели — консервации однажды сложившегося выгодного сочетания генов. Правда, доказать это с применением генетических маркеров для глубоководной рыбы, как уже сделали в отношении ослинника, было бы затруднительно.

Представленный здесь обзор механизмов останова и ограничения генетической рекомбинации, достаточно изученных к настоящему времени, далеко не исчерпывает разнообразия средств, к которым прибегают животные и растения для закрепления в естественных популяциях самых удачных сочетаний генов. Главная цель его в том, чтобы показать насколько неожиданными могут быть иной раз эти средства. Особенно трудно обнаружить в природе те механизмы, которые не ведут к полной генетической идентичности потомства, например гибридогенез живородящих рыбок или лягушек. Гибридогенез защищает от рекомбинации только один гаплоидный хромосомный набор. Гетерозиготность по транслокациям создает более прихотливую картину. Она может исключать из генетических обменов все (*Oenothera biennis*) или только некоторые пары гомологичных хромосом (*Oenothera irrigua*), сохраняя в остальных парах нормальную рекомбинацию.

Инверсии или другие средства прекращения кроссинговера способны консервировать отдельные участки хромосом. На это обращали внимание Дарлингтон,

Стеббинс, Карсон и другие генетики (Darlington, 1939; Stebbins, 1950; Carson, 1957, 1975; Grant, 1958, 1966). Позже огромный материал об ограничении кроссинговера был собран А. А. Жученко и А. Б. Королем (1985). Когда закрытые для кроссинговера участки малы, а число их велико, значительная часть генома может оказаться защищенной от рекомбинации, но остальные гены при скрещиваниях продолжают менделировать. В этом случае отличить такой (по существу полуклональный) вид от видов с полноценной, ненарушенной половой рекомбинацией очень трудно.

Важно учесть, что с течением времени любые не затрагиваемые рекомбинацией клонируемые участки генома (будь то хромосомы или целые гаплоидные хромосомные наборы) неизбежно унифицируются по составу локусов и аллелей. Причиной такой унификации, т.е. постепенного обеднения разнообразия аллелей, может быть конкуренция. Выживают и размножаются преимущественно особи-носители немногих заключенных в некоторых клонируемых участках ДНК самых благоприятных сочетаний генов, и с каждым поколением популяция сохраняет все меньшее число вариантов каждого такого участка. Но даже в отсутствие явного селективного преимущества одних генотипов перед другими в силу случайных утрат (под действием одних только генетико-автоматических процессов) из нескольких имевшихся в популяции вариантов каждого нерекombинирующего участка сохранится только один. **Гены, лежащие в защищенных от рекомбинации участках ДНК, становятся одинаковыми у всех особей вида.**

3.2. Распределение полиплоидов и других клонирующихся форм по ветвям филогенетического древа животных и растений

Как свидетельствует систематическое положение уже обсуждавшихся нами животных и растений, естественные клонирующиеся формы (т.е. размножающиеся в природе без генетической рекомбинации небольшие локальные популяции двуполых видов, географические расы, занимающие обширный ареал, или целые клональные виды) встречаются в самых разных группах, однако получить верное представление об их распределении по филогенетическим ветвям животного и растительного царств непросто. Дело в том, что систематики чаще всего не имеют достоверной информации о способах размножения описываемых ими видов и условно считают большинство видов двуполыми, рекомбинирующими. Беспечное убеждение в том, что обычные виды размножаются «обычным половым путем» покоится на незнании. Достаточно вспомнить, что примерно 50 лет назад зоологи не подозревали ни об однополых гиногенетических популяциях обыкновенного в Европе серебряного карася, ни о гибридогенезе лягушек, ни о партеногенезе ящериц, а ведь эти животные известны науке уже очень давно.

Проще всего, казалось бы, обнаружить клонирование, если обратить внимание на однополые виды, т.е. на те, которые описаны по большим сериям коллекционных экземпляров и представлены только самками. На первый взгляд, все такие виды можно безоговорочно считать клональными. Отсутствие самцов, действительно, служит простым, наиболее доступным, но (!) совсем не надежным

симптомом партеногенеза. Ведь пчелы, тли и дафнии представлены в полевых сборах почти исключительно самками, и это вовсе не доказывает, что в природных популяциях не наблюдается спариваний и не идет рекомбинация.

Еще труднее заподозрить и выявить гиногенез. В ходе него самки спариваются с самцами и дают потомство, не обнаруживающее стерильности, которая обычно сопровождает гибридизацию между хорошими видами, поэтому довольно естественно полагать, что идет скрещивание особей одного вида. В случае гибридогенеза картина осложнена еще больше: потомство демонстрирует наследование как материнских, так и отцовских признаков, хотя не передает отцовские гены следующему поколению.

Весьма распространено среди растений и кишечно-полостных животных клонирование с помощью так называемого *вегетативного*, или *соматического* размножения. Оно столь широко известно, что редко привлекает внимание. Между тем, Грант (1984) убедительно показал, что во многих группах растений оно резко преобладает над половым размножением по вкладу в восстановление популяций по мере старения и гибели особей. То же, без сомнения, можно сказать об актиниях и о строящих рифы коралловых полипах. Развитие молодых колоний из обломанных штормами коралловых ветвей дополняется у многих Anthozoa выметыванием генетически идентичных, по видимому, партеногенетических, личинок (Jokiel *et al.*, 1983; Stoddart, 1983; Willis, Ayre, 1985; Fautin, 1997). Это явление по своим генетическим последствиям вполне подобно вегетативному размножению. Возможно, оно не менее распространено, только выявить его так же трудно,

как трудно доказать апомиктическое происхождение семян у диплоидных видов растений.

Лишь один признак, свидетельствующий о весьма вероятной остановке рекомбинации, — переход в полиплоидное состояние — может быть замечен сравнительно легко. Правда, бóльшая часть данных об обнаружении полиплоидов основана не на кропотливом исследовании популяций, а на анализе небольших фрагментов ткани, взятых у немногих особей (обычно — корневых волосков от пророщенных семян или луковиц). Полиплоидия привлекательна для нашего обсуждения тем, что довольно хорошо изучена. Благодаря ей мы можем получить не очень надежный, зато обильный материал по географическому распространению клональных видов и внутривидовых форм. Главное возражение против использования полиплоидии в качестве диагностического признака таких форм состоит в том, что не все полиплоиды совершенно утратили способность к рекомбинации.

Если обратить внимание на неизменно высокую гетерозиготность природных полиплоидов, легко понять, что их преимущества состоят в способности удерживать, сохранять сложившиеся удачные сочетания признаков. Они выживают и успешно конкурируют с диплоидами благодаря своему консерватизму, малой подвижности генотипического состава популяций. Учитывая это, а также отмеченную Б. Л. Астауровым (1969, 1971) «многозначительную связь» полиплоидии с партеногенезом, мы можем использовать полиплоидные ряды, встречающиеся в разрозненных группах, чтобы проследить широту таксономического распространения клональных форм среди животных (табл. 2).

ПРИМЕРЫ КЛОНАЛЬНЫХ И ПОЛИПЛОИДНЫХ ВИДОВ И РАС В РАЗНЫХ ГРУППАХ ЖИВОТНЫХ

Turbellaria,

Tricladida — $2x$, $3x$, гиногенез и соматическое клонирование (Dahm, 1958; Pala *et al.*, 1982); партеногенез (Pongratz *et al.*, 1998)

Dendrocoelum — автополиплоидия; *D. infernale* — $4x=32$ (Äppli, 1952; Benazzi, 1949, 1957)

Rotifera,

Bdelloida — облигатный партеногенез у всех представителей (Pagani *et al.*, 1991, 1993; Маркевич, 1993; Mark-Welch & Meselson, 1998)

Nemertea (=Nemertini),

Hoploneurtea: Carcinonemertes — партеногенез (Roe, 1986)

Oligochaeta, Naidomorpha,

Tubificidae: Tubifex tubifex — партеногенез (Paoletti, 1989)

Enchytraeidae: Lumbricillus — гиногенез, полиплоидия (Christiansen & O'Connor, 1958; Coates, 1995)

Lumbricidae — $2x$, $3x$, $10x$, партеногенез (Muldal, 1952; Omodeo, 1952)

Mollusca,

Gastropoda:

Planorbidae: Bulinus — $2x$, $4x$, $8x$ (Goldman *et al.*, 1983, 1984), аллополиплоиды *Bulinus truncatus-tropicus* — $2x=36$, $4x=72$, $6x=108$, $8x$ (144 хромосомы), многочисленные «биотипы» с локусами, фиксированными в гетерозиготном состоянии (Brown & Wright, 1972; Patterson & Burch, 1978)

Benedictiidae: Benedictia — $2x$, $3x$, $4x$, партеногенез (Побережный *et al.*, 1988; Ситникова *et al.*, 1991)

Thiaridae: Thiara (=Melanoides) tuberculatus, M. lineatus — партеногенез (Jacob, 1957)

Bivalvia,

Corbiculidae: Corbicula — $2x$, $3x$, амеиотический андрогенез в природных популяциях (Okamoto & Arimoto, 1986; Komaru *et al.*, 1997; Komaru & Konishi, 1999)¹

Erycinacea: Lasaea — $2x(?)$ и $3x$, $5x$, $6x$ (Crisp *et al.*, 1983; Crisp & Standen, 1988; Thiriot-Quévieux *et al.*, 1988, 1989), у вынашивающих молодь гермафродитных форм показана псевдогамия, т. е. гиногенез, протекающий с использованием собственных спермиев (O'Foighil & Thiriot-Quévieux, 1991)

Echinodermata, Asteroidea,

Ophidiasteridae: Ophidiaster granifer — партеногенез (Yamaguchi & Lucas, 1984)

Crustacea,

Daphniiformes,

Daphniidae: *Daphnia* — 2x, 4x, типичен циклический партеногенез, но в тетраплоидных популяциях самцы неизвестны (Beaton & Hebert, 1988); *Daphnia pulex* — 6x (Горлов, 1991, в обсуждении, без ссылки на источник)

Branchiopoda,

Artemiidae: *Artemia* — 2x, 4x, 6x, 10x облигатный партеногенез в полиплоидных популяциях (Митрофанов и др., 1982; Browne, 1992)

Notostraca,

Triopsidae: *Triops cancriformis* — весьма обычны однополо-женские партеногенетические популяции, уровень плоидности неизвестен (Zaffagnini & Trentini, 1980)

Anostraca,

Branchinectidae: *Branchinecta* — 4x (12 хромосом) и *Streptocephalus torvicornis* — 6x (18 хромосом; Астауров, 1969²)

Chirocephalidae: *Chirocephala* — 4x (12 хромосом; Астауров, 1969³)

Amphipoda,

Haustoriidae: *Pontoporeia* — полиплоидия (Salemaa, 1984; Salemaa & Heino, 1990)

Corophiidae: некоторые виды *Corophium* и *Ischyrocerus* представлены только однополо-женскими популяциями (Гурьянова, 1951)

Isopoda,

Trichoniscidae: *Trichoniscus elizabethae* — 2x, 3x, облигатный партеногенез в триплоидных популяциях (Vandel, 1934, 1940); *Trichoniscus pusillus pusillus* — 2x, 3x, многократное возникновение триплоидных клонов (Theisen *et al.*, 1995)

Myriapoda,

Diplopoda,

Blaniulidae: *Nemasoma varicorne* и другие представители 9 родов — партеногенетические виды и внутривидовые расы (Enghoff, 1976, 1994)

Chilopoda,

Henicopidae: *Lamyctes coeculus* — партеногенез (Enghoff, 1975)

Tardigrada: *Macrobrotus pseudohufelandi* — 2x, 3x, 4x (Bertolani *et al.*, 1988)

Arachnida,

Scorpiones: *Tityus serrulatus*, *T. colombianus* — партеногенетические расы и виды (Matthiesen, 1962; Lourenço, 1991; Lourenço & Cuellar, 1994); *Liochelis australasiae* — облигатный партеногенез (Makioka & Koike, 1984)

Acari,

Laelapidae: *Geolaelaps oreithyiae* — облигатный партеногенез (Evans & Oliver, 1989)

Insecta: полиплоидия и облигатный партеногенез (у диплоидных и полиплоидных форм) во многих отрядах (Lokki & Saura, 1980):

Blattoidea,

Blattidae: *Pyconoscelus surinamensis* — 2x, 3x, облигатный партеногенез (Parker *et al.*, 1977)

Diptera,

Chamaemyiidae, Chironomidae, Simuliidae и др. семейства (Stalker, 1956 a, 1956 b; Suomalainen, *et al.*, 1976)

Coleoptera — облигатный партеногенез в 3 семействах (Suomalainen, *et al.*, 1976)

Curculionidae — полиплоидия, 2x, 3x, 4x, 5x, 6x и облигатный партеногенез (Suomalainen, 1940 a, 1948; ; Saura *et al.*, 1993; Коротяев, 2000)

Hymenoptera (Suomalainen, *et al.*, 1976)

Orthoptera (White *et al.*, 1977; White, 1980; Denis *et al.*, 1981; White et Contreras, 1981, 1982)

Homoptera,

Psyllidae — 3x (Nokkala *et al.*, 2008)

Phasmatodea,

Bacillidae — 2x, 3x (Bullini, 1994)

Lepidoptera — 2x, 4x (Suomalainen *et al.*, 1976)

Dermaptera — полиплоидия (Bauer, 1947)

Psoceptera — облигатный партеногенез у 28 видов и внутривидовых форм из 13 семейств (Mockford, 1971)

Реже у насекомых встречается гиногенез:

Coleoptera,

Ptinidae: *Ptinus* — триплоидная однополо-женская раса (использующая самцов диплоидной формы *Ptinus clavipes*; Sanderson, 1960)

- Pisces:** полиплоиды среди осетровых (**Acipenseridae**), лососевых (**Salmonidae**), карповых (**Cyprinidae**) и др.⁴
- Cobitidae** — **2x, 3x, 4x**; гиногенетические формы полиплоидны (Sofradžija & Berberović, 1978; Васильев, 1985; Васильев и др., 1993; Vasil'ev *et al.*, 1989; Кирпичников, 1987; Васильева, 1999; Murakami *et al.*, 2001; Лебедева, 2007)
- Cyprinidae** — **2x, 3x, 4x, 6x** и **Poeciliidae** — **2x, 3x**; независимая полиплоидизация в нескольких подсемействах и родах; полиплоидные ряды из внутривидовых форм; разномножие путем гиногенеза и гибридогенеза (=кредитогенеза) (Васильев, 1985; Collares-Pereira, 1985; Кирпичников, 1987; Бирштейн, 1987; Alves *et al.*, 1999; Seehausen, 2004)
- Atherinidae** — **2x; 3x**, преимущественно диплоидный однополо-женский вид *Menidia clarkhubbsi*, возникший в результате гибридизации двух симпатрических двуполовых видов *M. beryllina* и *M. peninsula* (Echelle & Mosier, 1981, 1982; Echelle *et al.*, 1983).
- Gonostomatidae:** *Gonostoma bathyphilum* — перманентная гетерозиготность по транслокациям (Post, 1974; Кирпичников, 1987)
- Amphibia** — **2x, 3x, 4x, 8x, 12x** (Боркин и Даревский, 1980; Kobel, Loumont and Tinsley, 1996)
- Urodela,**
- Ambystomatidae** в роде *Ambystoma* — **2x, 3x, 5x**, партеногенетические и гиногенетические формы (Uzzell, 1963, 1970; Uzzell & Goldblatt, 1967; Macgregor & Uzzell, 1964; Downs, 1978); триплоиды описаны как самостоятельные виды
- Salamandridae:** *Triturus* — гибридогенез (Fuhn *et al.*, 1975)
- Anura** — **2x, 3x, 4x**; диплоидные и триплоидные гиногенетические формы, описанные в качестве самостоятельных видов; триплоидные и тетраплоидные двуполые виды в 5 или 6 семействах (Даревский, 1986)
- Ceratophrydidae** — **2x, 4x, (?8x)** (Веçак *et al.*, 1966, 1967 a, 1967 b): *Odontophrynus cultripes* — **2x** (22 хромосомы); *Odontophrynus americanus* — **4x** (44 хромосомы); *Ceratophrys dorsata* — **8x** (104 хромосомы)
- Pipidae:** *Xenopus* — **2x** (20 хромосом), **4x** (36 и 40 хромосом), **8x** (72 хромосомы), **12x** (108 хромосом); полиплоидные двуполые подвиды и виды (Kobel, Loumont and Tinsley, 1996)
- Bufo** — **3x** и **4x**; полиплоидные двуполые виды (Borkin *et al.*, 1986; Stock *et al.*, 1999, 2001; Боркин и др., 2004)
- Reptilia, Sauria** — **2x, 3x**; партеногенетические однополые формы в 4 семействах, обычно интерпретируются как самостоятельные виды (Darevsky, 1992; Darevsky & Kupriyanova, 1993; Ryabinina *et al.*, 1999; Даревский и Даниелян, 2001).

Примечание. В таблицу не включены многочисленные группы одноклеточных организмов, где клонирование путем деления соматических клеток общеизвестно, а полиплоидия весьма обычна. Исключены также кишечнополостные (**Cnidaria**), мшанки (**Bryozoa**) и даже оболочники (**Tunicata**), крайне склонные к почкованию. Главное внимание уделялось «высшим» животным, сохранившим размножение с помощью гонад и гамет, но лишившимся полноценной рекомбинации. Помимо полиплоидов, сюда попали также несколько диплоидных форм или форм неизвестной плоидности, о которых, однако, известно, что они размножаются без рекомбинации — партеногенезом или иным способом.

¹ Это первый хорошо изученный случай, когда андрогенез служит способом естественного воспроизводства популяции животных. В диплоидных и триплоидных популяциях *Corbicula leana* и *C. fluminea* развитие молоди происходит без участия женского пронуклеуса, с использованием соматического набора хромосом, вносимого в яйцо нередуцированным (диплоидным или триплоидным) спермием.

² В обсуждении, без ссылки на источник.

³ В обсуждении, без ссылки на источник.

⁴ Происхождение осетров, лососей и веслоносов (Polyodontidae) связывают с древней полиплоидизацией, и все их представители считаются полиплоидами (Ohno *et al.*, 1969; Оно, 1973; Dingercus & Howell, 1976; Васильев, 1985; Кирпичников, 1987; Бишштейн, 1987). Но длительная эволюция этих групп в целом могла проходить только при участии рекомбинации, и их современные представители сохранили половое размножение. Напротив того, среди карповых (Cyprinidae), пецилид (Poeciliidae) и щиповок (Cobitidae) полиплоиды, вероятно, представляют собой самые молодые формы. Они сосуществуют с диплоидами, во многих случаях утратили способность к рекомбинации и размножаются гиногенезом (Васильев, 1985; Кирпичников, 1987; Бишштейн, 1987; Лебедева, 2007).

Итак, мы видели, что клонирующиеся формы встречаются в самых разных частях животного царства. Изучены они далеко не равномерно, не полно и односторонне. Разбирая большинство групп животных, можно сказать, что о существовании у них диплоидных клональных видов или рас, использующих различные механизмы остановки рекомбинации, нам известно лишь по немногим примерам; и только полиплоидия — неверная, но и не вполне случайная спутница отказа от нормального двуполого размножения — изучена уже довольно хорошо. Судя по ее таксономическому распространению нерекombинирующие виды и формы встречаются у самых разных животных: не только у низкоорганизованных, но и среди позвоночных. То же находим среди растений.

У водорослей полиплоидные формы, конечно, встречаются — с них-то, с рода *Spirogyra*, и началось в свое время изучение полиплоидии (Gerassimoff, 1891; Gerassimow, 1902), но сведений о них до сих пор мало. У грибов, кроме дрожжей, полиплоидия, по-видимому, редка (Stebbins, 1950; Инге-Вечтомов, 1989); у мхов — весьма обычна, у хвойных полиплоидные виды составляют только 1.5 % (Грант, 1984).

Зато почти все папоротникообразные (папоротники, плауны и хвощи) — 95% по наблюдениям Гранта, основанным на данных Мэнтон и Леве с соавторами (Manton, 1950; Löve *et al.*, 1977) — в настоящее время полиплоидны*. Но именно здесь мы встречаем явление,

* В своих вычислениях Грант (1984, с. 288) использовал данные о 103 видах и кариоморфах папоротникообразных

заставляющее с осторожностью смотреть на полиплоидию как на «симптом» остановки рекомбинации. Дело в том, что среди собственно папоротников, которые численно преобладают в этой группе, почти нет видов с небольшими основными числами хромосом и, возможно, совсем не сохранилось первичных диплоидов. Это означает, что в своей эволюции папоротники, подобно осетрам и веслоносам (Acipenseridae, Polyodontidae; Acipenseriformes: Ohno *et al.*, 1969; Dingercus & Howell, 1976; Бирштейн, 1987; Васильев и др., 1980), прошли этап полиплоидизации и развивались далее на базе полиплоидного хромосомного набора. Их успешная дивергенция как эволюция любой крупной таксономической группы, надо полагать, не могла происходить без половой рекомбинации, и у видов, стоявших в основании филогенетического древа папоротников, она была сохранена. На ее наличие (или, по крайней мере, на наличие в мейозе многих современных папоротников редукционного деления) указывает то, что многие виды дают гибриды, не повышая уровня плоидности (Manton, 1950).

Подобно низшим сосудистым растениям, цветковые демонстрируют много примеров красивых полиплоидных рядов (Болховских и др., 1969), но в отличие от того, что наблюдалось у папоротников, начальные ступени полиплоидного ряда кариологами интерпретируются (по числу и по морфологии хромосом) как диплоидное состояние. Весь ряд нередко включает не только четных поли-

(Pteridophyta), различающихся по уровню плоидности. Только 5 из них, включая 3 формы *Selaginella*, он отнес к первичным диплоидам.

плоидов, но и нечетные уровни плоидности: *Opuntia brasiliensis* (Cactacea) — **2x** (22 хромосомы); *O. monacantha* — **3x**; *O. opuntia* — **4x**; *O. fragilis* — **6x**; *O. glomerata* — **8x**; *O. cylindrica* — **10x**; *O. rubescens* — **2x** и **12x** (у разных рас — 22 либо 132 хромосомы). Более того, конечные его ступени часто представлены хромосомными числами, которые могут быть получены удвоением или сложением соматических хромосомных чисел предыдущих ступеней. (Речь идет об объединении двух нередуцированных хромосомных наборов, которые попали в гаметические ядра, минуя редукционное деление*.)

Согласно оценкам разных авторов, резюмированным Грантом (1984), и по его собственным вычислениям среди господствующих в наземной флоре цветковых растений, которых на планете около 200 тыс. видов, доля полиплоидов составляет от 30–35% до 52%. По более поздним, может быть, более точным или просто категоричным оценкам, полиплоиды составляют 70 или 80% всех цветковых растений (King, 1993; Soltis & Soltis, 1993; Kondrashov, 1997). Правда, в других группах растений складывается иная картина.

Теперь, после беглого обзора таксономического распределения клонирующихся видов и форм (а также «полуклональных» и полиплоидных видов и форм, которые близки к ним по консервативным генетическим последствиям своей стратегии размножения) следовало бы, наконец, обратиться к вопросу о числе клональных видов.

* Помимо игры чисел, на это в некоторых родах ясно указывают ареалы близких полиплоидных форм; см. распространение североамериканских форм *Triglochin maritima* (рис. 14 в разделе 3.3).

Много ли их? Да, много, но не многого стоит такой ответ. Открывая главу о ведущей роли полиплоидии в возникновении видового разнообразия растений, Грант сразу ставит более отдаленный, но и более содержательный для него вопрос: «*В чем причина такого успеха полиплоидного состояния в эволюции растений?*» (Грант, 1984, с. 276). Мы уже рассмотрели некоторые свойства клональных форм, и они во многом сходны с преимуществами полиплоидов, исследуемыми Грантом. Попытаемся же найти хотя бы самые простые отличия в выборе репродуктивной стратегии, которые показывают высшие животные по сравнению с наземными сосудистыми растениями.

Животные с их более мелкими и труднее наблюдаемыми хромосомами исследованы гораздо слабее, но среди них полиплоидия, как оказалось, распространена весьма широко — от простейших до рептилий. Только птицы не прибегают в природных популяциях к этому простому механизму остановки рекомбинации, хотя и здесь известны редкие триплоидные экземпляры курицы, жизнеспособные, достигшие взрослого состояния, но стерильные (Ohno *et al.*, 1963).

И все же доля полиплоидов в животном царстве куда меньше. Причина, мне кажется, состоит в том, что растения легко обращаются к примитивным средствам клонирования, включая полиплоидию, а высшие животные — нет. Вероятно, ценность особи как носителя индивидуального сочетания генов в популяциях высших, крупных животных выше. Сложно устроенные животные — прежде всего звери и птицы — не могут пожертвовать уникальностью генотипа. Ведь особей мало, и, если значительная их часть обратится в генетических близнецов, мно-

гие редкие аллели исчезнут. В этом смысле очень «неосторожно» поступают долгоносики, когда позволяют склонным к экспансии полиплоидным клонам вытеснить в рефугиумы двуполоую диплоидную расу. Сокращение ее ареала (и численности!) ведет к сокращению полиморфизма всего вида и к уменьшению разнообразия происходящих от нее новых клонов.

3.3. География полиплоидов

Первые работы в этой области принадлежат, вероятно, Ванделю (Vandel, 1922, 1926, 1927, 1928, 1931, 1934, 1940). Он обнаружил, что двуполоая раса европейской мокрицы *Trichoniscus elizabethae* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea, Trichoniscidae), для которой $2x = 16$, обитает в Средиземноморской области, а триплоидная партеногенетическая ($3x = 24$) — в северной и средней Европе.

Позже изучением ареалов диплоидных и полиплоидных форм занимались преимущественно ботаники. Благодаря простоте обработки препаратов и подсчета хромосом у растений, с их более крупными клетками и ядрами, ботаниками быстро был накоплен материал, позволивший сделать важные обобщения. Многие высказанные ими мнения теперь уже забыты, другие — по сей день остаются предметом дискуссии*.

* Здесь можно было бы сослаться на очень большое число исследований, посвященных многочисленным родам сосудистых растений. Содержательные обзоры фактического материала и выдвинутых гипотез опубликованы Стеббинсом (Stebbins, 1947, 1950, 1980), Густафссоном (Gustafsson, 1948), Леве (Löve & Löve, 1949, 1957), Мэнтоном (Manton, 1950),

Хагеруп обнаружил на Фарерских островах тетраплоидную форму пустой тундровой ягоды вороники (*Empetrum hermaphroditum*, Empetraceae; 52 хромосомы). Это гермафродитное растение весьма близко к раздельнополой диплоидной воронике, *Empetrum nigrum* (26 хромосом), но приурочено к северной части ареала (Hagerup, 1927). Среди вересковых растений (порядок Ericales) Хагеруп нашел четыре пары близких видов, в каждой паре вид с более северным распространением имел вдвое большее число хромосом (Hagerup, 1928). Так появилась гипотеза о связи полиплоидии с **географической широтой**. Ее в дальнейшем поддерживали многие исследователи, особенно Тышлер и Лева (Tischler, 1935, 1955; Flovik, 1938, 1940; Löve, 1953; Löve & Löve, 1949, 1957)*.

Первоначально предполагалось, что само удвоение хромосом доставляет полиплоиду новые свойства и дает возможность «*овладеть новым ареалом*», недоступным диплоидной форме. Полиплоиды рассматривались как «*более стойкие к суровым климатическим условиям*» (Münzing, 1936; Löve, 1944). Холод называли даже в каче-

Л. П. Бреславец (1963), Джонсоном с соавторами (Johnson *et al.*, 1965), Эрендорфером (Ehrendorfer, 1965, 1980), Ханельтом (Hanelt, 1966), А. П. Соколовской (1982) и, конечно, Грантом (1984).

* Краткий обзор традиционных взглядов по старой проблеме «географического партеногенеза» и новую, оригинальную гипотезу, объясняющую преобладание партеногенетического размножения в условиях, где локальные популяции особенно резко изолированы друг от друга, можно найти в недавно вышедшей работе — Haag & Ebert, 2004.

стве фактора, вызывающего переход многих северных растений в полиплоидное состояние*.

Позднее внимание исследователей перешло с механизма возникновения полиплоидных особей на причины преимущественного выживания полиплоидов в некоторых особенных условиях. Разные авторы их также понимали по-разному. Обычный луговой злак лисохвост, *Alopecurus*, распространен главным образом в районах с холодным и умеренным климатом (Стрелкова, 1938; Соколовская, 1982). Род включает около 50 видов, хромосомные числа варьируют у них в широких пределах — от 14 до 120. Причем диплоиды по вычислениям А. П. Соколовской составляют только 28.5%, тетраплоиды — 30%, а формы гекса-, окто- и декаплоидного уровня — 45%. Все горные виды полиплоидны. На этом основании, а также по результатам сравнения морфологических признаков исследователи считают горные виды более молодыми и связывают их происхождение с гибридизацией (аллополиплоидией) и с **миграцией в горы**, а также в арктические широты (Стрелкова, 1938; Strelkova, 1938; Цвелев, 1972; Соколовская, 1982).

Густафссон отстаивал мысль о том, что полиплоидия чаще встречается у многолетних травянистых растений, а эта жизненная форма легко размножается вегетативным путем и очень обычна в арктических и горных флорах. Поэтому он усматривал корреляцию между полиплоидией

* Термический шок, действительно, может приводить к нарушению мейоза и повышению пloidности (см. примечания к с. 55 и 95).

и **жизненной формой**, а связь с шириной местности и высотой над уровнем моря считал поверхностной. По мнению Густафссона она вторична и объясняется лишь преобладанием многолетних трав на севере и в альпийском поясе гор (Gustafsson, 1946, 1947a, 1947b).

Иногда для объяснения ареалов полиплоидных растений привлекались даже лирические мотивы. Шимотомаи, много лет посвятивший наблюдению хризантем (род *Chrysanthemum*), полагал, что высокохромосомные формы растут лишь в засоленных песках на морском берегу (Shimotomai, 1938). Однако уже в 1944 г., когда основные идеи, выдвинутые для объяснения географического распространения полиплоидов, еще не утратили своей новизны, Кэйн сформулировал правило, позволяющее их объединить и примирить, кажется, к взаимному обогащению. По мнению Кэйна «*в растительных сообществах, сочетающих диплоидные и полиплоидные виды, полиплоиды стремятся к преобладанию в районах, которые недавно подверглись значительным климатическим или иным изменениям среды*» (Cain, 1944, p. 431).

В те же и в более поздние годы, без заметного идейного давления со стороны биогеографов-ботаников, появлялись статьи об обнаружении полиплоидных форм или видов животных и их более южных диплоидных родственников. Они касались уже обсуждавшихся нами жуков-долгоносиков (Suomalainen, 1940a, 1948), кузнечиков рода *Saga* (Orthoptera, Tettigoniidae; Goldschmidt, 1946), ракообразных рода *Pontoporeia* (Amphipoda, Haustoriidae; Salemaa & Heino, 1990) и других беспозвоночных. Появились и новые методы. С помощью фотометрического изу-

чения плоидности на *Daphnia pulex* были получены интересные данные о преобладании диплоидов в умеренных широтах, а тетраплоидов — в высоких широтах Арктики (Beaton & Hebert, 1988). Путем сравнения аллельного наполнения нескольких полиморфных локусов, правда, не очень многочисленных (исследовано 8 аллозимов), было показано, что на огромных пространствах Канадского арктического архипелага клональное разнообразие дафний резко понижено — на некоторых островах обнаружено всего от 2 до 6 клонов (Weider & Hobæk, 2003: tabl. 1, p. 465). Легче всего такое обеднение генотипов объяснить постоянным партеногенетическим размножением тетраплоидных дафний, которые совсем не дают самцов.

Кроме того, было подмечено, что не только полиплоидные, но и диплоидные партеногенетические расы приурочены к северной части видового ареала. Примером тому может служить палочник — прямокрылое насекомое. Во Франции *Bacillus rossius* (Phasmatodea, Bacillidae) представлен партеногенетическими популяциями, а в северной Африке — двупольными (Rijnacker, 1969; Мэйнард-Смит, 1981).

Авторы многих более поздних работ, посвященных самым разным группам животных, от многоножек и тихоходок до морских звезд, скорпионов и ящериц (Myriapoda, Tardigrada, Asteroidea, Scorpiones, Sauria; ссылки на работы см. в табл. 2, раздел 3.2), характеризовали географическое распространение партеногенетических видов, диплоидных и полиплоидных как «островное», а не «экстремальное» (см., например, Cuellar, 1994). Нужно согласиться с тем, что на краю ареала плотность популяций обычно понижена, и немногие особи

раздельнополых видов, унесенные ветром или волнами далеко за пределы своего обычного обитания, в пригодных для них местах не оставят потомства, поскольку не смогут найти друг друга и за краткое время своей жизни не дождутся следующей волны мигрантов. Как справедливо замечает Келлар, при заселении пещер, прудов и островов одна партеногенетическая самка вероятнее станет основательницей новой популяции, чем немногочисленные особи двуполого, не склонного к самооплодотворению вида. В этом рассуждении на первое место поставлен успех размножения, а не качественные генетические отличия партеногенетического потомства. Между тем, разные клоны могут захватывать разные по условиям участки, обеспечивая расширение пределов не только географического, но и экологического распространения вида.

Не вызывавшая сомнений способность очень многих растений к вегетативному размножению и длительному поддержанию популяций, позволила ботаникам не задерживаться на обсуждении преимуществ, которыми обладают нерекombинирующие формы при расселении. Ими раньше были собраны сведения о таксономическом и географическом распределении полиплоидов, что позволило Кэйну (Cain, 1944) связать процесс полиплоидизации во многих родах с историей флоры и с историей климата.

Странное географическое распространение полиплоидов представляется интересным не только само по себе, но и в связи с темой нашего обсуждения — клонированием. Особенно привлекательны для анализа, конечно, обширные полиплоидные ряды, составленные внутривидовыми формами или видами одного рода, которые теперь хорошо известны среди многих цветковых растений. Большие числа хромосом у высокополиплоидных видов и рас с оговорками, принятыми в предыдущем разде-

ле, могут служить довольно надежным признаком останковки рекомбинации. Кратные соотношения хромосомных чисел у близких видов, часто свидетельствующие о тесном родстве, иногда могут говорить и о преемственности форм, позволяют обнаружить предковую и производную формы, а ареалы (по крайней мере в некоторых, счастливых для исследователя случаях) указывают направление экспансии. Как любой биогеографический анализ, проводимый на достаточно богатом материале, география полиплоидов позволяет перейти от плоского пространственного описания к изучению истории, дает возможность увидеть развитие таксона*.

Прекрасный пример полиплоидного ряда предоставляет населяющий морские побережья и солончаки засушливых континентальных областей Европы, Азии и Северной Америки трибстренник, *Triglochin maritima*, из семейства ситниковидных (Juncaceae). Соматические клетки этого галофита в образцах из разных популяций имеют хромосомные числа от 12 до 144. Таким образом полиплоидный ряд включает восемь ступеней: $2x=12$ (диплоидное число), $4x$, $5x$, $6x$, $8x$, $16x$, $20x$ и $24x$ (144 хромосомы). В. И. Быстрова и Н. А. Миняев (1969) вслед за Бухенау (Buchenaу, 1903, цит. по Быстровой и Миняеву, 1969), Б. А. Федченко (1934) и Гультеном (Hultén, 1962, цит. по Быстровой и Миняеву, 1969) объединяют диплоидную и все полиплоидные расы этого растения в один вид.

* См. работу Б. А. Коротяева об использовании ареалов диплоидных и партеногенетических форм жуков-долгоносиков для реконструкции путей расселения и источников обогащения фауны (Korotyayev, 1996).

В то же время Лёве (Löve & Löve, 1958a, 1958b) разделяют трибстренник на ряд самостоятельных видов. Они относят 48-хромосомную расу тихоокеанского побережья Северной Америки к *Triglochin concinna*, 96-хромосомную расу, характерную для солончаков сухой, континентальной части Северной Америки, к — *T. debilis*, 96-хромосомную расу атлантического побережья Канады — к *T. gaspensis*, произрастающую в Японии и северо-восточном Китае 120-хромосомную расу — к *T. asiatica*, распространённую в восточной части Северной Америки 144-хромосомную расу — к *T. elata*.

Используя одно или многие видовые названия, систематики не сомневаются в том, что обсуждаемые формы связаны тесным родством. На карте (рис. 14) показан ареал *Triglochin maritima*. Диплоидные растения, с 12 хромосомами, известны только из центральной Румынии. Тетраплоиды ($4x=24$) отмечены в Румынии и Польше. Здесь же, в центральной Европе, обнаружена пентаплоидная раса ($5x=30$). В Испании найдены гексаплоиды ($6x=36$). Как видим, перечисленные сравнительно низкие уровни плоидности имеют ограниченное распространение. Следующая ступень полиплоидного ряда — октоплоиды ($8x=48$), напротив, расселились по Европе, проникли в Исландию, встречаются на Алтае, в Средней Азии и Сибири, достигли Японии и тихоокеанского побережья Америки. Еще больший уровень плоидности отмечен на Дальнем Востоке и в Японии.

Не схематично строгая, но все же отчетливая картина нарастания плоидности при продвижении из Европы на восток кажется убедительным подтверждением молодости восточных форм и большей древности западных,

европейских. Она хорошо согласуется с простейшим из возможных предположением, что диплоидная раса при нарушениях мейоза и успешном опылении порождает триплоидные и тетраплоидные расы, а те, скрещиваясь между собой или с диплоидом, создают все наблюдаемое разнообразие кариотипов. Конечно, мыслимо и обратное течение процесса — снижение уровня плоидности (как известно, полиплоидные формы способны безболезненно терять часть хромосом), но тогда кариологические изменения должны быть одинаково видны в разных частях ареала, а не только в Европе, где сохранился диплоид и следы его скрещиваний — нечетные полиплоиды ($5x$).

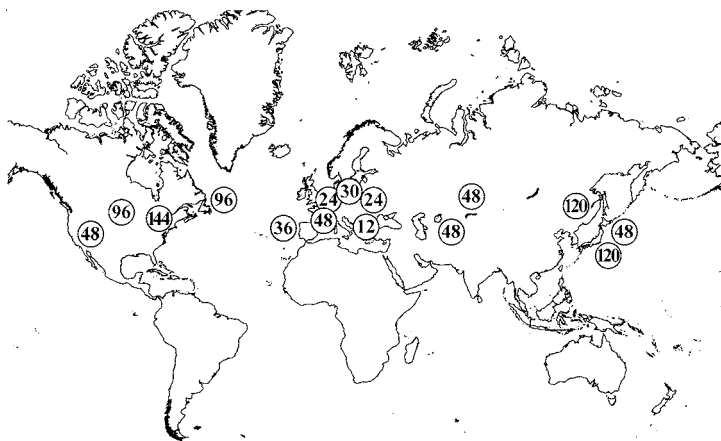


Рис. 14. Географическое распространение *Triglochin maritima*. Цифры, которыми помечены места обнаружения этого вида, соответствуют выявленному там соматическому числу хромосом. (По Быстровой и Миняеву, 1969, с дополнениями по Соколовской, 1982)

О мейозе *Triglochin maritima* мы ничего не знаем, однако сами числа хромосом, по всей видимости, указывают на то, что высокополиплоидные расы способны лишь к сложению своих хромосомных наборов. Если так, то они могут объединить свойственные разным линиям полезные признаки, но не могут избавиться от вредных.

Самая богатая хромосомами, 144-хромосомная раса, скорее всего могла возникнуть путем скрещивания 48-хромосомной и 96-хромосомной. Только они и соседствуют с ней в Северной Америке.

Географическое распространение долгоносиков на севере континентальной Европы и в Скандинавии авторы, изучавшие их, определенно связывают с отступлением ледников. Современные ареалы полиплоидных кариоморф *Triglochin maritima*, очевидно, также указывают на пережитую по мере потепления климата экспансию из центральной Европы на север и восток, до Чукотки и Северной Америки. Но особенно наглядны совсем недавние изменения, произошедшие за исторический период. Многие виды и роды растений, имевшие ограниченный ареал, под влиянием переселения людей, освоения и распашки земель приобрели очень широкое распространение. Причем, если диплоидные — надо полагать, более древние кариоморфы — в основном придерживаются естественных ландшафтов, то полиплоиды тех же растений вслед за людьми расселились куда сильнее. Среди них — самые обычные виды, ставшие на возделываемых полях сорняками: пастушья сумка (*Capsella bursapastoris*), черный паслен (*Solanum nigrum*), спорыш (*Polygonum aviculare*), звездчатка (*Stellaria media*), журавельник (*Erodium cicutum*), дымянка (*Fumaria officinalis*) (Tischler, 1946).

Сообщества животных в этом отношении еще слабо изучены, зато данные об участии клональных — форм в региональных флорах гораздо более доступны, благодаря обширной литературе, посвященной полиплоидии растений. Собранные многими авторами, эти материалы коротко реферированы А. П. Соколовской (1982). В ряде работ (Favarger & Contandriopoulos, 1961; Favarger, 1964, 1969; Larsen, 1958, 1960; Stebbins & Major, 1965; Stebbins, 1971, 1980) было показано, что количество полиплоидов в той или иной флоре зависит от присутствия эндемичных элементов. В состав современных географических ассоциаций растений входят *палеоэндемики*, таксоны древние, сокращающие ареал, и *неоэндемики* (Favarger, 1964). Еще Е. В. Вульф (1937) полагал, что палеоэндемики, как правило, диплоидны, а неоэндемики, конечно, могут быть диплоидами, но в основном они — полиплоиды.

Развивая эту идею, Ларсен кариологически исследовал 136 видов флоры Канарских островов, которую считают богатой эндемичными видами, причем неоэндемики составляют в ней более трети. Он установил (Larsen, 1958, 1960), что среди эндемиков только 23% составляли полиплоиды; следовательно, большинство принадлежит к палеоэндемикам. Ризе (Reese, 1957) на основании изучения 150 видов цветковых растений флоры северной Сахары, богатой «реликтовыми элементами», также приводит довольно низкий процент полиплоидов, не превышающий 37. В пустыне Каракумы, для которой «характерен значительный эндемизм» (Соколовская, 1982, с. 15), найдено 37.5% полиплоидов. В то же время для флоры Арктики характерна совсем иная тенденция:

здесь наблюдается полное отсутствие реликтового эндемизма (Жукова и Тихонова, 1973; Соколовская, 1982)*.

Палеоэндемики, или реликты прежних флор, пережившие климатические революции в уединенных оазисах пустыни или в ровном климате океанических островов, конечно, не подвергались столь жестоким испытаниям, как многострадальная четвертичная флора северной Европы. Их солидный в масштабах геологического времени возраст свидетельствует об умении приспосабливаться и, весьма вероятно, связан со способностью к «нормальной» эволюции диплоидного вида, медленной, но полноценной, осуществляющейся на базе богатого полиморфизма и исправной половой рекомбинации, оттого большинство из них — диплоиды.

3.4. Эволюционный потенциал «хорошего» вида в сравнении с «удачным» клоном

*«Эволюционный потенциал организма зависит от того, сколь большое разнообразие комбинаций генов он способен производить» (Dobzhansky, 1951, p. 259)**.* Вме-

* Доля «неополиплоидов» (включая полиплоидные расы диплоидных видов) — напротив, очень высока. Так утверждают В. В. Петровский и П. Г. Жукова (1983) на основании анализа флоры сосудистых растений о. Врангеля. Они связывают появление многочисленных полиплоидных форм «с крупными климатическими флуктуациями, имевшими место в четвертичное время в северной части Берингийской суши».

** Точная цитата звучит так: «*The evolutionary potentialities of an organism depend upon how great a variety of gene combinations it is capable of producing.*»

сте с тем устранение процессов, ответственных за создание новых сочетаний генов, как мы видели, достигается очень легко. Мейоз не только сложен и уязвим, он и пластичен. Благодаря этому отклонения от нормального хода мейоза иногда приводят к полному расстройству гаметогенеза и стерильности особей, иногда — к успешному завершению гаметогенеза и сохранению в развивающемся яйце соматического набора хромосом. В случае такого «урегулированного» гаметогенеза становится возможным размножение без рекомбинации.

Чаще мы встречаем остановку рекомбинации в регионах, претерпевших резкие изменения климата, у видов, которые смогли быстро приспособиться к новым условиям. Как любое грубое, экстренное решение острой проблемы такая остановка влечет за собой катастрофические последствия. Живой, способный к адаптации, обладающий единым генофондом, отзывчивый на умеренное давление отбора, полиморфный вид превращается в скопище полностью изолированных, не способных к изменению генотипа, конкурирующих и вытесняющих друг друга клонов.

Большая часть этих клонов с течением времени бесследно вымирает, и только немногие, или даже один клон, оказывается способным вытеснить родительскую диплоидную форму в рефугиумы, захватить, а иногда и значительно расширить уже освоенный ею ареал. Генетическое разнообразие при этом падает. Таксономическое разнообразие в ходе такого замещения, формально рассуждая, сохраняется (если вид заместится одним клоном) или увеличивается, когда на месте одного вида выживает несколько клонов, т.е. несколько дискретных форм.

Странным и даже излишним кажется почти риторический вопрос Мэйнарда-Смита (1971b): отчего партеногенетическая форма не всегда совершенно вытесняет двуполого предка? Если бы она всегда, в любых условиях, имела селективное преимущество, вытеснение было бы неизбежно. Задумаемся однако над тем, что когда двуполой вид бывал полностью вытеснен одним из порожденных им удачных клонов, мы не имеем материала для ученой дискуссии. Вслед за двуполом видом, хранившим аллельное разнообразие и постоянно порождавшим на базе рекомбинации пышный букет совершенных, приспособленных, но не способных к дальнейшим изменениям клонов, должен был вымереть и последний, самый удачный и все ж константный и потому коротко живущий клон.

Клональные формы благодаря высокой гетерозиготности (либо благодаря наличию соответствующих условиям гомозиготных, но непременно наследуемых слитно сочетаний генов) часто оказываются более жизнеспособными. Когда они получают преимущества в освоении свободных, еще незаселенных участков, можно говорить о том, что клонирование обеспечивает *«биологический прогресс»* (в понимании А. Н. Северцова, 1934). Однако при дальнейшем изменении условий клональные популяции сами по себе не в состоянии возродить утраченный полиморфизм. Старые клоны вымирают, и их место должны занять другие, более подходящие к наступившим условиям. Главным же источником новых клонов, помимо некоторого вклада, вносимого мутированием, служат сохранившиеся двуполые популяции, способные путем рекомбинации быстро создать богатый спектр изменчивости за счет свежих сочетаний аллелей.

Иными словами это можно сказать так. Виды живут долго и, как известно, медленно изменяются. Они приспособлены к широкому спектру условий и могут вынести значительные перемены климата. Но **из-за полиморфизма вида всегда лишь небольшая часть его особей действительно приспособлена хорошо**. Что же касается клонов, порождаемых видом, то они из-за генотипического однообразия своих особей имеют ничтожный (в сравнении с предковыми, двуполовыми) популяциями эволюционный потенциал. Зато **удачные клоны целиком состоят из элитных, наиболее приспособленных к текущим условиям особей**. Они-то и процветают на большей части ареала, а двуполые популяции, несмотря на свои несоизмеримо бóльшие эволюционные возможности, прозябают в рефугиумах.

В местах, подвергавшихся оледенениям и потеплениям, засухам и преобразовательной деятельности человека, везде, где изучаемая нами флора и фауна несет на себе явный отпечаток пережитых катаклизмов, значительная часть растений и животных представлена клональными формами. В группах, способных к размножению без рекомбинации, быстрое наращивание числа «видов» происходит за счет выброса на незаселенные территории или в незанятые экологические ниши новых, чаще всего высокогетерозиготных, способных к экспансии клонов.

Напротив, приспособление двуполого вида происходит путем постоянной переработки богатых, полиморфных популяций, генотипически не однородных по морфологическим, биохимическим и другим признакам. Вероятно, она требует гораздо большего времени и не всегда

поспевает за изменениями среды. Только по окончании ландшафтно-географических переворотов, когда физические условия стабилизируются, «клональные виды» — эти бледные дубли видов, утратившие полиморфизм, состоящие из однообразных особей, дружно плодящихся и погибающих в узком интервале условий — постепенно вытесняются «обычными» двуполовыми видами. Убедиться в том позволяет сравнение молодых флор и фаун с более зрелыми, окатанными временем, устоявшимися (см. выше, раздел 3.1.5). Доля клональных видов в устоявшихся сообществах постепенно снижается.

Систематикам нет большого смысла спорить о том, хорошо ли называть клонирующиеся формы видами. И обычный, двуполовый, и клональный вид занимает свою нишу в биоценозе. И тот, и другой вовлекаются в потоки вещества и энергии. Их особи питаются, служат пищей другим, плодятся, участвуют в конкуренции, погибают... При чем экологические потребности, ареалы и другие свойства разных клонов, явно происходящих от одного вида, во многих случаях отличаются не хуже видовых.

Однако в отношении эфемерности клонов и долговечности видов, размножающихся половым путем, по всей видимости, не может быть серьезных сомнений (см. Babcok & Stebbins, 1938; Darlington, 1939; Stebbins, 1950; Moritz, 1991a, 1991b). Перешедшие к клонированию полиплоиды, диплоидные облигатно апомиктические расы и другие нерекombинирующие формы (как именует их Д. Ф. Петров, 1988, — «выдающиеся выщепенцы») — это не блестящие находки, «озарения» эволюции, а неизбежный брак, грехи поспешности. Это то, чего не может не быть, когда расстроенная климатическими возмущения-

ми природа не имеет времени для покойной, степенной, «дарвиновской» эволюции.

Заканчивая сравнение эволюционных возможностей вида и клона, нужно признать, что оно, строго говоря, не было вполне корректным. Во всем предшествующем изложении клональные формы постоянно противопоставлялись обычным, двуполом. И это оправдано: они действительно очень резко отличаются от майровских «биологических видов»*. Но, отличая «клональные виды» от «нормальных», не стоит забывать, что полного перемешивания генов нет ни в том, ни в другом случае. **Геном вида всегда подразделен на более или менее устойчивые блоки** (Grant, 1958, 1966; Грант, 1984; Хесин, 1984; Жученко и Король, 1985). В ряде специальных работ хорошо показано, что многие признаки организмов наследуются слитно; детерминирующие их гены объединены в группы, не разрушаемые кроссинговером. Так называемая

* Майр, Кэйн, Ф. Г. Добржанский и другие создатели и сторонники синтетической теории эволюции были весьма категоричны в этом вопросе. Они неоднократно подчеркивали, что биологическая концепция вида не может применяться к группам с облигатным бесполом (соматическим) или партеногенетическим размножением и даже отказывали нерекombинирующим агамным формам в праве называться видами (Кэйн, 1958; Майр, 1974; Mayr & Ashlock, 1991). Правда, иногда Майр все же упоминает однополые формы, например партеногенетические расы жука-листоеда *Calligrapha* (Chrysomelidae), в числе видов-двойников (см. Майр, 1974, с. 38).

«локализованность» кроссинговера (его упорядоченность, приуроченность к определенным участкам хромосом) приводит к тому, что у всех, в том числе и у двуполых, условно панмиктических видов, **значительная часть генома всегда защищена от изменений, причиняемых рекомбинацией**. А если почти весь материал хромосом поделен или, лучше сказать, объединен в крупные блоки, лежащие в них гены теряют разнообразие аллелей и становятся одинаковыми у всех особей популяции, а затем и вида. Тогда полиморфизм двуполого вида делается мал, как в осенних популяциях дафний*.

В этом смысле резких различий по уровню полиморфизма между клональными видами и двуполыми иногда и нет. Многие двуполые виды, «формально» размножаясь половым путем, фактически располагают очень ограниченной рекомбинацией. Уменьшение ее резко снижает эволюционные потенции вида, но приносит быстро реализуемые преимущества — повышение жизнеспособности и «стандартизацию» особей, т.е. черты, характерные, как мы видели, для клонов.

3.5. Краткие итоги. Преимущества клонирования и неизбежные издержки двуполого размножения

Изложенные выше соображения, касающиеся участия клонирования в формировании фауны и флоры, опи-

* Ср. выводы Гранта (1984, с. 391–392), касающиеся форм *Rosa canina* и *Oenothera biennis*, у которых «значительные части генома заперты» (locked up), не доступны для рекомбинации.

раются на обильный фактический материал, который накопился в литературе за многие годы, благодаря использованию богатого арсенала хронологически сменивших друг друга методов. К настоящему времени этот материал во многих отношениях еще должным образом не проанализирован. Мной он охвачен, конечно, также далеко не полностью.

В первой главе на немногих примерах были кратко рассмотрены последствия, которые имеет в природных популяциях животных полная остановка генетической рекомбинации. **Во второй главе** конспективно описаны механизмы рекомбинации, в основном обеспечиваемые у высших организмов половым процессом, но нарушаемые при переходе к партеногенезу. Далее, **в третьей главе**, показано, как при отказе от полноценного полового размножения рекомбинация может быть совершенно устранена (в случае партеногенеза, гиногенеза, андрогенеза) или ограничена более тонкими генетическими механизмами.

Прекращение рекомбинации наблюдается в самых разных ветвях филогенетического древа животных и растений. Оно сказывается в снижении полиморфизма, а через него — в утрате пластичности, подвижности генотипического состава популяций. В некоторых условиях именно утрата возможности к изменениям, приводящая к долгому устойчивому клонированию, обеспечивает конкурентные преимущества клональных форм (отдельных популяций, рас, подвидов, видов); в других — когда необходима способность меняться — сохраняется двуполое размножение.

Самым заметным проявлением остановки рекомбинации служит неизбежное исчезновение из природной популяции самцов. Однако, несмотря на более быстрое размножение однополо-женской группы животных,

первостепенное значение для ее выживания имеет не число потомков, производимых каждой особью, а генотипический состав популяции (число аллелей в полиморфных локусах и реализованное разнообразие их сочетаний). Генотипический состав и определяет дальнейшую судьбу локальных популяции, а вслед за ними — всего вида. Яркие различия между обычными (двуполыми) и клональными видами могут быть представлены следующим образом.

- Важным проявлением остановки или значительно ограничения рекомбинации служит то, что полиморфная **популяция** двуполого вида **распадается на ряд** генетически однородных внутри себя **клонов**.
- Клональная конкуренция, наряду с генетико-автоматическими процессами («случайной» утратой редких генотипов), ведет к быстрому сокращению числа клонов (в пределе — до одного клона). **Разнообразие аллелей** в каждом локусе при этом неизбежно **падает**.
- Любая клональная «популяция» состоит из элитных (наиболее приспособленных в узком интервале условий) особей и может вытеснять предковые двуполые популяции на географическую или экологическую периферию видového ареала. В этом смысле успешный **клон способен узурпировать некоторые свойства вида**.
- Вид — двуполый, полиморфный, способный к эволюции — порождает клоны, но не наоборот. **Клон — явление эфемерное**, уязвимое, зависимое.

- **Вид** — результат исторического развития; он **наследует значительную долю генофонда** других, ранее существовавших, **предковых для него видов**. Для сохранения эволюционных возможностей он обречен в каждом поколении в составе генетического груза (наряду со сбалансированными летальными и пр.) нести запас несовременных, редких, но прежде имевших высокие частоты аллелей, которые могут быть использованы в будущем.*

* Вопрос о смене устаревшей аллели и «плате за эволюцию», оцениваемой в числе особей, которые должны погибнуть для фиксации признака, разобран Холдейном (Haldane, 1957) и Кимурой (Kimura, 1960). В форме, доступной для систематиков и натуралистов, эта тема освещена Майром (1968, с. 213–215).

ГЛАВА 4 (ЛИШНЯЯ)

ОГРАНИЧЕНИЕ РЕКОМБИНАЦИИ ПРИ ДВУПОЛОМ РАЗМНОЖЕНИИ

Эта глава, наверное, не совсем уместна в работе, посвященной в основном организмам, отказавшимся от рекомбинации. Обсуждая партеногенез и подобные ему по генетическим последствиям способы размножения, я прежде всего стремился показать, в какой мере естественные, встречающиеся в природе клональные формы отличаются от обычных, хорошо знакомых двуполых видов. Главным предметом внимания были свойства клональных популяций, отличающие их от популяций полиморфных, «менделевских». Этим термином, впервые, вероятно, употребленным Райтом (Wright, 1931; Майр, 1947; Лобашев, 1967, с. 609), нередко обозначают обычные, условно панмиктические популяции, где осуществляются свободные скрещивания особей и где находят свое выражение менделевские закономерности наследования, где в потомстве гетерозиготных особей наблюдается нормальное расщепление. *«Смешение и расхождение генов, происходящее в менделевских популяциях в каждом поколении (благодаря*

оплодотворению и мейозу — С.Г.), *определяют преемственность и способность к изменениям популяционного генофонда, общего запаса генов*» (Dobzhansky, 1951, p. 260)*.

Согласно устоявшейся к настоящему времени точке зрения развитие полиморфных популяций рассматривается как результат изменения частот генов, как преобразование единого генофонда популяции, слагающегося из индивидуальных, постоянно меняющихся генотипов особей (Timoféeff-Ressovsky, 1939; Dobzhansky, 1941, 1955; Майр, 1947, 1968; Симпсон, 1948; Тимофеев Ресовский и др., 1969, 1973; Воронцов, 1980, 2004). Развитие клональных популяций идет иначе — путем вытеснения одних генотипов другими; меняются не частоты **отдельных генов**, а частоты целых, неизменных, **неделимых генотипов**.

Достижения популяционной генетики по существу относятся только к двуполом, полиморфным, нормально рекомбинирующим видам. Не только музейные зоологические систематики, но и генетики, изучающие природные популяции, до сих пор полагают, что в основном они работают с майровскими биологическими видами. Причем новые молекулярно-генетические методы, с успехом используемые теперь для изучения процессов видообразования, принципиально не изменили основных представлений в этой области, сложившихся еще в работах создателей и сторонников *синтетической теории эволюции*, прежде

* Точный текст цитаты таков: «*The sexual unions and the gene segregations occur in every generation in Mendelian population, and determine both the continuity and the changeability of their collective genotypes, gene pools*».

всего Ф. Г. Добржанского, К. Дарлингтона, Дж. Симпсона, Юлиана Гексли, Н. В. Тимофеева-Ресовского, И. И. Шмальгаузена, Э. Майра, Дж. Стеббинса, В. Гранта, Н. Н. Воронцова. Несмотря на то, что в работах последних лет зачастую употребляется иная терминология, как отмечают авторы краткого и содержательного критического обзора исповедуемых в настоящее время концепций вида, *«декларируемые противоречия между ними (концепциями — С. Г.) на самом деле далеко не альтернативны»*. Экологами, эволюционистами и систематиками *«на практике во многих, особенно молекулярно-генетических исследованиях, уже давно используется сочетание подходов, применяемых, по крайней мере, типологической, биологической и эволюционной концепциями...»* (Боркин и др., 2004, с. 939).

Огромная заслуга Майра состоит в том, что популярность его книг примирила систематиков с генетикой. Специалисты, занятые изучением и описанием видов, свыклись с мыслью о том, что изменчивые и связанные цепью переходов признаки организмов развиваются в результате проявления дискретных наследственных факторов — генов. Под влиянием Добржанского Майр развивал в своих работах и распространял среди зоологов представление об изолирующих механизмах, которыми обеспечивается дискретность видов. Вместе с тем не стоит забывать, что Майр априорно рассматривал любую популяцию как более или менее панмиктическую, а репродуктивную изоляцию видов — как результат длительной независимой эволюции. Теперь, имея перед глазами широкий спектр организмов, располагающих необычными способами размножения, мы едва ли можем сомневаться в

том, что многие случаи репродуктивной изоляции (например, встречаемые у партеногенетических, гиногенетических, гибридогенетических форм) не могли сложиться путем накопления мелких, едва заметных уклонений, как того требуют построения классического дарвинизма*.

Современные знания о механизмах мейоза и наблюдения, касающиеся погеномного расхождения хромосом, к которому особенно склонны хромосомные наборы гибридных организмов, позволяют в настоящее время не пугаться старых сальтационистских взглядов, которые когда-то были напрасно противопоставлены дарвиновскому селектогенезу. Интерес к «внезапному» или, как теперь его иногда называют, «квантовому» образованию видов и даже крупных групп организмов в последнее время возобновился (Оно, 1973; Воронцов, 1988; Алтухов, 1997, 1989; Vorontsov & Lyapunova, 1989; Orr, 1998; Voss & Shafer, 2000; Simon *et al.*, 2003; Beçak & Kobashi, 2004; Тиходеев, 2005).

Само скачкообразное, «сальтационное», возникновение обособленной формы, которую систематики описывают как самостоятельный вид, благодаря накоплению знаний о механизмах репродуктивной изоляции, теперь уже не кажется невероятным. Поэтому принципиальное неприятие сальтаций и «ереси перспективных монстров» Шиндевольфа (Schindewolf, 1936, 1993) и Гольдшмидта

* Противопоставляя «сальтационизм» «градуализму», накоплению мелких мутаций, Майр, конечно, знал о скачкообразном возникновении апомиктических и полиплоидных видов растений, упоминал о нем и сознательно уходил от подробного обсуждения этого процесса на материале животных.

(Goldschmidt, 1940) остается, скорее, следом пережитых идейных разногласий (Maug, 1997). Другое дело — оценка эволюционных способностей любых возникших скачком рас и видов, внезапно потерявших связь с предковыми популяциями и не унаследовавших нажитого в течение многих поколений генетического полиморфизма.

При сравнении клонирования с «половым размножением» особенно трудным для понимания мне показалось то, что самые необычные и интересные способы размножения совмещают клонирование некоторого комплекса генов, расположенных в одной или нескольких совместно наследуемых хромосомах (или в защищенных от кроссинговера участках одной хромосомы), с менделированием по остальным признакам (Гребельный, 2005, 2006а). Как ни странно, анализ клональных популяций приводит к выводам, важным для понимания процессов, происходящих в популяциях обычных двуполовых видов.

4.1. Гибридизация как путь к обособлению таксона

Обычный, свойственный большинству зоологов взгляд на эволюцию предполагает, что видообразование идет путем дивергенции, т.е. есть путем отделения новых видов от общего ствола и крупных ветвей филогенетического древа. Само древо служит привычной аллегорией монофилии — происхождения из одного корня, однако с течением времени все более увеличивающиеся в числе примеры гибридного происхождения некоторых видов растений и животных, убедительно доказанного с помощью современных методов, вызвали к жизни термин «*сетчатое видообразование*» (reticulate speciation; Baker, 1959;

Grant, 1971, 1981; Цвелев, 1975; Боркин и Даревский, 1980; Гребельный, 2006б, 2008). В случае гибридизации объединение двух геномов, двух наборов хромосом, полученных от разных видов, отображается на филогенетической схеме слиянием двух не близко родственных генеалогических линий-ветвей, что создает картину уже не дерева, а сети.*

У зоологов, воспитанных в строгой дарвинистической традиции, случаи внезапного, сальтационного появления нового вида в результате скрещивания двух других, всегда вызывали сомнение. Вот что пишет Майр о видообразовании и гибридизации: *«Эволюция — процесс постепенный, так же как, вообще говоря, и процесс увеличения числа видов (за исключением случаев, связанных с полиплоидией)»* (Майр, 1968, с. 35). *«Сумма всех имеющихся данных противоречит предположению о важной роли гибридизации в эволюции высших животных. Начать с того, что среди этих животных гибриды весьма редки, если не считать некоторых групп с наружным оплодотворением. Большинство гибридов животных абсолютно стерильны, даже если они проявляют гибридную*

* Рассматривая видообразование путем гибридизации, Ф. Г. Добржанский привлекает понравившуюся ему метафору Эплинга, который уподоблял схему сетчатой эволюции гигантскому косматому гидродиктиону (*«a gigantic and ragged Hydrodictyon floating in time»*; Epling, 1939; Dobzhansky, 1941, p. 253), но поскольку нынешние эволюционисты менее знакомы с рисунком ветвления пресноводных зеленых водорослей, они чаще прибегают к сравнению с сетью или мангровой зарослью.

мощность. <...> Наконец, если они действительно способны к возвратному скрещиванию с родительскими видами, то при этом обычно получают генотипы с пониженной жизнеспособностью, которые уничтожаются естественным отбором. Успешная гибридизация весьма редкое явление среди животных» (Майр, 1968, с. 118).

4.1.1. Гибридизация и изоляция

Межвидовая гибридизация в естественных условиях считалась событием исключительным, нарушающим основу видовой самостоятельности. Для большинства зоологов и ботаников главным критерием самостоятельности вида, пусть не единственным и не абсолютным, до сих пор остается репродуктивная изоляция. Она может обеспечиваться внешними факторами (например, географическими) или внутренними (хромосомными перестройками, физиологической несовместимостью брачных партнеров и пр.). Предполагалось, что появляющиеся иногда в результате скрещивания особей разных видов гибриды не могут успешно скрещиваться с предковыми видами. Мы теперь знаем, что это совсем не так. Гибридные популяции, образующиеся при скрещивании плотвы и леща, не изолированы от родительских видов (см. раздел 3.1.3). Оказалось, что **важна изоляция геномов, а не особей.**

Если межвидовые гибриды находят нишу, в которой получают преимущества над исходными видами, они почти всегда плодятся с помощью того или иного механизма клонирования. Причем длительное сохранение преимуществ и продолжительное существование гибридной по происхождению расы или вида возможно только при

полной остановке генетической рекомбинации. Прежде писали, что успех гибрида обеспечивается его гетерозиготностью по многим генам, но более общий и правильный взгляд, видимо, состоит в том, чтобы считать необходимым — для выживания клонального вида или поддержания гибридной популяций — устойчивое воспроизведение апробированного отбором удачного сочетания генов (неважно, гетерозиготного или гомозиготного).

В нашем, конечно, очень одностороннем рассмотрении, на самостоятельность вида указывает прежде всего независимость его наследственного багажа. Сосуществование нескольких близких и периодически контактирующих видов становится возможным только благодаря изолированности принадлежащего каждому из них набора генов, передаваемого из поколения в поколение без смешения и без больших по объему сторонних вливаний*. Гибридогенетические виды в этом смысле сильно затрудняют расшифровку подлинных генеалогических связей. Ведь не только отдельные гены, но **целые сложные генные комплексы и хромосомные наборы могут объединяться** в теле гибридных особей, в составе гибридных популяций и видов, **а затем расходиться**, не смешиваясь, сохраняя, если так можно сказать, собственную историческую судьбу.

* Изящную формулировку этого наблюдения с иной расстановкой акцентов предложил в свое время Ф. Г. Добржанский: *«Само существование дискретных видов как репродуктивно изолированных генофондов — мощный фактор ограничения рекомбинационной изменчивости.»* (Dobzhansky, 1951; цит. по Жу-ченко и Король, 1985, с. 96)

4.1.2. Преимущества гибридного кариотипа

Огромное число полиплоидных растений нуждается в оплодотворении, но многие из них перешли к преимущественно апомиктическому размножению, при котором большая часть семян образуется без рекомбинации и сохраняет хромосомный набор материнского растения. С этим столкнулся еще Мендель*, когда по совету Нэгели занялся скрещиванием ястребинок, *Hieracium* (Asteraceae, =Compositae): половина использованных в его экспериментах видов оказались нечетными полиплоидами.

В работах, посвященных значению полиплоидии, старые авторы нередко делали акцент на «полезность» самого повышения уровня плоидности. Позднее при обсуждении преимуществ, которые полиплоидные формы получают над своими диплоидными предками, в качестве главного отличия стали называть высокую гетерозиготность полиплоидов, связанную с предполагаемым гибридным происхождением, но и это — не самая важная их особенность.

Рассматривая гибридные формы и их происхождение из двух разнородных источников, двух родственных, но независимых геномов, я стремился привлечь внимание к их качественным отличиям от обычных, панмиктических популяций, медленно меняющихся в определенном направлении под давлением отбора. Преимущество

* См. вступительную статью и увлекательный комментарий А. Е. Гайсиновича (1935), сопровождающий издание исправленного им перевода обеих статей Менделя о растительных гибридах.

клональных популяций над двуполоыми состоит в том, что они целиком состоят из наилучших, отборных, элитных особей. Каждая особь клональной популяции по своей приспособленности (по «жизнеспособности», оцениваемой популяционными генетиками в процентах) всегда выше среднего уровня особей полиморфной популяции, но по эволюционным потенциям, по способности изменяться, клональная популяция всегда хуже популяции двуполого вида.

Многие ботаники, систематики и кариологи склонялись к тому, что все или почти все полиплоидные виды растений — *аллополиплоиды*, т.е. возникли путем межвидовой гибридизации (Stebbins, 1947, 1950; Грант, 1984; Цвелев, 1987; Ramsey & Schemske, 1998; Chapman & Burke, 2007). Другие до сих пор считают, что *автополиплоидия*, т.е. умножение хромосомного набора одного вида, также играла немалую эволюционную роль (Levin, 1983; Van Dijk *et al.*, 1992; Rieseberg, 1997; Soltis & Soltis, 1989, 1993, 2000).

Правда, в работе Солтисов (Soltis & Soltis, 1989) с помощью электрофореза показано, что все «успешные» полиплоидные виды, даже те, которые признаны автополиплоидами, как правило, демонстрируют более высокую гетерозиготность, чем родственные им диплоиды. В целом это согласуется с утверждением Стеббинса о меньшей приспособленности искусственных тетраплоидов, образовавшихся в результате удвоения хромосом при соматических клеточных делениях (Stebbins, 1985). По-видимому, в природе сохраняются только линии, произошедшие от самых удачных особей и закрепившие путем автополиплоидии благоприятное сочетание генов, а эти сочетания часто оказываются гетерозиготными.

В зоологической литературе, посвященной позвоночным животным, происхождение полиплоидных видов и рас в целом связывают с гибридизацией (Боркин и Даревский, 1980; Kawamura & Nishioka, 1983; Даревский, 1986, 1995; Алтухов, 1989, 1997; Dawley, 1989; Darevsky, 1992; Simon *et al.*, 2003), хотя среди рыб и бесхвостых амфибий, а также насекомых, как полагают, имеются и автополиплоидные виды (Suomalainen *et al.*, 1976, 1987; Bogart *et al.*, 1985, 1987; Veçak & Kobashi, 2004). К настоящему времени среди позвоночных животных уже известно около пары сотен полиплоидных видов, как однополых, так и двуполых (Боркин и др., 2004).

С переходом организма в полиплоидное состояние часто появляются новые фенотипические признаки. Причиной тому могут быть изменения в экспрессии генов, в усложненном взаимодействии генов-регуляторов, в эпигенетических вариациях, возбуждаемых изменением дозы гена (Osborn, *et al.* 2003; Comai *et al.*, 2000; Adams *et al.*, 2003; Adams & Wendel, 2005a, 2005b). Но, оставив в стороне нарушения регуляции действия генов, подробно обсуждаемые другими авторами, я бы хотел подчеркнуть, что хотя при гибридизации вновь возникшая форма получает смешанный и потому несколько обогащенный набор признаков, она неизбежно теряет запас редких аллелей (*см. ниже, раздел 4.1.3*). В то же время она сразу становится репродуктивно изолированной от обоих предков и даже при сохранении рекомбинации развивается на базе тех немногих генов, которые смогла пронести через акт гибридизации. Нужно исходить из того, что в гибридный геном объединяются немногие, скорее

всего, только самые обычные по частоте аллели исходных популяций.

Применение современных молекулярных методов позволило показать, что в ходе эволюции позвоночных животных, по-видимому, имели место дубликации всего генома, и позвоночных можно считать древними, так называемыми «историческими», полиплоидами (Meyer & Schartl, 1999; Van de Peer et al., 2003; Donoghue & Purnell, 2005). Предположение о том, что в эволюционном развитии рыб, а, следовательно, и всех позвоночных животных несколько раз происходила полиплоидизация (Ohno *et al.*, 1968; Ohno, 1970, 1999; Оно, 1973; Spring, 2003; Furlong & Holland, 2004), первоначально было встречено с недоверием. Взамен этой смелой, впрочем, довольно обоснованной догадки, объяснившей множественность ряда важных для развития организма и свойственных всем многоклеточным животным генов, последующие исследователи предполагали серию сегментных дубликаций. Отличие этой гипотезы состоит в том, что согласно ей удваивался не весь хромосомный набор, а только некоторые его части (Martin, 1999; Prince & Pickett, 2002; Bailey & Eichler, 2006). Подлинной причиной развернувшейся по этому поводу жаркой дискуссии было, по всей видимости, то, что признать полиплоидизацию всего генома в крупной филогенетической группе животных, сохранившей значительные эволюционные потенции, в самом деле не легко. Проще согласиться с удвоением некоторых генов, в крайнем случае, протяженных участков хромосом.

Слияние геномов (genome fusion) — это совокупность весьма различных явлений. Сюда нередко относят симбиоз, «химеризм», гибридизацию и даже горизонтальный

перенос генов^{*}. Совокупность этих процессов принимают за подлинное «слияние», хотя точнее было бы сказать — «объединение» геномов. Разница в том, что во время «genome fusion» происходит объединение нескольких самобытных частей, сохраняющих свою структурную изолированность, а главное, свою способность к независимой рекомбинации и вместе с ней — к в значительной степени самостоятельным эволюционным преобразованиям. Насколько далеко сетчатое видообразование может отстоять от подлинного слияния генофондов двух видов, мы рассмотрим ниже (в разделах 4.2.2 и 4.2.3, посвященных шпорцевым лягушкам и американским грызунам).

Примерно половину партеногенетических видов ящериц составляют нечетные полиплоиды (триплоиды). Они отмечены и у земноводных; правда, здесь вместо партеногенеза наблюдается гиногенез (у диплоидных, триплоидных и тетраплоидных рас и видов). Особенно привлекают к себе внимание описанные во многих семействах бесхвостых амфибий (Anura) полиплоидные виды, сохранившие двуполое размножение. Они могут иметь как четное число гаплоидных хромосомных наборов ($2x$, $4x$, $8x$, $12x$), так и нечетное ($3x$). Нечетные полиплоиды не способны к упорядоченной рекомбинации, свойственной обычному двуполому виду, поскольку она в ходе мейоза предусматривает попарную конъюгацию гомологичных

^{*} См., например, обзорную статью Спринга (Spring, 2003, p. 20), который все это считает проявлением сетчатой эволюции: «*Symbiosis, chimaerism, hybridization, lateral genome transfer, reticulate evolution and other technical terms could all be combined as genome fusion*».

хромосом. Вопрос о том, в какой мере четные гибридные полиплоиды могут воспользоваться преимуществами мейоза, заслуживает специального рассмотрения.

При скрещивании двух обычных двуполоых диплоидных видов растений или животных гибрид первого поколения, появившийся в результате слияния гаплоидных гамет, представляет собой *амфигаплоид*^{*}. Его мейоз почти обязательно должен быть нарушен^{**}.

В мейозе диплоидных гибридов сходные (гомеологичные) хромосомы, доставшиеся от разных предков, не спариваются из-за неполной гомологии (Грант, 1984; Инге-Вечтомов, 1989). Удвоение обоих гаплоидных наборов,

* Ряд специалистов использует другую, хотя в общем вполне понятную терминологию. Тинти и Скали в том же смысле употребляют термин *аллодиплоид* (allodiploid; Tinti & Scali, 1996). Они называют аллодиплоидными партеногенетиками (allodiploid parthenogens) диплоидные формы, возникшие при гибридизации двух видов и обычно размножающиеся с помощью партеногенеза или гиногенеза. Сихаузен называет диплоидный вид, произошедший от скрещивания двух диплоидных предков, *гомоплоидом*, подчеркивая этим сохранение уровня плоидности (homoploid; Seehausen, 2004).

** Случаи подлинного слияния генофондов, действительно, иногда наблюдаются в гибридных популяциях видов при нарушении существовавшей прежде географической или строгой экологической изоляции. Они не часты и подробно разобраны Майром (1968). Согласно его соображениям, виды, самостоятельность которых обеспечивалась внешними причинами, могут долго сохранять способность к скрещиваниям. Тогда гибридный кариотип не ограничивает рекомбинацию, и обсуждаемый нами переход в тетраплоидное состояние не наблюдается.

т.е. превращение амфигаплоида в *амфидиплоид*, восстанавливает плодовитость. Благодаря удвоению каждая хромосома получает возможность образовывать бивалент со своим дублем (*автобивалент*), и мейоз нормализуется.

Первоначальное, умозрительное обоснование этой идеи (Winge, 1917, 1924; Kihara & Ono, 1926) позже было подкреплено получением плодового амфидиплоида в экспериментах Г. Д. Карпеченко (скрещивание редьки с капустой). В дальнейшем Б. Л. Астауровым из двух близких диплоидных видов шелкопряда был получен, как тогда думали, новый, тетраплоидный вид (Астауров, 1969)*. Ниже (*глава 4, раздел 4.2.2*) мы еще вернемся к повышению плоидности как средству восстановления плодовитости двуполовых межвидовых гибридов на материале шпорцевых лягушек, подробно изученных Кобэлом (Kobel, 1996a, 1996b). Здесь же схематично рассмотрим неизбежные трудности, возникающие в мейозе межвидовых гибридов первого поколения, получающихся при слиянии нормальных гаплоидных гамет.

Если от диплоидного вида «*Ancestor a-us*» (кариотип **AA**, $2n=14$) первые гибридные особи получили гаплоидный набор **A**, состоящий из 7 хромосом, а от вида «*Ancestor b-us*» (кариотип **BB**, $2n=16$) они получили гаплоидный набор **B**, состоящий из 8 хромосом, то их кариотип должен состоять из 15 хромосом. Такой кариотип (**AB**)

* Об этом уже говорилось в разделе 3.1.5, в описании работ Г. Д. Карпеченко по экспериментальному получению амфидиплоидных гибридов редьки с капустой и Б. Л. Астаурова по межвидовой гибридизации шелкопряда *Bombyx mori* × *B. mandarina*).

должен быть не годным для правильной сегрегации в мейозе, однако, если по каким-то причинам к началу мейоза произойдет удвоение всех хромосом, то их спаривание произойдет без затруднений. Тогда мейоз нормализуется, но в гаметы попадет удвоенное число хромосом. Слияние диплоидных гамет приведет к повышению ploidy, и следующее поколение будет состоять из тетраплоидных животных с кариотипом *AABB* и соматическим набором из 30 хромосом. Во всех последующих поколениях в мейозе таких тетраплоидных (или, что то же, *амфидиплоидных*) особей хромосомы двух одинаковых гаплоидных наборов *A* всегда будут попарно конъюгировать между собой, поскольку каждая из них найдет строго гомологичную себе хромосому. Несколько отличающиеся от них хромосомы набора *B*, также представленные двумя копиями, совершенно идентичными между собой по нуклеотидным последовательностям, всегда будут спариваться и обмениваться участками только в пределах своего генома. Из-за некоторого различия в расположении локусов родственные, но все же различные, геномы *A* и *B* не будут смешиваться, а благодаря разному аллельному наполнению этих локусов, амфидиплоидная **гибридная форма**, несмотря на двуполое размножение, **сохранит гибридное состояние**.

Рассмотренная здесь картина похожа на то, что наблюдается у зеленых лягушек. Там в ходе гаметогенеза два гаплоидных набора всякий раз расстаются: у *амфиганлоидных* особей *Rana esculenta* (*Ancestor lessonae* × *Ancestor ridibunda*) геном *lessonae* целиком отходит к одному полюсу веретена деления, а геном *ridibunda* — к другому. В гаметогенезе *амфидиплоидных* форм (*AABB*,

тетраплоидный шелкопряд Астаурова) по одной копии генома **A** и **B** отходит к обоим полюсам; гибридное, диплоидное состояние (**AB**) сохраняется даже в гамете. Вероятно, преимущества гибрида (и у амфигаплоидов, и у амфидиплоидов) связаны с тем, что исходные виды несут в родственных локусах разные аллели. В обоих случаях у предков «фиксированы» разные признаки, объединение которых создает преимущества гибрида.

Таким путем различия в строении хромосом, в норме играющие роль одного из межвидовых изолирующих механизмов, могут быть обойдены, и гибрид двух диплоидных видов, обратясь в тетраплоидное состояние, сохраняет способность к двуполому размножению. Репродуктивный барьер, обусловленный различием хромосомных наборов, будет преодолен, но это не приведет к слиянию видов. Переход в тетраплоидное состояние, необходимый для восстановления фертильности гибридной формы (расы, вида или просто эфемерной полиплоидной линии), будет по-прежнему разделять геномы вступивших в контакт близких видов.

Объединение двух видовых хромосомных наборов в одном клеточном ядре не означает мгновенного и совершенного слияния их в единый набор хромосом. В мейозе тетраплоидной рафанобрассики (амфидиплоидного гибрида капусты с редькой) нет *свободной сегрегации*. К обоим полюсам веретена отходит равное число капустных и редечных хромосом, всегда по одному целому гаплоидному набору от каждого предкового вида. «Свобода» ограничивается тем, что в каждой паре гомологичных капустных хромосом в данную гамету может попасть одна либо другая, условно говоря, отцовская или материнская хро-

мосома* , но потомок не может унаследовать обе копии гена от капусты или только от редьки. Гомологичные **гены обоих предков** упрямо передаются в ряду поколений, и таким образом **поддерживают гибридную конституцию**.

Переход от амфигаплоидного состояния к амфидиплоидному — широко распространенное средство устранения гибридной стерильности при семенном размножении растений. Но, судя по тому, что очень многие растения не останавливаются на тетраплоидной стадии, а образуют большие полиплоидные ряды (причем многие ряды включают нечетные уровни плоидности), значительная часть этих растений в дальнейшем не возвращается к рекомбинации. Они только объединяют путем скрещивания полезные сочетания генов, сложившиеся ранее в разных полиплоидных расах или видах. Объединение происходит путем сложения, «суммирования» кариотипов, уже состоящих из нескольких гаплоидных наборов. В результате число хромосом увеличивается еще больше, а совершенствование рас или видов идет путем использования признаков, определяемых, прежде всего, доминантными аллелями.

Здесь излагается самая простая ситуация, когда аллели, доминантные у диплоида, сохраняют доминирование и в полиплоидном генотипе. Как было показано при межвидовых скрещиваниях естественных и экспериментально полученных тетраплоидных линий *Arabidopsis arenosa* и *A. thaliana* (Brassicaceae, =Cruciferae), у тетраплоидного гибрида нередко считываются не четыре, а

* Условность этого разделения состоит в том, что при кроссинговере они могли обменяться участками.

только два локуса одного гена. Благодаря «умолчанию» локусов, несущих доминантные аллели, в первом же гибридном или в последующих поколениях могут проявиться рецессивные аллели. Такие случаи «неменделевского наследования» при скрещивании полиплоидных растений попадают в многочисленных работах, посвященных изучению экспрессии генов (см. например Comai *et al.*, 2000; Liu & Wendel, 2002, 2003; Adams & Wendel, 2005b и цитируемые ими работы).

4.1.3. Объединение и обеднение генетического полиморфизма при сетчатом видообразовании

Первый шаг к сетчатому видообразованию — гибридизация, т.е. объединение в кариотипе особи двух хромосомных наборов — частей двух видовых геномов. Такое объединение, наряду с некоторым, казалось бы очевидным, обогащением гибридного генома, неизбежно связано с обеднением. Из-за того, что в гибридизации всегда участвуют лишь немногие особи, несущие в своих хромосомах небольшую часть генофонда вида, она не может привести к суммированию генетического богатства скрещивающихся видов. Гибридизация позволяет использовать только малую долю их полиморфизма. Далее этот небогатый багаж генетической изменчивости реализуется в двуполой или клональной популяциях.

Странно, что специалисты, увлеченные обсуждением гибридных по происхождению видов, нередко настаивают на том, что для них характерно увеличение числа аллелей в полиморфных локусах, и что эта особенность может иметь значение для выживания и эволюционного успеха (Lewontin & Birch, 1966; Lewontin, 1974; Song *et al.* 1995; Brochmann *et al.*, 2004; Seehausen, 2004; Ainouche *et al.*, 2004).

Легче всего показать резкое обеднение набора аллелей в однополо-женских популяциях животных и у тех растений, размножение которых всегда (или преимущественно) происходит апомиктически. Исследование гибридной формы с использованием генетических маркеров зачастую показывает, что по всему ареалу или в какой-то обширной его части она представлена генетически идентичными особями, т.е. составляет один широко распространившийся клон. Это продемонстрировано на ящерицах (Cuellar, 1977), на гиногенетических рыбах (Elder & Schlosser, 1995) на подорожниках (*Plantago*, Plantaginaceae; Van Dijk *et al.*, 1992), на одуванчиках (*Taraxacum*, Asteraceae; Menken & Morita, 1989; Wittzell, 1999). Таким образом, гибридизация фактически ведет к резкому падению, а не умножению генетического полиморфизма. Его исчезновение становится неизбежной платой за конкурентные преимущества, связанные с благоприятным сочетанием аллелей, часто сопровождаемым высоким уровнем гетерозиготности всех особей клональной и потому генотипически однородной популяции.

Помимо обеднения генотипического состава, которое связано с выживанием не всех, а только некоторых, наиболее жизнеспособных клонов, нужно обратить внимание еще на одну особенность гибридных по происхождению рас и видов, которая не имеет отношения к конкуренции. Даже у видов, сохранивших двуполое размножение, разнообразие аллелей, заключенных в индивидуальных генотипах двух родительских особей, всегда несоизмеримо бедней разнообразия аллелей в двух больших полиморфных популяциях, но и оно никогда полностью не

передается потомкам. Поэтому при любом способе размножения в развитии популяции, происходящей от одной или нескольких удачных гибридных особей, акт гибридизации приходится рассматривать как очень узкое «бутылочное горлышко». Даже в случае объединения двух декаплоидных гамет, содержащих по десять гаплоидных наборов хромосом, — а такие гаметы встречаются у сохранивших семенное размножение высоко полиплоидных растений — все аллели, имевшие в предковых популяциях частоты менее 10%, с большой вероятностью будут потеряны.

Итак, сетчатое видообразование у высших животных и растений в большинстве обсуждаемых случаев протекает путем скрещивания — явления, которое в числе других механизмов ведет к рекомбинации. Скрещивание комбинирует лишь немногие аллели, принадлежащие разным видам. Оно всегда сопровождается обеднением генетического разнообразия, так как к нему причастны немногие особи, преступившие видовые репродуктивные барьеры. Важно подчеркнуть, что пополнение гибридной популяции за счет периодических повторных скрещиваний* не приведет к постепенному накоплению аллелей, поступающих от родительских видов (*подробнее см. ниже, в разделе 4.1.4*).

Гибридизация осуществляет объединение всего лишь небольших вкладов, поступивших из двух незави-

* Оно, действительно, в ряде случаев имеет место, что убедительно показано современными методами (см., например, Soltis & Soltis, 1999; Soltis *et al.*, 2004; Holloway *et al.*, 2006; Vrijenhoek R., 2006).

симых генетических банков, из разных видовых геномов. **Гибридизация может объединить полезные гены**, возникшие в разнородных, неблизких линиях, но она **не может обогатить суммарный запас аллелей**, поскольку большую его часть составляют редкие аллели.

Как отмечал еще А. С. Серебровский (1935, с. 197), если гибриды не способны скрещиваться с особями предковых видов, гибридизация не ведет к слиянию геномов и не угрожает самостоятельности видов. Столь же безопасны регулярные скрещивания симпатрических (совместно обитающих) видов, если в гаметогенезе гибрида совершенно исключен кроссинговер между гомологичными (точнее, *гомеологичными*, т.е. полученными от разных предков) хромосомами. Это мы видим на примере обитающих в одних и тех же водоемах плотвы и леща (см. раздел 3.1.3), где постоянная гибридизация (при надежной изолированности хромосомных наборов) не разрушает межвидовых барьеров, хотя во многих водоемах плодовые гибриды составляют большую часть населения. Более сложная, но, по существу, такая же ситуация наблюдается у зеленых лягушек.

4.1.4. Неселективная утеря генетического полиморфизма в двуполом и в клональных популяциях

Согласно представлениям, сформулированным Ф. Г. Добржанским и уже затем получившим признание благодаря популярности книг Майра (1947, 1968) и Н. В. Тимофеева-Ресовского (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1973), *«вид представляет собой группу популяций, которые обмениваются генами или потенциально способны к тому»*.

Геном вида остается реальной общностью»* (Dobzhansky, 1941, p. 378). Иными словами, вид представляет собой независимый «банк генетической информации», из которого особи берут гены, используют их в течение одного поколения и возвращают следующим поколениям, иногда с прибавлением новых, возникших за время их жизни мутаций.

Близкие виды располагают близкими, похожими, но не идентичными генетическими банками. Они могут в какой-то мере обмениваться аллелями полиморфных локусов, но, пока этот обмен не велик и не угрожает самостоятельности, самобытности видовых геномов, виды остаются самостоятельными. Это касается майровских биологических видов, т.е. обычных видов, состоящих из двуполовых популяций, в которых осуществляется та или иная степень панмиксии, случайного скрещивания особей.

Считается, что панмиктическая популяция в отсутствие давления отбора из поколения в поколение сохраняет сложившиеся частоты аллелей, поэтому как самые обычные аллели, так и самые редкие должны удерживаться в ней неограниченно долго. Для бесконечно большой популяции это было строго показано в краткой заметке кембриджского профессора математики Харди (закон Харди-Вайнберга; Hardy, 1908; Weinberg, 1908). Приняв во внимание, что объем популяции все-

* У Добржанского — «species genotype», но, считаясь с современным словоупотреблением, правильнее сказать не *генотип*, а *геном* вида, как говорят и пишут «геном человека».

гда ограничен, Д. Д. Ромашов и Н. П. Дубинин обнаружили, что в развитии генетической структуры популяции играют роль случайные процессы, действие которых ведет к изменениям концентрации генов, не связанным с их «полезностью» или «вредностью» (Ромашов, 1931; Дубинин, 1931; Дубинин и Ромашов, 1932). В работах Фишера, Холдейна, Райта вероятность случайной потери редких аллелей в популяциях разного размера была подробно рассмотрена и описана математически (см. Кайданов, 1996). Если большие популяции довольно устойчивы, и частоты аллелей в них без сильного давления отбора резко не меняются, то в малых популяциях частоты колеблются, и редкие мутации утрачиваются легко. Та же закономерность — неизбежное снижение аллельного разнообразия путем случайной потери клонов-носителей редких мутаций — безусловно, должна проявляться и в клональных популяциях, но из-за своей простоты специально не рассматривалась.

При описании панмиктических популяций обычных двуполовых видов подобное явление получило название *случайного генетического дрейфа* (Wright, 1931), более понятно именуемого *генетико-автоматическими процессами* (Ромашов, 1931; Дубинин, 1931; Дубинин и Ромашов, 1932). Позднее Ф. Г. Добржанский определил дрейф генов как *«случайные колебания частот генов в малых популяциях»* (Dobzhansky, 1951). Чем меньше популяция, тем значительнее колебания частот, тем вероятнее элиминация аллелей в полиморфных локусах и сохранение у всех особей только одной, наиболее обычной аллели (*фиксация признака*). Дрейф, несомненно, происходит и

в нерекombинирующих популяциях, и в них его скорость должна быть намного больше*.

Генетико-автоматические процессы играют весьма важную роль. Даже у обычных двуполых видов очень редкие рецессивные гены почти никогда не попадают в гомозиготное состояние и не подвергаются проверке отбором, поэтому их полное удаление из популяции может закономерно завершиться только как неселективная (т.е. «случайная») утеря. Вероятность исчезновения аллели, а, следовательно, и время ее хранения зависит от объема популяции. Общее число аллелей, накопленных изолированной популяцией, в основном определяется притоком аллелей с немногочисленными иммигрантами и скоростью их утери; влияние мутирования обычно гораздо слабее. По имеющимся оценкам в большой панмиктической популяции полное вымывание ред-

* Майру очень не нравилось употребление слова «дрейф» при обсуждении случайных явлений в жизни популяций. В тексте своих книг он всякий раз подчеркивал, что значение, которое вкладывают в этот термин популяционные генетики, не совпадает со значением слова в разговорном языке, где дрейфом называют пассивное смещение, более или менее направленное в одну сторону, *«например, дрейф айсбергов или движение облаков по небу»*. Майр находил более удобным и строгим использованное Райтом словосочетание *случайное закрепление* (random fixation). Суть его вполне ясна: в небольших популяциях редкие аллели гена могут быть с большой вероятностью полностью утрачены, и это происходит без всякого участия отбора. Несмотря на обоснованные возражения Майра, видимо, лишь в силу стохастических причин, от которых живая научная речь не свободна, преобладающее употребление получил *генетический дрейф*.

кой рецессивной аллели требует многих тысяч поколений (Дубинин и Ромашов, 1932; Кайданов, 1996). Не так обстоит дело в клональной популяции. Там число аллелей лимитируется числом клонов, а поскольку все (или почти все) клоны представлены многими особями-носителями одного и того же генотипа, число различающихся генотипов всегда во много раз меньше, чем число особей. Следовательно, **«емкость» популяции** (число аллелей, которое она может удержать) **у клональных форм во много раз меньше**, и она не может сберечь большого числа аллелей.

Исчезновение многих клонов, а вместе с ними и редких аллелей может произойти в течение одного сезона, как было показано на примере дафний (*см. главу 1*).

4.1.5. Таксономическое положение гибридных видов

К настоящему времени во многих группах животных и растений клональные формы — партеногенетические, гиногенетические, полиплоидные ($5x$, $6x$, $8x$, $12x...$) — описаны в качестве самостоятельных видов. Клон, действительно, может очень ярко отличаться от основной массы особей породившего его вида по морфологическим признакам, по экологическим потребностям, по месту, занимаемому в сообществах, и это заставляет музейного систематика давать ему новое видовое название. В других случаях близость автополиплоидов к двуполым предкам настолько ясна для специалиста, что клоны считают всего лишь расами или кариоморфами, относя к тому же виду, что и двуполоую диплоидную форму. Почтительное соблюдение традиции, сложившейся в этом отношении в систематике каждой группы, оправдано не только тем, что насаждение единообразия

не способствовало бы единомыслию. Эволюционные последствия полиплоидии и гибридного видообразования до сих пор не вполне понятны.

Трудности возникают в определении не только ранга, но и таксономического положения многих форм. Многократная гибридизация одних и тех же предковых видов может приводить к образованию нескольких морфологически схожих партеногенетических линий, относимых систематиками к одному виду (Fu *et al.*, 2000). Появление близких, но не вполне идентичных форм может происходить вновь и вновь. В этом смысле оно служит причиной «полифилетического», как иногда пишут (Johnson & Leefe, 1999), а, точнее, — парафилетического происхождения вида. Но куда систематику отнести виды гибридного происхождения, возникающие на основе заимствований из геномов двух видов, из двух банков генетической информации? Следуя логике и сути процесса гибридизации, мы вынуждены оставить привычные монофилетические представления и не пытаться связывать появление нового вида непременно с дивергенцией одного из родов. По-видимому, мы можем и должны в некоторых немногих случаях допустить возможность «естественной прививки ели на сосну», когда оба вида принадлежат к родственным ветвям филогенетического древа.*

* Своеобразную интерпретацию этой простой мысли в приложении к генеалогии не таксонов, а генов мы встречаем в работе Посада и Крэндолла (Posada & Crandall, 2001).

История вопроса о естественных прививках древесных растений в природе, в частности — ели на сосну, рассмотрена В. Н. Сойфером (2002).

Получив убедительные доказательства происхождения вида от скрещивания представителей разных родов, специалисты по сходству внешних, удобных для систематики признаков нередко оставляют его в составе одного из родительских родов, что может показаться неправильным. Обязательное выделение гибридного вида в новый род слишком часто противоречило бы сложившейся таксономической практике. Например, разных представителей рода пшениц (*Triticum*, Poaceae) пришлось бы разнести по разным родам, так как в происхождении тетраплоидных видов участвовали виды двух, а в происхождении гексаплоидных видов — даже трех родов (подробнее см. Цвелев, 1975; Жимулев, 2002).

4.2. Сохранение эволюционных способностей при сетчатом видообразовании

С одной стороны, роль гибридогенной сетчатой эволюции в появлении партеногенетических видов и кариоморф, во многих случаях полиплоидных, с трудом различаемых по морфологическим признакам и описанных систематиками только после изучения набора хромосом, не вызывает сомнений. С другой — их недолговечность в масштабе геологического времени, неоднократно обсуждавшаяся в литературе (см., например, Stebbins, 1950; Suomalainen *et al.*, 1976, 1987; Moritz, 1991a, 1991b; Korotyaev, 1996; Коротяев, 2000), заставляет задуматься о том, должны ли мы во всякой гибридной форме видеть зачаток новой филетической линии, способной к длительному развитию, сопровождающемуся приобретением новых признаков, оригинальных черт и приспособлений?

Иными словами, следует ли думать о сетчатом видообразовании как о процессе, могущем иметь отдаленные, в том числе и прогрессивные, эволюционные последствия, или речь идет только о появлении многочисленных короткоживущих мелких таксонов, которые, благодаря своему «незаконному», гибриднему происхождению, смогли воспользоваться генами разных видов, но к полноценной эволюции не способны? Определенного, общепризнанного ответа на этот вопрос пока нет.

4.2.1. Совместимо ли ограничение рекомбинации с диплолым размножением?

Обычное половое размножение — т.е. размножение, протекающее при участии самца и самки, вне сомнения, является необходимым атрибутом эволюции высших животных. В более широком понимании диплолое (но необязательно раздельнополое) размножение, к которому следует отнести гермафродитизм, чередование полового и бесполого поколений и другие варианты жизненного цикла, включающие слияние двух гаплоидных ядер, свойственно вообще эукариотическим организмам, не только многоклеточным, но и большинству одноклеточных их представителей. *«Бесполость у ныне живущих организмов почти наверное представляет собой вторичное явление (Догерти, 1955; Стеббинс, 1960). Все ныне существующие беспольные организмы, по-видимому, произошли от половых форм. Линиям с беспольным размножением уготована одна из трех судеб: они либо вымирают, либо мутируют, либо обмениваются генами с некоторыми другими линиями путем каких-либо процессов рекомбинации.»*

(Понтекорво, 1958; цит. по: Майр, 1968, с. 37). Все те замечательные нарушения генетической системы вида, о которых шла речь в предыдущих главах, конечно, образовались вторично.

Насколько известно, очень немногие многоклеточные животные, перейдя к размножению без рекомбинации, смогли полностью устранить из жизненного цикла мейоз и перейти к «амейотическому» оогенезу (Васецкий, 1977; Zaffagnini, 1987; см. также раздел 2.4). Полное отсутствие картин мейоза отмечалось только у нескольких видов (*Daphnia pulex*, Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae; *Campeloma rufum*, Gastropoda, Viviparidae) и главным образом в старых работах (Mattox, 1937; Schrader, 1926, цит. по Васецкому, 1977). «Рудименты мейоза» обычно видны.

Несмотря на потребность высших организмов периодически спускаться на гаплоидный уровень и вновь возвращаться в гетерозиготное состояние, некоторые виды беспозвоночных животных и растений могут быть названы бессмертными в том смысле, что длительность «генетических поколений» у них не связана со сроком жизни особи. По имеющимся оценкам возраст куртин тропических деревьев и наших северных трав может достигать нескольких веков или даже тысячелетий (Грант, 1984). То же можно сказать о кишечнополостных, к примеру о многих рифостроящих кораллах (Anthozoa, Scleractinia). Гибель кораллов происходит в основном от случайных причин. Большая часть колоний, уничтожаемых штормами, замещается молодым подростом, развивающимся из упавших на дно обломанных веточек (Highsmith, 1982; Willis & Auye, 1985). Огромные, до 2–3 м диаметром, массивные

колонии могут существовать 700 лет. Такие данные дает оценка возраста по результатам радиоуглеродного анализа, в котором используется количественное соотношение радиоактивного и стабильного изотопов углерода в кернах известняка, извлеченных из середины старых, но все еще живых и растущих экземпляров.

Как ни странно, у широко пользующихся соматическим размножением коралловых полипов обнаружен партеногенез. Некоторые виды родов *Tubastraea* (*T. diaphana* и *T. coccinea*, Eupsammidae; Ayre & Resing, 1986) и *Pocillopora* (*P. damicornis*, Pocilloporidae; Stoddart, 1983) выметывают в воду партеногенетических планул (планктонных личинок), что доказано с помощью электрофореза белков и прочими молекулярно-генетическими тестами. Другие виды (*Acropora palifera*, *Seriatopora hystrix*, Acroporidae), изученные теми же методами, размножаются при участии оплодотворения и показывают последствия рекомбинации (Ayre & Resing, 1986). Партеногенетическое размножение отмечено также у восьмилучевых, так называемых мягких кораллов (*Alcyonium hibernicum*, *Octocorallia*, Alcyonacea, Alcyonidae; Mcfadden & Hutchinson, 2004).

В жизненном цикле бесскелетных коралловых полипов, актиний (Anthozoa, Actiniaria), половое размножение иногда перемежается с партеногенезом совершенно так же, как это наблюдается у дафний. Крупные потревоженные актинии *Actinostola* (*Glandulactis*) *spetsbergensis* (Actinostolidae) иногда «отрождают», выбрасывают через рот «гигантских личинок» до 1.5–2 см ростом (*giant larvae*, Riemann-Zürneck, 1976a, 1976b, 1978). Долгое вынашивание вполне сформированных, готовых к самостоятельной

жизни полипов, которых взрослая особь не отличает от своих тканей и не переваривает, заставляет думать о генетической идентичности матери и потомства.

Более подробно генотипический состав вынашиваемой молодежи изучен на примере новозеландской *Actinia tenebrosa* (Actiniidae; Black & Johnson, 1979; Ayre, 1983) и западноевропейской *A. equina* (Org *et al.*, 1982; Naylor *et al.*, 1984; Гребельный, 1988). У животных, принадлежащих к этому роду, гермафродитные или раздельнополые особи (в том числе половозрелые самцы*) очень часто несут в гастральной полости нескольких маленьких полипов, происхождение которых первоначально объясняли «внутренним почкованием». Электрофоретическое сравнение молодежи и материнской особи показало их полную идентичность по нескольким локусам, содержащим гетерозиготное сочетание аллелей.

На морском побережье, обнажающемся в отлив, эти актинии населяют литоральные лужи. В каждой луже обычно обитают особи одного клона, одного форетически выявляемого генотипа. Поскольку обитатели соседних луж часто несут разные аллели, можно принять, что партеногенетическое размножение помогает каждому

* Разумно объяснить вынашивание потомства самцом можно, приняв во внимание, что значительная часть популяций у *Actinia* состоит из гермафродитов. Некоторые из них, истратив женские гаметы, теряют и женские гонады, но сохраняют мужские, что не препятствует вынашиванию. Что же касается присутствия развивающихся эмбрионов в чреве экземпляров, дольше сохранивших яичники, — оно не требует специального объяснения.

клону, состоящему из особей-близнецов, более полно использовать подходящие для него условия локального биотопа, а полноценное половое размножение при участии рекомбинации способствует более успешному освоению видом соседних, несколько отличающихся биотопов. Клоны даже оберегают захваченные ими участки от вселения генетически отличающихся особей с помощью специальных органов внутривидовой агрессии — маргинальных сферул, или акрохагов.

Многие животные, которые могли бы обеспечить пополнение популяций путем одного только соматического размножения, все же используют партеногенез, т.е. сохраняют в жизненном цикле стадию яйца. Возможно, подготовка к мейозу или одна из стадий мейотических делений — пусть даже нарушенных, не обеспечивающих полноценной рекомбинации, — необходима для «обновления» недифференцированных зародышевых клеток, которые пройдя через гаметогенез теряют следы эпигенетических изменений, произошедших при длительном соматическом росте*.

Широкое распространение полиплоидии и других механизмов ограничения генетической рекомбинации в разных таксонах животных и, особенно, цветковых растений заставляет задуматься о том, всегда ли отказ от ре-

* Эти соображения перекликаются с представлением о *инициализации* — об «очистке хромосом от разнообразной эпигенетической информации, накопившейся в них по пути от зиготы к <...> половой клетке», которая служит «приведению ядра в состояние готовности к новому онтогенетическому циклу» (Рувинский, 1991, с. 222).

комбинации необратим. По разным оценкам (Stebbins, 1950; Грант, 1984; King, 1993) от 50% до 80% и более видов наземных сосудистых растений составляют виды полиплоидные и, следовательно, жертвующие преимуществами полового размножения, а ведь полиплоидный набор хромосом — всего лишь самый заметный признак, позволяющий обнаружить остановку или ограничение рекомбинации. Проявления других механизмов ее нарушения также нередки, но получить представление об их распространенности гораздо труднее. Печально было бы думать, что большая часть растений тропического леса, а тем более тундры или тайги — там доля полиплоидов и апомиктов еще больше — обречены вымиранию. Многие роды и даже семейства целиком или большей частью принадлежат к полиплоидам гибридного происхождения, и потому изрядная доля генетического полиморфизма, лежащего, как мы убеждены, в основе биологической эволюции, будет с их гибелью безвозвратно утеряна. Однако, опираясь на мнения Стеббинса, Гранта и других исследователей, следует принять, что некоторые четные полиплоиды все же способны вернуться к полноценной эволюции (Stebbins, 1959; Leipoldt, 1983; Грант, 1984; Кирпичников, 1987; Бирштейн, 1987; Цвелев, 1995; Rieseberg, 1997; Leitch & Bennett, 2004; Веçак & Kobashi, 2004). Для этого они должны претерпеть вторичную *диплоидизацию*, т.е. реорганизацию хромосомного набора, позволяющую вернуться к половой рекомбинации. «Диплоидизация — как замечает Грант — *может вдохнуть в давно возникшие полиплоиды новую жизнь*» (Грант, 1984, с. 337).

В качестве родов с высокими основными числами хромосом, следовательно, претерпевших диплоидизацию,

но способных к «усиленному видообразованию», Грант для примера называет *Epilobium* (более 60 видов, гаплоидный набор из 18 хромосом; сем. Onagraceae) и *Equisetum* (13 видов, гаплоидный набор из 108 хромосом; сем. Equisetaceae).

Очень большие хромосомные числа у всех без исключения папоротников привели Гранта к заключению, что среди них не сохранилось диплоидных видов, однако они не только производят исправные гаметы, но и дают гибриды. Кондрашов со ссылкой на данные Вокера утверждает, что кариотипы папоротников «генетически диплоидны» (Kondrashov, 1997; Walker, 1984; см. также Soltis & Soltis, 1987).

В то же время Грант отмечает большую эволюционную подвижность родов с диплоидным числом хромосом, более пригодным для успешной рекомбинации. Ссылаясь на Стеббинса, он утверждает, что во многих семействах (Liliaceae, Winteraceae, Polemoniaceae, Hydrophyllaceae, Compositae) наиболее продвинутые роды сохранили диплоидные хромосомные числа, свойственные их предкам, и это, возможно, играло важную роль в достижении высоких ступеней эволюционного прогресса (т.е. морфологического совершенства), тогда как роды с большими хромосомными числами, обычно связанными с пережитой гибридизацией и полиплоидизацией, по его мнению, были гораздо более консервативны (Stebbins, 1971, 1980). Таким образом, основу быстрых эволюционных изменений Грант видит в подвижности генетического состава популяций.

Процесс диплоидизации или, как иногда пишут, восстановления «функциональной диплоидности» включает наблюдающуюся у многих, несомненно полиплоидных по происхождению, форм утерю или слияние отдельных хро-

мосом, умолкание многих локусов и восстановление нарушенного баланса генов. Кроме того, для возобновления полноценной рекомбинации и соблюдения менделевского расщепления должна происходить непременно попарная конъюгация гомологичных хромосом, т.е. образование бивалентов, а не мультивалентов, к которому склонны гибриды близких видов и автополиплоиды.

У животных большие хромосомные числа также встречаются. Когда это связано с гибридизацией или автополиплоидизацией, половое размножение делается невозможным или неэффективным, поскольку оно не обеспечивает полноценной рекомбинации. Альтернативой ему становится партеногенез, гиногенез, либо гибридогенез. Тогда строгий контроль за парностью гомологичных хромосом, налагаемый у обычных двуполовых видов мейозом, устраняется, поэтому многие гибридные виды, внутривидовые расы, кариоморфы становятся триплоидными или тетраплоидными, реже *анеуплоидными* (т.е. теряют несколько хромосом), а иногда достигают очень высоких уровней плоидности. Серии полиплоидных видов и внутривидовых форм можно найти среди моллюсков *Bulinus truncatus – tropicus* — $2x = 36$, $4x = 72$, $6x = 108$, $8x$ (144 хромосомы); *Lasaea* — $3x$, $5x$, $6x$; жаброногих раков *Artemia* — $2x$, $4x$, $6x$, $10x$; жуков *Curculionidae* — $2x$, $3x$, $4x$, $5x$, $6x$; лягушек *Xenopus* — $2x$ (20 хромосом), $4x$ (36 и 40 хромосом), $8x$ (72 хромосомы), $12x$ (108 хромосом); см. ниже табл. 3.

Отчего полное, строгое клонирование, столь широко распространенное у растений, кишечнополостных, ракообразных, несмотря на хорошую изученность высших позвоночных животных, до сих пор не было обнаружено

у млекопитающих и птиц? Может быть, причина состоит в том, что ценность особи как носителя индивидуального сочетания генов в популяциях крупных животных выше? Ведь особей мало, и, если значительная их часть обратится в генетических близнецов, многие редкие аллели исчезнут. Генетическая система птиц и зверей, вероятно, в основном ориентирована на эволюционные изменения путем переработки полиморфных популяций, а не на использование кратковременных преимуществ клонирования, приводящего к утере полиморфизма. «Долговременные преимущества полового размножения», детально разбиравшиеся в книге Мэйнарда-Смита (1981; *long-term advantages*) и во многих других обстоятельных исследованиях, реализуются только на диплоидном уровне и при перекрестном оплодотворении, при *амфимиксисе*. Поскольку полная остановка рекомбинации приводит к вырождению полиморфной популяции в клон, легко понять, что замедление или ограничение рекомбинации, пусть с меньшей скоростью, меняет структуру популяции в том же направлении, т.е. резко снижает уровень полиморфизма и лишает вид способности к популяционной эволюции.

4.2.2. Полиплоидные африканские шпорцевые лягушки *Xenopus*

Хотя полиплоидия у многоклеточных животных, особенно у позвоночных, обычно связана с переходом к партеногенетическому, гиногенетическому или гибридогенетическому размножению, у земноводных многие полиплоидные формы смогли сохранить двуполое размно-

жение. Полиплоидные двуполые виды известны теперь среди лягушек и рогаток Южной Америки (Leptodactylidae, Ceratophrydidae), квакш Северной Америки (Hylidae), зеленых жаб Азии и Африки (Bufonidae; Даревский, 1986; Боркин и др., 2004; Veçak & Kobashi, 2004).

Кроме того, в последнее время в работах, посвященных изучению клонально-бисексуальных комплексов рыб, стали появляться сообщения, что некоторые триплоидные, гибридные по происхождению формы, перешедшие к гиногенезу, сохраняют способность к



Рис. 15. Обитатель мелких континентальных водоемов Африки, излюбленный объект экспериментальных исследований — шпорцевая лягушка *Xenopus*. (Из Tinsley & Kobel, 1996)

спорадическому скрещиванию с двуполым диплоидным видом — не к стимуляции икры спермой, а к подлинному скрещиванию, сопровождающемуся слиянием материнского ядра яйцеклетки с ядром спермия. Когда, получив в ходе такого скрещивания четвертый гаплоидный набор хромосом, гибридная форма переходит в тетраплоидное состояние, в ее популяциях появляются многочисленные самцы. Некоторые исследователи отваживаются видеть в этом возможный механизм восстановления двуполости (Alves *et al.*, 1999). Тетраплоидные самки все же сохраняют способность к гиногенетическому размножению и дают начало клонам; роль самцов не вполне ясна (Васильев и др., 2007; Лебедева, 2007).

На основании изучения филетических связей партеногенетических ящериц и земноводных Л. Я. Боркиным и И. С. Даревским была построена схема возникновения гибридных тетраплоидных форм (Боркин и Даревский, 1980; Darevsky, 1992). Впоследствии она неоднократно модифицировалась в работах отечественных и западных кол-

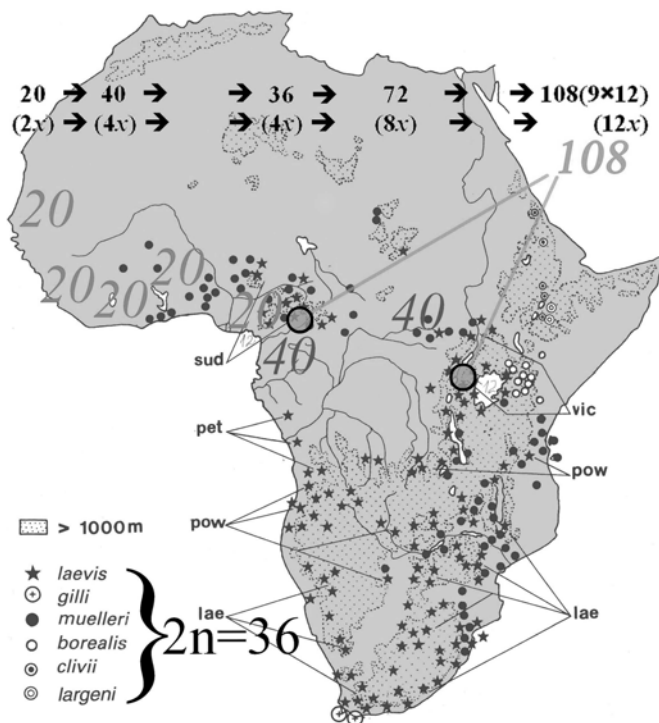


Рис. 16. Распространение видов рода *Xenopus*. Цифрами указаны хромосомные числа и уровни плоидности. (Из Tinsley *et al.*, 1996, с изменениями)

лег для описания гибридного видообразования у рыб и гадов (см. напр. Васильев, 1985; Dawley, 1989; Kobel, 1996a, fig. 21.1). Правильность этой схемы была подтверждена Кобэлом и его коллегами, которые воспроизвели в лаборатории важнейшие этапы этого процесса.

Таблица 3

Хромосомные числа и содержание ДНК в ядрах диплоидного *Xenopus tropicalis* и полиплоидных видов рода.
(По данным Kobel *et al.*, 1996)

| Виды | Содержание ДНК на клетку | Число хромосом |
|-----------------------------|-----------------------------|----------------|
| <i>Xenopus</i> | | |
| <i>Silurana</i> : | | |
| <i>X.(S.) tropicalis</i> | 3.6 | 20 |
| <i>X.(S.) epitropicalis</i> | 6.9 | 40 |
| <i>Xenopus</i> : | | |
| <i>X. laevis</i> | 6.4 | 36 |
| <i>X. gilli</i> | 6.4 | 36 |
| <i>X. largeni</i> | 5.9 | 36 |
| <i>X. muelleri</i> | 7.5 | 36 |
| <i>X. borealis</i> | 7.1 | 36 |
| <i>X. clivii</i> | 8.5 | 36 |
| <i>X. fraseri</i> | 6.4 | 36 |
| <i>X. pygmaeus</i> | 6.3 | 36 |
| <i>X. amieti</i> | 11.4 | 72 |
| <i>X. andrei</i> | 8.8 | 72 |
| <i>X. boumbaensis</i> | 9.3 | 72 |
| <i>X. ruwenzoriensis</i> | 16.3 | 108 |
| <i>X. vestitus</i> | 12.8 | 72 |
| <i>X. wittei</i> | 12.6 | 72 |
| <i>X. longipes</i> | 16.0 | 108 |

Среди двуполовых полиплоидных видов животных лучше других на сегодняшний день изучены африканские

шпорцевые лягушки (род *Xenopus*, Pipidae, Anura, Amphibia), которые благодаря легкости содержания и разведения в комнатных условиях пользуются вниманием любителей животных. Кроме того, они оказались удобным лабораторным объектом для прикладных и академических исследований и в этой роли распространились по всему миру. Ксенопусы населяют реки, озера, ирригационные каналы, пруды и почти любые другие водоемы Африки к югу от Сахары (рис. 16). Представители рода образуют отчетливый полиплоидный ряд, уровень плоидности в нем меняется от $2x$ до $12x$.

Обстоятельный обзор и ревизия рода *Xenopus* выполнены Кобэлом, Люмоном и Тинсли (Kobel *et al.*, 1996). Она основана на признаках традиционной «музейной» морфологической систематики, на данных кариологии и на внимательном анализе межвидовых изолирующих механизмов (premating isolation mechanisms), связанных у лягушек с брачной песней самцов. Учтены были также результаты экспериментов по межвидовой гибридизации. Специалисты выделяют в составе рода две группы видов, два подрода — *Xenopus* и *Silurana*.*

Xenopus (Silurana) tropicalis имеет гаплоидный набор из 10 хромосом ($x=10$); соответственно, соматическое число хромосом ($2n$) у него равно 20. Весьма сходный с ним морфологически тетраплоидный *Xenopus (Silurana) epitropicalis* имеет 40 хромосом ($2n=4x=40$).

* Стремление к точности и желание отразить в номенклатуре соподчинение групп иногда вызывает недоумение у несистематиков, поскольку создает нагромождение названий — *Xenopus (Xenopus) laevis laevis*, *X. (Xenopus) l. poweri*, *Xenopus (Silurana) tropicalis* и пр.

Все остальных виды и подвиды рода отнесены к подроду *Xenopus*. У них хромосомный материал гаплоидного набора перераспределен по девяти хромосомам ($x=9$). Диплоидной формы с таким набором хромосом не сохранилось. *Xenopus laevis* (с шестью подвидами) и семь других видов имеют в соматическом наборе по 36 хромосом, они представляют собой тетраплоидные формы ($2n=4x=36$)*.

Три вида имеют по 72 хромосомы и должны быть отнесены к октоплоидам ($2n=8x=72$). Остальные два (причем не близкие между собой вида, и среди них самая маленькая шпорцевая лягушка *Xenopus longipes*** со 108 хромосомами) завершают полиплоидный ряд. В их видовых кариотипах благодаря нескольким актам межвидовой гибридизации собраны 12 гаплоидных наборов ($2n=12x=108$).

Подрод *Xenopus* разделен на 5 подгрупп, которым, вероятно в связи с их предполагаемым гибридным происхождением, не придают никакого таксономического ранга:

* Для 36-хромосомных видов и более высоких полиплоидов основным хромосомным числом иногда называют 18, и кариотип *Xenopus laevis* характеризуют как $2n=2x=36$, кариотип *Xenopus longipes* как $2n=6x=108$. Но это не означает различия мнений: те же авторы называют *X. longipes* додекаплоидом, т.е. оценивают уровень его плоидности равным 12 (Kobel *et al.*, 1996, р. 9, р. 28).

** Самки этого вида (а они у ксенопусов несколько крупнее самцов) достигают всего 34, редко 36 мм, в то время как диплоидные *Xenopus tropicalis* — 43, а тетраплоидные *Xenopus laevis* — даже 110, максимум — 130 мм.

- в первые две подгруппы, «*laevis*» и «*muelleri*», объединены только тетраплоидные виды и подвиды; у всех них по 36 хромосом;
- в подгруппу «*fraseri*» объединены тетра-, окто- и додекаплоиды, имеющие по 36, 72, и 108 хромосом;
- в подгруппе «*vestitus-wittei*» всего два вида с 72 хромосомами;
- наконец, пятая подгруппа включает только один додекаплоидный вид, у которого 108 хромосом.

Хочется подчеркнуть, что предложенная систематиками по совокупности разнородных признаков классификация рода хотя и сближает (как несомненно родственные) формы разной плоидности, но предполагает независимую полиплоидизацию, произошедшую в разных ветвях. Прежде всего видим, что тетраплоидные формы в под родах *Silurana* и *Xenopus* возникли на основе разных гаплоидных наборов — 10-хромосомного в первом случае и 9-хромосомного во втором. Кроме того, 72-хромосомные и 108-хромосомные формы, судя по их географическому распространению (см. рис. 16) и по свойственным им морфологическим признакам, также возникли по крайней мере дважды.

Единственный диплоидный вид, *Xenopus tropicalis*, и наиболее близкий к нему по кариотипу тетраплоидный *X. epitropicalis* приурочены к дождевому тропическому лесу низменностей, причем диплоид распространен довольно узко и занимает самую северную часть ареала рода на атлантическом побережье Африки, а тетраплоид распространен дальше на восток и юг. Область распространения 40-хромосомного *X. epitropicalis* широко накладывается на ареалы других тетраплоидных, 36-хромосомных видов.

Большинство видов преимущественно замещают друг друга в разных географических или высотных зонах, хотя в некоторых местах встречаются совместно. В зоне контакта или частичного наложения ареалов встречаются немногочисленные гибридные особи (Tinsley *et al.*, 1996).

Географическое распространение видов рода *Xenopus* связывают с четвертичными климатическими колебаниями, синхронными с оледенениями Европы и Северной Америки, но проявившимися в Африке иначе. Вместо расширения ледников и полярной пустыни здесь влаголюбивым животным угрожало наступление пустыни знойной, тропической. Так как ареал *X. tropicalis* приходится на один из участков, сохранявших, несмотря на изменения в соседних областях, влажный климат, подобный современному, распространение единственного диплоидного вида можно считать реликтовым в том смысле, в каком долины Альп считают убежищами, позволившими двуполом диплоидным популяциям долгоносиков (см. главу 1) пережить оледенения Европы*.

Понижение температуры в Африке не было, как полагают, очень значительным (в среднем примерно на 5°C по сравнению с современными условиями). Главное влияние на растительные сообщества и фауну континентальных

* Одновременность четвертичных потеплений и похолоданий в северном и южном полушарии, соответственно в северной и южной Африке, а также в Африке и Европе, долгое время подвергалась сомнению. Однако в последнее время специалисты как будто пришли к единому мнению по этому вопросу, и периоды более прохладного и сухого климата в Африке считают синхронными с оледенениями Европы (Moreno *et al.*, 2001).

водоемов оказывало сокращение количества осадков*. Конечно, для шпорцевых лягушек, большую часть жизни проводящих в воде, оно было особенно важным (рис. 17). В период наибольшей сухости климата площадь пустынь увеличивалась, и следы песчаных дюн, прежде перемещавшихся ветрами, находят теперь за 400–600 км к югу от современной границы Сахары. Позже, во время последнего климатического оптимума, около 7000 лет назад, когда потепление сопровождалось увлажнением, площадь, занимаемая дождевым лесом, была примерно вдвое больше, чем сейчас, и самые северные, реликтовые находки *Xenopus* в глубине пустыни (см. рис. 16) указывают на прежнее, более широкое распространение.

Кобэл считал, что многократно сменявшие друг друга сокращения ареалов и экспансии способствовали увеличению числа видов путем скрещивания существовавших в длительной изоляции и уже несколько разошедшихся форм в местах их вторичного контакта. Выполненное к настоящему времени описание кариотипов многочисленных полиплоидных видов *Xenopus* и, особенно, эксперименты по скрещиванию делают мнение об аллополиплоидном происхождении большинства видов весьма обоснованным. Однако внимательное рассмотрение результатов этих скрещиваний все же не позволяет согласиться с

* Наблюдения, касающиеся понижения уровня воды в крупных африканских озерах, состава донных осадков, спектров пыльцы, сокращения дождевых лесов, расширения саванн и степей, собранные в основном Моро и Гамильтоном, кратко реферированы Тинслеем с соавторами (Moreau, 1966; Hamilton, 1982; Tinsley et al., 1996).



Рис. 17. Изменения в распространении дождевого тропического леса в четвертичное время. (Из Tinsley *et al.*, 1996, с изменениями)

некоторыми высказанными им общими соображениями. *«Нет оснований полагать — пишет Кобэл, — что «нормальные» механизмы видообразования должны работать иначе в тетраплоидных популяциях или в популяциях более высоких уровней пloidности»* (Kobel, 1996a, p. 400). И далее: *«... вновь появившиеся аллополиплоиды несут такой избыток генетической информации, который, по крайней мере теоретически, дает им адаптивные возможности,*

недоступные для диплоидных видов. Их пластичность может объяснить, почему все, кроме одного диплоидного вида — *X. tropicalis* — исчезли. Родительские виды наверное не способны конкурировать с их аллополиплоидными потомками».

Но гибридные формы при своем появлении не несут избытка генетической информации (см. раздел 4.1.3). Их преимущества основаны на консервации удачных сочетаний генов, возникающих при гибридизации из аллельного разнообразия, хранимого диплоидными предками. В какой мере удачные сочетания могут сохраняться при двуполом размножении аллополиплоидов, нам предстоит рассмотреть теперь.

На Станции экспериментальной зоологии Женевского университета было сделано свыше 100 скрещиваний в обоих направлениях между разными парами видов *Xenopus*. Межвидовые гибриды в большинстве случаев жизнеспособны, но обычно стерильны. Главная причина стерильности, очевидно, состоит в затрудненном спаривании в мейозе гомеологических (полученных от разных видов и потому не вполне гомологичных) хромосом (Kobel *et al.*, 1996).

Кобэл и Мюллер отмечают особенно интересный результат скрещивания между *Xenopus vestitus* и *X. wittei*. Оба эти вида октоплоиды и имеют по 72 хромосомы. Согласно предложенной интерпретации, в мейозе гибрида *X. vestitus* × *X. wittei*, также имеющего 72 хромосомы, 36 хромосом почти всегда успешно объединяются в биваленты (в 18 пар), поскольку получены от одного и того же предкового вида и сохранили высокую гомологию. Остальные 36 хромосом менее сходны между собой, по-

скольку при возникновении *X. vestitus* и *X. wittei* пришли от разных предковых видов (Kobel & Müller, 1977). Эта и другие особенности кариотипа шпорцевых лягушек привели Кобэла к заключению о гибридном происхождении большинства их видов. Одна из его работ специально посвящена аллополиплоидному видообразованию у *Xenopus* (Kobel, 1996a).

Итак, неправильное спаривание хромосом, принадлежащих к разным видовым наборам «**A**» и «**B**», при дальнейшем их расхождении приводит к *анеуплоидии*, т.е. к неполному (и, следовательно, несбалансированному) набору хромосом в развивающихся гаметах. Из-за этого гибридные самцы *Xenopus* с кариотипом **AB** стерильны. То же касается и гибридных самок, но в меньшей степени и не во всех сочетаниях скрещиваемых видов. На этом примере мы еще раз сталкиваемся с удивительным фактом незавершенности мейоза в женском гаметогенезе (*о чем упоминалось в главе 2, раздел 2.3*). Поскольку мейоз у большинства животных заканчивается только после проникновения спермия в яйцо, нарушение редукционного деления и вызываемая им анеуплоидия не останавливают дифференциацию икринок. Кобэл отмечает это в следующих словах: «*Поскольку мейоз имеет место только после полной дифференциации ооцитов, яйца (гибридных самок — С.Г.) являются функциональными гаметами, пригодными к оплодотворению и способными к началу развития*» (Kobel, 1996a, p. 393). Тем не менее потомство, развивающееся из обычных яиц, претерпевших редукционное деление ядра, гибнет в основном на ранних стадиях эмбриогенеза (Kobel *et al.*, 1979).

Но гибридные самки способны продуцировать и второй класс яиц, который образуется из эндоредуплицированных, «полиплоидизированных» ооцитов. Отличие этих яиц состоит в том, что, помимо обычной *премейотической дупликации*, предшествующей у всех организмов мейотическим делениям, в них происходит еще один (дополнительный) цикл дупликации ДНК. «Эти яйца более крупные, они имеют примерно вдвое больший объем, в них хромосомы всегда образуют биваленты в числе, соответствующем соматическому числу хромосом матери» (Kobel, 1996а, р. 393). Мнение о том, что эти биваленты представляют собой *автобиваленты*, происходящие от **дополнительной** премейотической дупликации хромосом, подтверждается тем, что гиногенетическое потомство, развивающееся из «больших» яиц (при стимуляции яйца спермием, но без использования содержащихся в мужской гамете хромосом), представляет собой клон генетически идентичных особей (Kobel & Du Pasquier, 1975; Müller, 1977; Müller & Kobel, 1977)*. Мейоз в таких «полиплоидизированных» больших яйцах проходит успешно, и после редукционного деления ядра в них сохраняются пол-

* Так как икра шпорцевых лягушек не развивается без оплодотворения, ее стимулировали с помощью спермы одного из видов, но все потомство гибридной самки оставалось однородным и генотипически идентичным материнской особи. В связи с этим Кобэл и дю Паскье справедливо характеризуют его как гиногенетическое (Kobel & Du Pasquier, 1975). Способность производить много либо мало «эндоредуплицированных» яиц передается дочерям, что также подтверждает их гиногенетическое происхождение.

ные хромосомные наборы двух видов (**A** и **B**). После оплодотворения из них развиваются триплоидные самки (**AAB** или **ABB**), которые вновь способны давать два класса яиц: обычные и большие икринки, претерпевающие дополнительную премейотическую дупликацию ДНК. Большие икринки после оплодотворения (проникновения спермия) и окончания мейотических делений сохраняют триплоидный набор хромосом, который затем (при кариогамии) объединяется с гаплоидным ядром спермия, что ведет к развитию тетраплоидных лягушек.* Частота, с которой образуются полиплоидные яйца, зависит от того, какие именно виды *Xenopus* скрещиваются, и от индивидуальных особенностей особей. В экспериментах по скрещиванию некоторых видов почти все гибридные самки дают 90% и более «больших» яиц. В других случаях их процент гораздо меньше (Kobel, 1996a, p. 395, table 21.1).

Интересно сравнить схему экспериментов Кобэла и его коллег по гибридизации видов шпорцевых лягушек с работами Б. Л. Астаурова по скрещиванию двух видов шелкопряда: *Bombyx mori* и *B. mandarina*.

* В опытах по межвидовой гибридизации шпорцевых лягушек использовались только полиплоидные виды, имеющие 36 и 72 хромосомы в соматическом наборе. Причем дополнительная премейотическая дупликация наблюдалась в скрещиваниях видов как с разными, так и с одинаковыми хромосомными числами. Большие икринки образовывались, например, у гибрида *Xenopus vestitus* × *X. laevis poweri* (его кариотип **AB** включал 36+18 хромосом) и у тройного гибрида (*laevis* × *gilli*) × *muelleri* (его кариотип **ABC** слагался из гаметических наборов трех видов, 18+18+18 хромосом).

- Как отмечает Кобэл, гибридные самки *Xenopus*, помимо обычных яиц (не способных нормально развиваться из-за нарушений в редукционном делении), склонны продуцировать «полиплоидизированные» яйца, которые благодаря дополнительной премейотической дупликации **спонтанно** сохраняют после окончания мейоза **нередуцированный набор хромосом**. Используя такие яйца, гибридных лягушек можно размножить гиногенезом (без рекомбинации).

Согласно исследованиям Астаурова, в обычных яйцах *Bombus* можно с помощью сублетального нагревания устранить редукционное деление и тем самым **искусственно** сохранить **нередуцированный набор хромосом** (см. раздел 3.1.5). Термический шок позволяет стимулировать неоплодотворенные яйца шелкопряда к развитию и размножить этих насекомых партеногенетически (без рекомбинации).

- Оплодотворив «полиплоидизированные» яйца гибридных самок *Xenopus*, содержащие полный гаметический набор хромосом каждого из двух участвовавших в скрещивании видов, можно повысить ploidy в следующем поколении. При скрещивании 36-хромосомного гибрида *Xenopus laevis* × *gilli* с 36-хромосомным *X. muelleri* был получен «тройной триплоидный гибрид» с гаметическими наборами хромосом трех видов (18+18+18)*. При возвратном скрещивании гибридных (*laevis* × *gilli*) лягушек с любым из родительских видов, *Xenopus laevis* или *Xenopus gilli*,

* Если исходить из основного числа хромосом $x=18$, его нужно считать триплоидом, но, поскольку все три вида, использованные в эксперименте, являются древними тетраплоидами и в клетках гибрида насчитывалось 54 хромосомы, исходя из основного числа хромосом $x=9$ эту форму, строго говоря, следует считать гексаплоидом ($6x$).

«полиплоидизированные» яйца также развиваются успешно и дают потомство, более напоминающее отца, поскольку в этом случае 36 хромосом принадлежат отцовскому виду и только 18 — материнскому (Kobel, 1996b, p. 75).

При работе с шелкопрядом было замечено, что не совсем правильные клеточные деления иногда приводят к спонтанной соматической полиплоидизации. Некоторые клетки развивающегося партеногенетически эмбриона становятся тетраплоидными. Развившаяся из него «химерная» самка наряду с диплоидными откладывает гораздо более крупные яйца, которые при термической стимуляции к развитию дают начало полностью тетраплоидным бабочкам. Как и у *Xenopus*, у *Bombux* мейотические деления не нарушены, поэтому после оплодотворения спермой *Bombux mandarina* и окончания мейоза в яйцах тетраплоидной самки *B. mori* оказываются два гаплоидных набора *mori* (28+28 хромосом) и один набор *mandarina* (28 хромосом). Развивающееся потомство становится триплоидным.

- Триплоидные гибридные самки *Xenopus* вновь дают обычные (неуспешные) и «полиплоидизированные» яйца, оплодотворение которых ведет к развитию тетраплоидных потомков. Средством устранения редукции (сохранения полиплоидного набора хромосом, накопленного гибридной самкой) вновь остается дополнительная премейотическая дупликация.

Триплоидные самки *Bombux* обладают обычной для гибридов и искусственных полиплоидов стерильностью, объясняемой неправильным расхождением хромосом в редукционном делении. Нормальные, входящие в мейоз яйца у них нежизнеспособны, как и у лягушек, но во время развития триплоидного зародыша довольно часто происходит новое

удвоение набора хромосом. В гонадах некоторых самок оказываются гексаплоидные клетки, и возникшее в результате мейотических делений триплоидное материнское ядро яйцеклетки при оплодотворении спермой *Bombux mandarina* получает, наконец, тетраплоидный хромосомный набор, состоящий из двух гаплоидных наборов каждого из родительских видов.

При межвидовых скрещиваниях *Xenopus* материнский кариотип, несмотря на наличие мейоза, сохраняется в «полиплоидизированных» яйцах благодаря спонтанному удвоению ДНК хромосом. У *Bombux* удвоение ДНК также происходит спонтанно, в ходе соматических клеточных делений во время развития гибридного эмбриона, т.е. в обоих случаях имеет место дополнительная премейотическая дупликация.

У шпорцевых лягушек сохранен нормальный мейоз; именно поэтому развитие обычных яиц, полученных от гибридных самок, всегда бывает неуспешным. И только дополнительная премейотическая дупликация (в больших, «полиплоидизированных» яйцах), создающая возможность для образования автобивалентов, обеспечивает правильное расхождение хромосом во время редукционного деления.

Дополнительная дупликация ДНК рассматривается С. Г. Васецким (1977) в качестве одного из механизмов, позволяющих партеногенетическим животным, не прибегая к оплодотворению, сохранять в развивающемся яйце полный, нередуцированный набор хромосом, свойственный соматическим клеткам матери (см. раздел 2.4). Как видим, восстановление гаметогенеза у двуполых полиплоидных гибридов идет теми же путями.

Сходство в развитии двуполых межвидовых гибридов *Xenopus* и однополых (гибридных по происхождению партеногенетических ящериц) *Cnemidophorus* не ограничивается наличием дополнительного цикла дубликации ДНК в яйце до начала мейоза. Удвоение хромосом, восстанавливающее образование бивалентов (автобивалентов), не только позволяет избежать анеуплоидии и связанных с ней нарушений развития молоди. Оно, несомненно, имеет и другие — генетические последствия, о чем пойдет речь ниже, в следующем разделе.

4.2.3. *Тетраплоидные южноамериканские грызуны Octodontidae*

Среди млекопитающих до сих пор не обнаружены виды с однополым, партеногенетическим размножением. Пока это объясняют тем, что развитию неоплодотворенного яйца у зверей препятствует так называемый *геномный импринтинг** (Веґак & Kobashi, 2004;

* *Импринтингом* (genomic imprinting) называют обратимые, но все же довольно устойчиво наследуемые изменения хромосом, влияющие на активность генов. Одним из механизмов импринтинга является метилирование цитозина — одного из четырех входящих в состав ДНК нуклеотидов. Кроме того, импринтинг осуществляется благодаря метилированию, ацетилированию и фосфорилированию гистонов, участвующих в упаковке ДНК в теле хромосом и воздействующих на проявление генов. Метилированные гены умолкают, не экспрессируются; гены, лежащие в гиперацетилированных участках в целом активны, а гипоацетилированных — не активны (Strahl & Allis, 2000; Dillon & Festenstein, 2002; Hashimshony *et al.*, 2003).

Коно, 2006). Существенная особенность развития млекопитающих состоит в том, что в результате импринтинга некоторые аутомсомные гены, полученные от отца, во время развития зародыша не экспрессируются. В других аутомсомных локусах не экспрессируются гены, полученные от матери (Gilbert, 2003), поэтому яйцеклетка млекопитающего, по каким-то причинам приступившая без оплодотворения к партеногенетическому развитию, не имеет полного набора работающих генов и в скором времени погибает. Таким образом, именно геномный импринтинг служит, по мнению специалистов, главным препятствием к искусственному клонированию млекопитающих в лаборатории и к возникновению партеногенетических видов этой группы в естественных условиях.

Генетическая система зверей, несомненно, ориентирована на эволюционные изменения путем переработки полиморфных популяций (изменения частот аллелей), а не на использование кратковременных преимуществ кло-

нирования, приводящего к утере полиморфизма. Тем не менее воодушевленный успехом при получении искусственной диплоидной тетраплоидной формы шелкопряда Б. Л. Астауров в свое время положительно оценивал возможность создания полиплоидных линий выс-



Рис. 18. Представитель южноамериканского семейства грызунов Octodontidae — *Pipanacoctomys aureus*. (Изображение с интернет-сайта: www.cricyt.edu.ar)

ших животных: двуполых амфидиплоидных пород мулов, зеброидов и др. (Астауров, 1968, 1969, 1971).

Поиски полиплоидов среди млекопитающих долгое время были безуспешны, хотя широко варьирующие хромосомные числа иной раз приводили к конфузу. Среди хомяков (Rodentia; Cricetinae) был найден вид *Mesocricetus auratus* ($2n = 44$), который сочли за аллотетраплоидный (Sachs, 1952; Darlington, 1953). Предполагалось, что он появился в результате скрещивания двух диплоидных видов, *Cricetus cricetus* и *Cricetus griseus* ($2n = 22$), но анализ и сравнение содержания ДНК у нескольких видов хомяков опровергли это поспешное суждение (Moses & Yerganian, 1952). Настоящей причиной двукратных различий в числе хромосом оказались робертсоновские перестройки, т.е. разделение больших метацентрических хромосом с центромерой в средней части на два отдельных плеча, на акроцентрические хромосомы, снабженные терминально расположенной центромерой (Matthey, 1952, 1953).

Лишь намного позднее были найдены два во многих отношениях аберрантных вида грызунов, *Thypanoctomys barrerae* и *Pipanaoctomys aureus* (Rodentia, Hystricognathi, Octodontidae), которые, по-видимому, действительно могут быть названы полиплоидами (Gallardo *et al.*, 1999, 2004). Все, что известно к настоящему времени об этих животных, позволяет, как мне кажется, признать гибридное, сетчатое, сопровождающееся полиплоидизацией видообразование у млекопитающих редким, но реальным явлением.

Семейство октодонтид представляет собой необычную группу южноамериканских грызунов, населяющих засушливые равнины и предгорья Анд. Оба привлеченные

внимание исследователей вида найдены в пустынных провинциях Аргентины и считаются узко адаптированными к условиям пустыни. Образ жизни их почти неизвестен, содержание в неволе затруднено очень необычной диетой, включающей несколько видов местных растений с большим содержанием солей. Рассмотрим данные, на основании которых их считают первыми тетраплоидными представителями млекопитающих.

В среднем для отряда -7.9 нг
(исследован 31 вид)

16.8 нг DNA



Typanoctomys barrerae, 102 хр.

15.34 нг DNA



Piranacoctomys aureus, 92 хромосомы

8.0 нг DNA



Octomys mimax, 56 хромосом

Рис. 19. Сравнение видов Octodontidae по числу хромосом и содержанию ДНК на ядро. (По данным Gallardo *et al.*, 2003)

Изображения животных с интернет-сайтов:
animaldiversity.ummz.umich.edu; www.cricyt.edu.ar

Из 13 видов семейства большая часть имеет в соматических клетках от 54 до 58 хромосом, 1 вид 78 хромосом и, наконец, 2 вида, рассматриваемые нами, резко вы-

деляются по этому признаку. Красная вискашевая крыса *Tympanoctomys barrerae* имеет самое большое среди млекопитающих число хромосом в соматическом наборе — 102, а золотая вискашевая крыса *Pipanacoctomys aureus* — 92 хромосомы. По содержанию ДНК животные также примерно вдвое отличаются от близких видов. Средний размер генома, вычисленный для 31 вида подотряда хистрикогнатных грызунов (Hystricognathi, отряд Rodentia), составляет 7.9 ± 1.9 пг на ядро (2c); для *Tympanoctomys barrerae* этот показатель составляет 16.8 пг, а для *Pipanacoctomys aureus* — $2c = 15.34$ пг (Gallardo *et al.*, 2003, 2004).

Самым полезным для понимания происхождения вискашевых крыс было, конечно, изучение мейоза. Мужской мейоз *Tympanoctomys barrerae* характеризуется строгим образованием 51 бивалента, и в этом отношении совершенно соответствует картине, наблюдаемой у диплоидных видов. Кроме того, во всех клетках наблюдалось типичное соединение конец в конец двух половых хромосом XY. Мужской мейоз у *Pipanacoctomys aureus* также подобен диплоидному, он показывает 46 бивалентов и соединение половых хромосом конец в конец.

Метафаза митотических делений, описанная по препаратам костного мозга *Pipanacoctomys aureus*, показывает в соматических клетках 92 двуплечие хромосомы, которые включают 25 пар метацентриков и субметацентриков и 19 пар субтелоцентрических хромосом. Большинство из них, как сообщают авторы, удается сгруппировать по 4 по сходству размеров и формы (Gallardo *et al.*, 2004, fig. 3A). Некоторые «четверки» (образованные парами

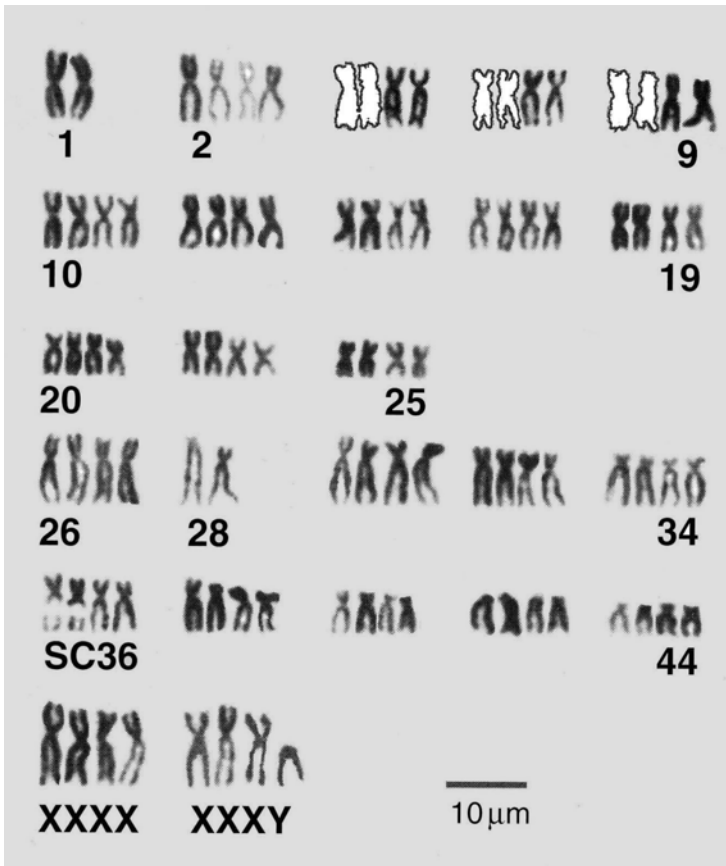


Рис. 20. Кариотип *Pipanacoctomys aureus* «arranged as a tetraploid», изображены не все хромосомы (из Gallardo *et al.*, 2004). В верхнем ряду для трех групп хромосом помечены (белые) пары «строгих гомологов», предположительно полученные от одного из предковых видов.

Цифрами обозначены группы гомологов.

4–5, 12–13, 18–19) состоят из очень сходных хромосом. Другие (22–23, 37–38, 43–44) «имеют парное сходство», т.е. распадаются на пары гомологов (рис. 20). Субметацентрическая пара 1 и субтелоцентрическая пара 28 не могут быть выстроены, как остальные хромосомы (они, по-видимому, затронуты процессом «диплоидизации»). Пара, имеющая вторичную перетяжку, маркирует у Octodontidae хромосому, несущую ядрышковый организатор. Как и у *Tympanoctomys barrerae*, у *Pipanaecoctomys aureus* вторичная перетяжка присутствует только на двух хромосомах. X-хромосомами Галлардо называет самые крупные в кариотипе субметацентрики (Gallardo *et al.*, 1999). Как и у других октодонтид (включая *Tympanoctomys barrerae*), Y-хромосомой у *Pipanaecoctomys aureus* является единственный в кариотипе акроцентрик (Gallardo, 1992; Gallardo *et al.*, 1999).

Дополнительным, может быть, менее надежным указанием на тетраплоидность *Tympanoctomys barrerae* и *Pipanaecoctomys aureus* Галлардо считает увеличенные размеры клеток и головки спермиев (Gallardo *et al.*, 2002, 2003).

Стремясь собрать как можно более разносторонние аргументы в пользу полиплоидии обсуждаемых видов, исследователи провели полимеразную цепную реакцию (*in situ* PCR). С помощью этого метода (Martínez *et al.*, 1995) в интерфазных ядрах был помечен высококонсервативный ген рецептора андрогена (*AR*, известный также как *Tfm*), который представлен в гаплоидном наборе одной копией. Метки, указывающие каждую копию этого гена, позволяют оценить число хромосом, в которых имеется относящийся к нему локус. Поскольку этот ген у человека и грызунов

сцеплен с полом и лежит в X-хромосоме, он позволяет определить число X-хромосом, присутствующих в кариотипе, и таким образом судить об уровне пloidности (подробнее см. Gallardo *et al.*, 2004, p. 444*).

В качестве еще одного теста, позволяющего судить о числе родственных локусов в хромосомных наборах родственных видов, была проведена гибридизация тотальной ДНК *Octomys mimax*, *Octodontomys gliroides*, *Tympanoctomys barrerae* и *Pipanaoctomys aureus* (методом Southern blot-анализа). Пробы ДНК из обычных диплоидных видов, *Octomys mimax* и *Octodontomys gliroides*, показали на агарозном геле одну окрашенную полосу, а ДНК из *Tympanoctomys barrerae* и *Pipanaoctomys aureus* дали две полосы, что свидетельствует об удвоении соответствующего локуса, т.е. о его присутствии еще в одной паре хромосом (Gallardo *et al.*, 2004, p. 446, fig. 1, C and D).

Как видим, мнение Галлардо и его соавторов о том, что два вида октодонтид, отличающихся необычно боль-

* Согласно развиваемой исследователями гипотезе, в кариотипе самца должны присутствовать три X-хромосомы и одна Y-хромосома, а в кариотипе самки — четыре X-хромосомы, но на препаратах не получилось схематично-правильного распределения. В ядрах самок предполагаемого тетраплоида наблюдались 4, 3, 2 либо 1 метка (соответственно в 14%, 17%, 23% и 46% ядер); у самца наблюдались 3, 2 либо 1 метка (соответственно в 22%, 30% и 48% ядер). Контрольная серия подсчетов, выполненных на материале обыкновенной диплоидной домово́й мыши *Mus musculus*, показала по 2 и 1 метки на ядро у самки (соответственно в 45% и 55% ядер). Статистически все различия в высокой степени достоверны.

шими хромосомными числами, действительно, следует считать тетраплоидными, основано на весьма убедительных наблюдениях. Хотя не все специалисты сейчас готовы с ним согласиться, нет смысла оспаривать факты, для проверки которых нет дополнительного материала. Полезнее, мне кажется, было бы задуматься над тем, в какой мере предположение о гибридном происхождении этих животных согласуется со сложившимися к настоящему времени представлениями о роли сетчатой эволюции в филогенезе высших животных, прежде всего млекопитающих.

Нужно признать, что в некоторых группах животного царства — у рыб, земноводных ящериц, насекомых — гибридизация, действительно, распространена довольно широко. Создавая клональные или полуклональные виды, она не нарушает независимости геномов двуполых диплоидных видов, а именно они составляют основу эволюции любой группы высших организмов, осуществляющейся путем постепенного преобразования полиморфных популяций.

Поэтому так интересны и трудны для интерпретации случаи, когда остановка или строгое ограничение рекомбинации сочетаются с сохранением двуполого размножения, как это имеет место у южноамериканских грызунов семейства Octodontidae и африканских шпорцевых лягушек рода *Xenopus*. Оценка эволюционных способностей тетраплоидных видов Octodontidae может быть двойкой. С одной стороны, можно думать, что их двуполое размножение, действительно, служит эффективной рекомбинации, обеспечивающей виду полиморфизм и богатое разнообразие свойственных каждой особи индивидуальных

сочетаний генов. С другой стороны, можно допустить, что они только имитируют полноценное половое размножение, оставаясь по существу клональными видами.

Кариотип октодонтид, скорее, свидетельствует в пользу второй возможности. Большая часть хромосом представлена четырьмя гомологами, но в мейозе не образуются квадριвалентов, а они подразделены на две гемиологичные пары. Во время кроссинговера только хромосомы, полученные от одного из предковых видов, обмениваются между собой участками. Таким образом, в мейозе тетраплоидного вида происходит независимая рекомбинация двух диплоидных предковых хромосомных наборов, которые никогда не смешиваются и не обмениваются аллелями. Гибридное состояние, возникшее при скрещивании предковых видов, сохраняется несмотря на постоянное двуполное размножение.

Нужно подчеркнуть, что это явление нельзя считать совершенно уникальным, не имеющим аналогии. Среди генетических механизмов слитного наследования хорошо притертых друг к другу признаков (*«сохранения целостности коадаптированных сочетаний аллелей»*) Жученко и Король называют блокирование кроссинговера за счет хромосомных перестроек. Во многих хорошо изученных на дрозофиле случаях гетерозиготности по инверсиям или транслокациям *«...популяция состоит как бы из двух рекомбинационно изолированных друг от друга генофондов (по генам, включенным в перестройку), внутри которых, однако, обмен аллелей между генотипами происходит. Значение такой локальной изоляции состоит в том, что каждая из последовательностей может быть приспособлена к своей среде, а гете-*

розиготы могут обладать селективными преимуществами.» (Жученко и Король, 1985, с. 102)

Подобно партеногенетическим формам, пользующимся преимуществами остановки рекомбинации, двуполые полиплоидные виды удовлетворяют всем или хотя бы некоторым признакам «*биологического прогресса*», который характеризуется (Северцов, 1934, с. 60):

- «1) численным увеличением особей <...> данной систематической группы,
- 2) прогрессирующим расселением, т. е. захватом новых ареалов обитания, и
- 3) распадением <...> на подчиненные систематические единицы».

Этот прогресс у Octodontidae и *Xenopus* достигается дорогой ценой. Остановка рекомбинации, а вместе с ней изоляция от предковых видов и восстановление гаметогенеза, осуществляются здесь с помощью очень грубого и действенного механизма — скачка ploидности. В соответствии с заключением А. Н. Северцова биологический прогресс может достигаться самыми разными путями, в том числе путем **дегенерации**, в нашем случае — путем разрушения генетической системы вида, включая утрату полиморфизма и возможности к популяционной эволюции.

4.2.4. Могут ли клональные виды вернуться к половому размножению?

Все успешно эволюционирующие группы животных, растений и даже микроорганизмов развиваются при участии процессов рекомбинации. Самым мощным,

универсальным и, по-видимому, самым эффективным инструментом рекомбинации принято считать половой процесс. Хотя протистологи все еще спорят о существовании первично бесполой групп животных, можно сказать, что если такие формы и дожили до наших дней, то они не относятся к наиболее успешным, быстро развивающимся, прогрессивным группам.

Перспективное, устойчивое развитие опирается на созданный мутированием, т.е. путем проб и ошибок, апробированный в ходе конкуренции особей и видов генетический полиморфизм. Этот «историчный», если уместно так выразиться, процесс развития, связанный со сменой многих поколений, основывается на реализации накопленной генетической изменчивости. Чаще всего он ведет к появлению в составе рода (или более крупного таксона) веера викарирующих видов, замещающих друг друга в разных частях ареала. Лишь иногда — снова на базе накопленного генетического материала — этот процесс может приводить к подъему общей организации на новый, более высокий — ароморфный уровень (Северцов, 1934). По какому бы из упомянутых направлений ни пошло развитие двуполого полиморфного вида, его выживание обеспечивается преимуществом, богатством генофонда. Скачки же и неизбежные нарушения популяционной структуры при биологических, социальных и прочих революционных переустройствах, сопровождаемых переработкой большого объема наследуемой информации, всегда связаны с утратами и потому чреватые провалом.

Из сказанного здесь и из содержания предшествующих глав, как мне кажется, ясно, что прекращение нор-

мального полового размножения и обеспечиваемой им полноценной генетической рекомбинации резко снижает эволюционные возможности, поэтому большая часть клональных видов и рас, несомненно, представляют собой тупиковые веточки. Они жизнеспособны и нередко вытесняют своих предков с исконных мест обитания, но недолговечны и вымирают при изменении условий среды.

Однако обилие обреченных вымиранию нерекombинирующих или «вяло рекомбинирующих» полиплоидных групп заставляет задуматься: всегда ли отказ от полового размножения, даря краткий биологический успех, отнимает всякую эволюционную перспективу? Способны ли виды, перешедшие к клонированию, освоив новые, свободные до того места обитания, многократно повысив численность своих особей, при встрече в новом ареале с диплоидным конкурентом вновь вернуться к половому размножению? Все, что мы к настоящему времени знаем об эволюционных возможностях клональных популяций как будто заставляет отрицательно ответить на этот вопрос.

Чтобы не уходить слишком далеко от нашей основной темы — клонирования и его роли в обогащении разнообразия фауны и флоры, я бы хотел лишь очень кратко очертить круг сложившихся и в целом правильных представлений, которых придерживается большая часть современных зоологов и ботаников-систематиков. Согласно устоявшимся взглядам в основе всех микроэволюционных преобразований, ведущих к дивергенции и обособлению видов, лежат изменения популяционные. Главным действующим в них фактором признан отбор, а материалом — аллели полиморфных локусов. Всякий раз, обращаясь к партеногенетическим видам или расам

жуков, моллюсков и ящериц, и, по-видимому, даже к диплоидным гибридогенетическим полиплоидным лягушкам, мы находим, что у этих животных вслед за ограничением рекомбинации генетическая структура популяций упрощается. Чем дальше пойдет упрощение, тем менее перспективным материалом для дальнейшего развития сможет служить популяция.

Сторонниками и создателями синтетической теории эволюции — а среди них в этой связи уместно упомянуть прежде всего Ф. Г. Добржанского, Дж. Симпсона, Н. В. Тимофеева-Ресовского, Э. Майра — видообразование понималось прежде всего как процесс создания и закрепления новых сочетаний признаков, захватывающий переработку значительной части видового генофонда. После того, как был доказан широкий полиморфизм природных популяций (Четвериков, 1926, и многочисленные работы его учеников), главным содержанием микроэволюции — т.е. генетической дифференциации на внутривидовом и видовом уровне — стали считать изменения частот генов. Локальная популяция была признана элементарной эволюционной структурой (Dobzhansky, 1951, p. 260; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, с. 66).

Дивергенцию непременно связывали с преемственностью, постепенным накоплением отличий при сохранении значительного общего багажа наследственной изменчивости. Несходство взглядов о причинах разделения видовых генофондов возбудило бесконечный спор о реальности симпатрического видообразования, т.е. о возможности возникновения репродуктивной изоляции между двумя родственными формами в пределах единого ареала (см. обзор: Майр, 1947, с. 244, 292, 345, 377, 386; Майр,

1968, 1974; Тимофеев-Ресовский, 1969, с. 119, 179, 290). По мнению одних авторов, преимущественно зоологов-систематиков, разделение всегда происходит под действием внешних факторов (*географической изоляции*); по мнению других (цитогенетиков, кариологов), оно иногда может идти вследствие так называемой «*физиологической изоляции*» (крупных хромосомных инверсий, полиплоидизации и пр.).

Постепенно исследователи стали обращать больше внимания на условия, способствующие обогащению генетического полиморфизма и развитию на его основе черт, составляющих, собственно, сами различия между видами. Сложилось представление о политипическом, полиморфном, широко распространенном виде, разделенном на подвиды и многочисленные относительно изолированные локальные популяции. Эволюционные возможности популяции, вида и более высоких таксонов стали связывать с имеющимся в их распоряжении генетическим разнообразием. Было сформулировано понятие «мобилизационного резерва» популяции. Его составляют многообразные вредные в современных условиях или нейтральные, рецессивные (или полудоминантные, слабо проявляющиеся) аллели, которые благодаря низкой частоте сохраняются в популяции почти исключительно в гетерозиготном состоянии и потому не вымываются отбором (Шмальгаузен, 1939; Гершензон, 1941, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Не новые мутации, возникающие в каждом поколении, а именно *мобилизационный резерв наследственной изменчивости* стали рассматривать как главный источник, откуда естественный отбор черпает материал для эволюционных преобразований вида (Гершензон, 1983).

Самая заурядная ситуация, приводящая к резкому снижению генетического полиморфизма в обычной, двуполой, рекомбинирующей популяции, — это сильное снижение численности. Действительно, немногие особи, сохранившиеся после массовой гибели, скорее всего, будут носителями наиболее обычных аллелей. Дальнейшему обеднению аллельного разнообразия может способствовать также неизбежный в малых популяциях тесный инбридинг (Kirkpatrick & Jarne, 2000). Но, как ни странно, к сходным последствиям должно вести совсем противоположное инбридингу явление — гибридизация, когда в скрещивании участвуют не близкие родственники, а представители разных видов (см. выше, в разделе 4.1.3).

Как было показано, клональные формы лишены не только механизмов рекомбинации, но и материала для нее. Поэтому среди эукариотических многоклеточных животных, отказавшихся от двуполого размножения, лишь очень немногие группы обладают значительным разнообразием, показывают способность к адаптивной эволюции, проявляющимся в перестройке морфологических признаков и таксономической дифференциации (делении на многочисленные роды и виды). Среди таких необыкновенных групп лучше других исследованы бделлоидные коловратки и остракоды.

Одно из семейств остракод (Ostracoda, Darwinulidae) включает только партеногенетические виды. В его составе описаны 2 рода, включающие 27 ныне живущих видов (Schön *et al.*, 2003). Ископаемые виды известны с каменноугольного периода. Остатки предполагаемых самцов, принадлежащих к этой группе, найдены только в меловых отложениях. В более поздних

слоях и в современной фауне семейство представлено только самками.

Класс Bdelloidea или, по другой классификации, отряд Bdelloida, включает 4 семейства, 18 родов и 363 вида (Holman, 1987; Кутикова, 2005). Считается, что обе группы развиваются без полового размножения уже в течение многих миллионов лет.

Популяции бделлоидных коловраток вопреки тому, что следовало бы ожидать при исключительно клональном размножении, обладают значительным полиморфизмом (Pagani *et al.*, 1991; Mark-Welch & Meselson, 1998, 2001; Simon *et al.*, 2003; Fontanetto *et al.*, 2007). Обнаруженное в них генотипическое разнообразие и расхождение филетических линий внутри вида позволило предполагать, что эволюционные преобразования и здесь могут идти путем изменения частот генов под давлением отбора (Mark-Welch & Meselson, 2000). Загадочным оставался лишь источник, из которого пополняется генетический полиморфизм.

Наконец, в недавних работах было показано, что, в отличие от большинства других организмов, бделлоидные коловратки каким-то образом способны заимствовать генное разнообразие у неродственных организмов (Gladyshev *et al.*, 2008). В составе их генома обнаружены гены, весьма сходные по нуклеотидным последовательностям с генами грибов, растений и даже бактерий. Существенно подчеркнуть, что по крайней мере некоторые заимствованные гены в клетках коловраток считываются, и кодируемые ими белки проявляют ферментативную активность.

Это значит, что межвидовые, точнее, **межгеномные барьеры у этих животных несколько**

ослаблены, аллельное разнообразие пополняется извне, и отсутствие самцов не может служить доказательством строгого клонального размножения. Следовательно, выводы, касающиеся большинства клональных видов и популяций, к этим животным не приложимы.

Оставаясь на вполне ортодоксальных позициях, отстаиваемых дарвинистами и популяционными генетиками, мы должны признать невозможным полноценное популяционное развитие для видов, прошедших пусть непродолжительный этап клонального существования, а затем вернувшихся к рекомбинации. **При переходе к клонированию истребляется сам материал для популяционной эволюции**, и все же в некоторых группах животных успешная эволюция таких форм, наверное, имела место.

4.2.5. Библиотека старых аллелей: воспоминания о будущем

Возможно, не все партеногенетические, гиногенетические и полиплоидные виды следует считать бесспорно сошедшими с эволюционной дистанции. В немногих, весьма редких случаях генетическая система вида, претерпев гибридизацию, полиплоидизацию (либо сегментную дупликацию) или другие преобразования, быть может, не менее разрушительные для полиморфизма популяций, смогла восстановить богатый генетический полиморфизм и продолжить «обычное» развитие на основе рекомбинации.

Исправная рекомбинация, казалось бы, должна приносить двуполому тетраплоидному амфидиплоидному виду преимущества, связанные с половым размножением.

Пользуясь преимуществами рекомбинации, его популяции могли бы приспосабливаться к меняющимся условиям среды так же, как это делают обычные диплоидные виды, т.е. путем изменения частот генов, путем накопления благоприятных аллелей и устранения менее пригодных. Но даже если время и высокая численность особей позволят вновь возникшему тетраплоиду накопить некоторый запас генетического полиморфизма, полиплоидия будет тормозить популяционные преобразования. Полноценная «половая рекомбинация» сделается возможной, только когда из четырех гомологичных локусов тетраплоида станут считываться всего два. «Вторичная диплоидизация», т.е. восстановление функционально диплоидного состояния, благодаря умалчанию излишних копий генов, судя по некоторым наблюдениям, может возникать довольно быстро (Lee & Chen, 2001; Kashkush *et al.*, 2002; Liu & Wendel, 2002, 2003; Adams, *et al.*, 2003; Leitch & Bennett, 2004; Pontes *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2004; Adams & Wendel, 2005b).

Весьма вероятно, что все двуполые гибридные по происхождению виды — полиплоиды. Но для двуполого размножения необходим гаметогенез, и двуполые виды должны сохранить мейоз и редукционное деление. Поэтому, как обсуждалось в предыдущих разделах, двуполые полиплоиды сохраняют ограниченную рекомбинацию, обеспечиваемую сегрегацией и кроссинговером. Это можно утверждать в отношении амфидиплоидов (тетраплоидных шпорцевых лягушек, тетраплоидного шелкопряда) и амфитриплоидов (гексаплоидных пшениц; возможно, также африканских гексаплоидных рыб рода *Barbus*, Cyprinidae; Seehausen, 2004). Следует полагать, что и некоторые более высокие четные полиплоиды (например,

додекаплоидные виды *Xenopus*) также пользуются рекомбинацией. Хотя ее эффективность у полиплоидов низка (см. раздел 3.1.5), отрицать ее наличие нет оснований.*

При рассмотрении аллельного разнообразия полиплоидных форм нужно заметить еще следующее. Хотя в хромосомах полиплоидных двуполовых видов, а также видов с сегментными дупликациями, в геноме которых повторены значительные участки генома или просто отдельные гены, могут возникать мутации, не отмечаемые немедленно отбором, ценность генетического полиморфизма, заключенного в дублированных лишней раз локусах, гораздо меньше. Дупликации могут служить материалом для дивергенции генов, постепенно приобретающих несколько разные и все более расходящиеся функции (Серебровский, 1929; Хесин, 1984; Инге-Вечтомов, 1989; Жимулев, 2002), и обогащение набора аллелей, конечно, возможно, но ареной успешной работы рекомбинации может служить только диплоидный вид: **чтобы построить новые сочетания аллелей, нужно разрушить старые** (лучше до основания, до гаплоидного уровня).

Рассмотрев нерекombинирующие формы мы убедились, что они лишены не только инструментов для создания

* Рассуждая теоретически, мы можем полагать, что попарная конъюгация и упорядоченное расхождение хромосом у октоплоида возможны, только если его кариотип складывается из четырех разных гаплоидных наборов, у декаплоида — из пяти гаплоидных наборов. Однако правильность этих соображений в большой степени опровергается тем, что природные автотетраплоиды некоторых видов растений показывают математически строгое расщепление (1:35).

новых сочетаний генов, но и самого материала для комбинирования. Тем не менее ряд эволюционистов отводит гибридизации (в том числе отдаленной, межродовой, а старые авторы — даже межсемейственной) заметную роль в образовании новых крупных таксонов. В тех редких случаях, когда гибридные формы путем четной полиплоидизации преодолели расстройство мейоза, они сохранили двуполое размножение. Реальность такого генеалогического сценария обсуждена в работах крупных специалистов (Stebbins, 1959; Leiboldt, 1983; Грант, 1984; Кирпичников, 1987; Бирштейн, 1987; Цвелев, 1995; Rieseberg, 1997; Leitch & Bennett, 2004; Veřak & Kobashi, 2004; см. выше, раздел 4.1.1).

Важным аргументом в пользу гибридного происхождения многих подсемейств и семейств цветковых растений служит, по мнению Гранта, то, что очень большие числа хромосом (примерно вдвое более высокие, чем у остальных семейств), наблюдаются здесь у представителей всех, даже самых примитивных родов. Стеббинс указывает, что целые семейства — ивовых Salicaceae (основное число хромосом $x = 19$) и магнолиевых Magnoliaceae ($x = 19$), а также подсемейства — яблоневого Maloideae (из розоцветных, Rosaceae, $x = 17$) и Oleoideae (из маслиновых, Oleaceae, $x = 23$), весьма вероятно, произошли в результате сетчатой эволюции (Stebbins, 1947–1985; см., кроме того, его обновленную страничку в интернете — Stebbins, 2004).

Не вызывает сомнения, что полиплоидия сыграла свою роль и в филогении животного царства. Возможно от того, что потеря одной или нескольких хромосом из полиплоидного набора (анеуплоидия) нарушает баланс генов и часто бывает более опасна, чем утрата или добавление целого гаплоидного набора, очень многие растения и полиплоидные виды

животных (например, многочисленные виды *Xenopus*), о значительном возрасте которых можно судить по их обширным ареалам, долго и точно сохраняют полиплоидное число хромосом. В других случаях, как мы видели это у американских грызунов Octodontidae, излишние пары хромосом исчезают, и вместо четырех хромосом тетраплоидного набора, несущих родственные локусы, остается необходимый минимум — одна пара. По-видимому, это — «строгие» гомологи, доставшиеся от одного из предков.

Судьба дублицированных локусов, образовавшихся в результате полной полиплоидизации или же удвоения некоторых участков хромосом (сегментных дубликаций), не всегда одинакова. В одних случаях все четыре локуса в хромосомном наборе старого тетраплоида продолжают считываться; в других, как это отмечено у лососей, «функциональная диплоидизация» проявляется в экспрессии только половины ферментных локусов, и в работе только двух ядрышковых организаторов, несущих гены рибосомной ДНК (Allendorf & Thorgaard, 1984).

Хорошими примерами полиплоидных по происхождению групп животных могут служить лососевые и осетровые рыбы. Можно считать доказанным, что все лососи и хариусы (семейства Salmonidae и Thymaliidae отряда Salmoniformes) прошли через удвоение своего хромосомного набора (Ohno *et al.*, 1969; Оно, 1973). У исходного, общего для всей группы тетраплоидного вида было около 96–100 хромосом. В дальнейшем число хромосом у всех видов лососей в той или иной степени уменьшилось: шло их постепенное слияние за счет робертсоновских перестроек. Так, у тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) число хромосом варьирует от 74 у кеты (*O. keta*) до 52 у горбуши (*O. gorbusha*),

но число хромосомных плеч остается почти неизменным (Кирпичников, 1987). О полиплоидности лососей, как подчеркивает В. С. Кирпичников, говорит и наличие большого числа дублицированных локусов, половина из которых продолжает экспрессироваться (Бирштейн, 1987).

У осетров (отряд *Acipenseriformes*) кариотипы состоят из очень большого числа хромосом. В семействе *Acipenseridae* есть виды с примерно 120 хромосомами (118 ± 2 , *Acipenser ruthenus*, *Huso huso*), столько же хромосом у американского веслоноса *Polyodon spathula* (семейство *Polyodontidae*). Другие осетры имеют около 240 хромосом (*A. gueldenstaedti*, 247 ± 2 ; *Acipenser naccarii*, 240). Современные виды с набором из 120 хромосом в действительности, видимо, представляют собой тетраплоидные формы, кариотипы которых возникли в результате удвоения хромосом древних предковых видов, имевших около 60 хромосом (Бирштейн, 1987). Многохромосомные виды осетров, очевидно, представляют собой октоплоидные формы. Удвоению числа хромосом соответствует увеличение размера генома: для *Huso huso* содержание ДНК составляет 3.6 пг на ядро (120 хромосом, 2–3 ядрышковых организатора), для *Acipenser naccarii* — 5.7–6.3 пг на ядро (240 хромосом)*.

Первое затруднение, которое должен преодолеть перспективный гибрид, чтобы стать родоначальником нового таксона, состоит в гибридной конституции его

* В таблице, из которой я заимствовал сведения о числе ядрышек у осетров (Бирштейн, 1987, с. 13), *Acipenser naccarii* отсутствует, но для другого многохромосомного вида, *Acipenser gueldenstaedti*, указаны 6–8 ядрышек. Правда, в тексте (с. 16) сказано «шесть–восемь (максимально 12)».

кариотипа. Его хромосомный набор поделен на части, в случае тетраплоидов — на две половины, рекомбинация между которыми не идет. Причем устойчивая изоляция предковых хромосомных наборов строго контролируется: она нужна для успешного протекания мейоза (важным условием которого является отсутствие поливалентов). Но главное препятствие, с которым сталкивается гибрид — нарушение преэмптственности в отношении полиморфизма генов. Его популяции не наследуют значительного аллельного разнообразия, накопленного популяциями родительских видов (см. раздел 4.1.3), поэтому лучший способ для его выживания — сохранить то небольшое, что получено от предков. Мы видим, что большинство гибридных по происхождению видов размножается благодаря той или иной форме клонирования, либо сильного ограничения рекомбинации (т.е. сохранения изоляции между предковыми геномами). Это, конечно, касается и двуполых видов.

В старых и насыщенных видами сообществах возникший в результате гибридизации вид вступает с остальными видами в острые конкурентные отношения. К нему предъявляются общие требования: он должен располагать способностью к изменениям, происходящим согласно закономерностям популяционной генетики, путем изменения частот генов. Чтобы вернуться к полноценной эволюции нужно восстановить аллельное разнообразие, но это требует времени и смены многих поколений, а молодой гибридный вид, появившийся внезапно, скачком, из-за отсутствия богатого генетического полиморфизма в начале своего развития узавим, как клон.

Поскольку большинство вновь возникающих мутаций летальны, полезными или хотя бы не очень вредными име-

ют шанс оказаться только немногие мутации. Запас жизнеспособных аллелей, которые уже когда-то прошли оценку отбором, или, по терминологии И. И. Шмальгаузена, — *мобилизационный резерв* популяции — не может быть сохранен клональными или гибридными по происхождению формами. Ведь даже обычные двуполые виды, переселившиеся или искусственно переселенные в новые места, из-за малой начальной численности неизбежно сталкиваются с тесным инбридингом и теряют генетическое разнообразие.

Однако успешное размножение многих искусственно интродуцированных видов, их внедрение в богатую и таксономически разнообразную фауну, агрессивное участие в переледе экологических ниш, уже занятых полиморфными популяциями местных, аборигенных видов, указывает на то, что виды-интродуценты во многих случаях способны быстро развернуть богатый генетический полиморфизм. Каким-то образом они могут получить его от очень ограниченного числа попавших в чужие края особей-переселенцев.

Здесь нужно вновь вернуться к тому, что вид не способен быстро восстановить полиморфизм путем простого увеличения частоты мутирования. Это привело бы только к резкому увеличению груза вредных в основной своей массе мутаций*. Резерв благоприятных или допустимых аллелей должен состоять только из проверенных генов,

* В этой связи уместно вспомнить широко известный среди генетиков афоризм Н. В. Тимофеева-Ресовского, касающийся вероятности появления полезных мутаций: «Трудно исправить ходики, стреляя по ним из пистолета». Полезные мутации — в основном не результат слепого случая, а летопись прежних достижений отбора.

когда-то уже имевших высокую частоту, но уступивших место другим, «более современным». Раз мы не видим их в малой популяции (более того — не выявляем средствами генетического анализа), значит, они не считываются и фенотипически не проявляются.

Но разнообразие аллелей иногда возобновляется очень быстро. Именно поэтому приходится думать, что нуклеотидные последовательности, соответствующие старым, уходящим из популяции аллелям, не утрачиваются окончательно. Весьма вероятно, они хранятся, как почти вся наследственная информация эукариотических организмов, в хромосомах клеточного ядра (в «библиотеке старых аллелей»).

Мысль о существовании «библиотеки старых аллелей», когда она найдет веские эмпирические подтверждения, едва ли покажется новой. Логически она пересекается с идеей об умножении генов путем дубликации, обычно приписываемой Сусумо Оно (Atkin & Ohno, 1967; Ohno *et al.*, 1968; Ohno, 1970, 1996, 1997; 1999, Веçак & Kobashi, 2004; Furlong & Holland, 2004), но впервые сформулированной, по-видимому, А. С. Серебровским (см. Хесин, 1984, с. 316 и 324).

В двадцатые-тридцатые годы прошлого столетия, когда возможность матричного синтеза и передачи сложных органических молекул как материальных носителей наследственной информации связывали, скорее, с белком (Кольцов, 1929, 1935), чем со слишком просто устроенными нитями ДНК, Серебровский предположил, что возникновение нового гена в результате случайного соединения атомов мало вероятно. Более правдоподобным ему казалось появление гена, о структуре и даже размерах которого тогда строили только весьма неопределенные пред-

положения, в результате неравного обмена между хромосомами, который уже в то время можно было наблюдать на материале морфологически отличающихся гомологичных хромосом (Serebrovsky, 1929).

Два расположенных в X-хромосоме гена дрозофилы управляют развитием разных щетинок на теле мухи. Щетинки поделены на две группы: одна контролируется геном *achaete*, вторая — геном *scute* (Серебровский, 1938). Несущие эти гены участки могут быть разнесены инверсией, но склонны конъюгировать друг с другом, что доказывает их гомологию. На основании этих наблюдений Серебровский заключил, что оба гена образовались благодаря дубликации исходного гена-предшественника. Наличие двух копий, даже при неусыпном контроле естественного отбора, делает изменение структуры гена более безболезненным для организма и способствует дивергенции функций.

Оно (S. Ohno) также исходил из «структуралистских», если так можно сказать, оснований. В его время в геноме позвоночных и разных групп беспозвоночных животных от Cnidaria до Chordata уже были найдены многочисленные гены, которые управляют онтогенезом и не могут независимо возникнуть в разных группах под воздействием сходных условий среды. Как бы ни объясняли умножение генов современные исследователи генома — одни связывают их неоднократное удвоение с полиплоидизацией, другие — с сегментными дубликациями — эти нуклеотидные последовательности, несомненно, представляют собой результат копирования и дальнейшего «редактирования» одних и тех же генетических текстов.

Мое предположение о существовании «библиотеки», или «архива», старых аллелей исходит из совсем других,

скорее, популяционистских представлений. Удвоение всего генома или значительных его сегментов, как и гибридизация, которая всегда (или почти всегда) связана с последующей полиплоидизацией, приводит к репродуктивной изолированности новой формы от предков. Возможность ее дальнейшей эволюции зависит от сохранения генетического полиморфизма, от разнообразия исправных, проверенных отбором аллелей, однако пронести их через порог гибридизации, полиплоидизации и низкой численности в качестве работающих генов нельзя.

Гипотеза «библиотеки старых аллелей», которая позволяет совместить утрату полиморфизма с сохранением способности к дальнейшей популяционной эволюции, кратко может быть изложена так.

Работающие, белок кодирующие и управляющие гены, у высших эукариотических организмов занимают лишь небольшую часть ядерной ДНК, но сходные с ними нуклеотидные последовательности разбросаны в ней в большом числе. Под действием разнородных механизмов «незаконной рекомбинации» (неравный кроссинговер, перенос подвижными генетическими элементами и пр.; см. Хесин, 1984) в геноме постоянно появляются копии больших или малых участков хромосом. Наряду с «засорением» генома постепенно происходит удаление неработающих участков. Однако этот процесс идет у разных видов более или менее успешно и всегда несколько запаздывает. Чем дольше любая аллель существует в качестве работающего гена, тем вероятнее, что она представлена многочисленными дублирующими фрагментами, соответствующими ее аминокислотной последовательности. Результаты рекомбинации, прошедшей между генетическим текстом работающего гена и молчащими участками, исследователи считают мутациями, хотя на самом

деле в большинстве случаев появление работоспособной аллели (в том числе обратной мутации), вероятно, связано с перемещением в работающий локус генетического текста старой аллели, хранившейся в недрах генома.

В тех редких случаях, когда пройдя через популяционное «бутылочное горлышко» (вызванное низкой численностью, клональным размножением, гибридизацией или переселением) вид оказывается способным быстро восстановить генетический полиморфизм, он пользуется «архивными копиями» проверенных, когда-то работавших генов.

О перемещении по геному небольших отрезков ДНК и их роли в пополнении генетического полиморфизма думали и писали А. А. Жученко и А. Б. Король, много занимавшиеся изучением «неравного» и «негомологичного» кроссинговера: *«Формально внутригенную рекомбинацию можно рассматривать в качестве высокочастотного процесса генерации новых аллелей, который особенно эффективен при смешении генофондов ранее изолированных популяций».* *«Отличить мутант от кроссовера достаточно трудно, и чем менее родственны скрещиваемые формы, тем вероятнее, что новые морфологические отклонения являются следствием кроссинговера (в том числе внутригенного), а не мутации.»* (Жученко и Король, 1985, с. 11). И далее, с. 14: *«Представления о рекомбинации сильно изменились в последнее десятилетие. Стала очевидной относительность деления процессов генерации наследственной изменчивости на мутации и рекомбинации. <...> Взаимодействие мутаций как источника первичных генетических изменений <...> и рекомбинаций <...> составляет основное содержание процессов генерации изменчивости».*

Совсем недавно с этими аналитическими в своей основе замечаниям мэтров нашей генетики согласились компетентные западные специалисты (Jackson *et al.*, 2005; Schibler *et al.*, 2006). Они находят, что неравный кроссинговер и множественные дубликации могут играть роль в обогащении набора локусов и аллелей (gene innovation).

Гипотеза «библиотеки старых аллелей» упрощает понимание многих общебиологических закономерностей. Еще Симпсон (1948), работавший традиционными методами палеонтологии, установил, что *«млекопитающие характеризуются высокой скоростью эволюции по сравнению с животным миром в целом»* (с. 198), а *«скорость эволюции слонов во много раз превышала скорость эволюции опоссумов»* (с. 106). Позднее было показано, что плацентарные млекопитающие превосходят низкоорганизованных животных по скорости не только анатомической, но и хромосомной эволюции (Wilson *et al.*, 1974; Bengtsson, 1980). Из-за сравнительно крупных размеров многих зверей и птиц их малочисленные популяции должны медленнее, чем дрозофилы, накапливать полиморфизм и развиваться. Тем не менее они эволюционируют быстрее. Возможно, используемый видом генетический полиморфизм старше, чем сам вид. Близкие виды, по существу, используют почти одинаковые «банки» генетической изменчивости. *«Ближайшие генетически линеоны (т.е. виды — С. Г.) характеризуются, следовательно, одинаковыми рядами наследственной внутривидовой изменчивости»* (Vavilov, 1922; цит. по Вавилов, 1935, с. 16).

Уже в те годы Ю. А. Филипченко (1927) благоразумно предлагал отличать *«генотипический параллелизм, обусловленный наличием у родственных видов*

одинаковых генов и сходных биотипов» (цит. по Вавилову, 1935, с. 47) от других форм параллельной изменчивости.

Н. Н. Воронцов позднее писал: «гомологичные гены могут гомологично мутировать» (Воронцов, 1966б, цит. по 2004, с. 111). В настоящее время гомологические ряды изменчивости чаще трактуют как серии параллельных мутаций, независимо возникших внутри каждого вида из одинакового исходного материала, а не как результат прямого наследования одних и тех же аллелей от общего предка. Но какая из двух возможностей больше подходит для объяснения гомологической изменчивости в каждом изученном роде или семействе, до сих пор решить трудно, покуда идентичность похожих аллелей (по синонимичным и другим слабо проявляющимся заменам), используемых близкими видами, не проверена современными методами.

Когда-то зоологи с трудом согласились с тем, что не уклоняющиеся особи, а внешне однородные популяции диких видов нужно считать подлинным хранилищем редких рецессивных и потому невидимых (не проявляющихся в гетерозиготном состоянии) мутаций, которые служат материалом для эволюции. Отрицать значение этого материала теперь — значит в очередной раз отвергать достижения генетики. Эволюционные преобразования ныне стали рассматривать на популяционном уровне, как процесс **появления** новых генов (путем мутации, но чаще путем интрогрессии, внесения из других популяций), их

распространения (увеличения частоты) и **закрепления** (фиксации признака).

Стало ясно, что изоляция не особей и популяции, а геномов обеспечивает независимое существование видов. В отношении двуполых, давно разошедшихся и ныне обитающих совместно, симпатрических видов это — почти одно и то же. Однако, как мы видели, в случае гиногенетических и гибридогенетических (кредитогенетических) видов, у которых изоляция геномов совсем не сопровождается репродуктивной изоляцией особей, самостоятельность вида определяется именно самобытностью генома. Не только клональные, но даже полуклональные виды, в каждом поколении нуждающиеся в скрещивании с предковыми или родственными видами, тем не менее обладают собственным сочетанием генов и признаков, которые определяют место вида в сообществе, как и его требования к абиотическим условиям среды.

Утвердившееся и, наверное, справедливое убеждение в том, что только полиморфная, большая и благодаря этому инертная популяция хранит сложившееся на протяжении многих поколений разнообразие аллелей, что она на основе «старых наработок» (старых апробированных аллелей) приспосабливается к изменениям среды, в корне противоречит признанию эволюционных возможностей клональных популяций. Даже возврат к двуполому размножению не принесет им преимуществ, связанных с половой рекомбинации. Без багажа пресловутых «полезных мутаций» рекомбинация бесполезна. Найти, где хранится и как реализуется этот багаж, нелегко, но беда, по всей видимости, не в том.

При огромном потоке данных, касающихся распределения, колебаний численности, генотипического состава природных популяций, их истории, документированной современными молекулярными методами, уже нельзя сказать, что успехи в этой области сдерживаются недостатком пригодного для анализа материала. Возможно, теперь пониманию препятствуют какие-то привычные, затверженные истины. *«Фактов всегда достаточно — не доста-ет фантазии»* (Блохинцев, 1959).

ЛИТЕРАТУРА

- Айяла Ф. Дж.* [Ayala F. J.], **1980**. Механизмы эволюции. // Журн. Всесоюзн. хим. о-ва. Том 25, № 3. С. 277–294. (Перевод из журнала Scientific American, 1978. Vol. 239. No 3.)
- Алтухов Ю. П.*, **1989**. Генетические процессы в популяциях. — Москва: «Наука». 328 с.
- Алтухов Ю. П.*, **1997**. Вид и видообразование. // Соросовский образовательный журнал, №4. С. 2–10.
- Астауров Б. Л.*, **1936а**. Новые данные по искусственному партеногенезу у тутового шелкопряда. // Докл. АН СССР. Том 2, № 7. С. 277–280, 283–286.
- Астауров Б. Л.*, **1936б**. Искусственный партеногенез и андрогенез у шелковичного червя. // Бюл. Всесоюзн. акад. с.-х. наук, № 12. С. 47–52.
- Астауров Б. Л.*, **1940**. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда (экспериментальное исследование). — Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР. 240 с.
- Астауров Б. Л.*, **1968**. Цитогенетика развития тутового шелкопряда и ее экспериментальный контроль. — Москва: «Наука». 102 с.
- Астауров Б. Л.*, **1969**. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных. // Генетика. Том 5, №7. С. 129–148.
- Астауров Б. Л.*, **1971**. Партеногенез и полиплоидия в эволюции животных. // Природа, 1971, №6. С. 20–28.
- Астауров Б. Л. и Демин Ю. С.*, **1972**. Партеногенез у птиц. // Онтогенез. Том 3, № 2. С. 123–143.
- Астауров Б. Л., Острякова-Варшавер В. П. и Струнников В. А.*, **1958**. Действие высоких температур в эмбриональном развитии тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.). I. Закономерности изменения термочувствительности яиц в период их созревания и оплодотворения в связи с разработкой техники экспериментального андрогенеза. // Действие высоких и низких температур на развитие тутового шелкопряда. (Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР им. А. Н. Северцова. Вып. 21) С. 39–80.

- Банников А. Г., 1969. Жизнь животных. Т. 4, ч. 2. — Москва: «Просвещение». 487 с.
- Берг Л. С., 1947. Об «однополем» размножении у карасей. // Вестник Ленинградского университета, №7. С. 55–59.
- Берг Л. С., 1916. Рыбы пресных вод Российской Империи. — Москва. 563 с.
- Берг Л. С. (ред.), 1949. Промысловые рыбы СССР. Атлас. — Москва: «Пищепромиздат». 787 с.
- Бергер Л., 1976. Является ли прудовая лягушка [ошибка, след. читать «съедобная лягушка»] *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом. // Экология, №2. С. 37–43.
- Бирштейн В. Я., 1987. Цитогенетические и молекулярные аспекты эволюции позвоночных. — Москва: «Наука». 285 с.
- Блохинцев Д. И., 1959. Некоторые вопросы развития современной физики. // Вопросы философии, №10. С. 34.
- Болховских З. В., Гриф В. Г., Захарьева О. И. и Матвеева Т. С., 1969. Хромосомные числа цветковых растений. — Ленинград: «Наука». 927 с.
- Боркин Л. Я., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М. и Цауне И. А., 1987. Полулокальное наследование в гибридном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии. // Докл. АН СССР. Том 295, №5. С. 1261–1264.
- Боркин Л. Я. и Даревский И. С., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. // Журн. общ. биол. Том 41, №4. С. 485–506.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М. и Скоринов Д. В., 2004. О криптических видах (на примере амфибий). // Зоол. журн. Том 83, №8. С. 936–960.
- Бреславец Л. П., 1963. Полиплоидия в природе и опыте. — Москва: Изд-во АН СССР. 364 с.
- Брыков В. А., Апаликова О. В., Елисейкина М. Г. и Ковалев М. Ю., 2005. Изменчивость митохондриальной ДНК у диплоидной и триплоидной форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio*. // Генетика. Том 41, №6. С. 811–816.
- Быстрова В. И. и Миняев Н. А., 1969. Кариологическое изучение популяций *Triglochin maritima* L. и некоторых других галофитов северо-запада европейской части СССР в связи с их географическим распространением. // Вестник Ленинградского университета, №21. С. 59–66.
- Вавилов Н. И., 1935. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Москва–Ленинград: «Сельхозгиз». 56 с. (Перепечатано: Классики советской генетики. Жуковский П. М. (отв. ред.), 1968. — Ленинград: «Наука». С. 9–50.)
- Васецкий С. Г., 1977. Мейотические деления. // Современные проблемы оогенеза. — Москва: «Наука». С. 145–173.

- Васильев В. П., **1985**. Эволюционная карриология рыб. — Москва: «Наука». 300 с.
- Васильев В. П. и Васильева Е. Д., **1982**. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб. // Докл. АН СССР. Том 266, №1. С. 250–252.
- Васильев В. П., Васильева Е. Д. и Осинов А. Г., **1993**. Эволюция диплоидно-триплоидно-тетраплоидного комплекса рода *Cobitis* (Cobitidae). // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. (Тр. Зоол. музея МГУ. Том 30. С. 6–33).
- Васильев В. П., Лебедева Е. Б., Васильева Е. Д. и Рысков А. П., **2007**. Моноклональные и возникающие *de novo* тетраплоидные формы рыб рода *Cobitis* (Cobitidae) из различных клонально-бисексуальных комплексов. // Докл. АН СССР. Том 416, №4. С. 559–562.
- Васильев В. П., Соколов Л. И. и Серебрякова Е. В., **1980**. Кариотип сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены и некоторые вопросы эволюции кариотипов осетрообразных. // Вопр. ихтиологии. Том 20. Вып. 6 (125). С. 814–822.
- Васильева Е. Д., **1999**. Изменчивость черепа костных рыб: эволюционные и таксономические аспекты: автореф. дис. на соиск. уч. ст. докт. биол. наук. — Москва: Изд-во МГУ. 46 с.
- Васильева Е. Д. и Васильев В. П., **2000**. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae). // Вопр. ихтиологии. Том 40. С. 581–592.
- Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Цауне И. А. и Боркин Л. Я., **1988**. Элиминация генома одного из родителей до премейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta*. // Цитология. Том 30, № 6. С. 691–698.
- Воробьева Н. К. и Лазарева М. А., **1997**. Особенности массонакопления разных форм форели при товарном выращивании в прибрежной зоне Белого моря. // Нетрадиционные объекты морского промысла и перспективы их использования. — Мурманск. С. 23–25.
- Воронцов Н. Н., **1966а**. Эволюция кариотипа. // Руководство по цитологии. Том 2. — Москва–Ленинград: «Наука». С. 359–483.
- Воронцов Н. Н., **1966б**. О гомологической изменчивости. // Проблемы кибернетики. Вып. 16. С. 221–229. (Перепечатано: Воронцов, 2004. С. 106–114.)
- Воронцов Н. Н., **1980**. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы. // Журн. Всесоюз. хим. о-ва. Том 25, №3. С. 295–314. (Перепечатано: Воронцов, 2004. С. 33–76.)
- Воронцов Н. Н., **1988**. Макромутации и эволюция: фиксация гольдшмидтовских макромутаций как видовых и родовых признаков. // Генетика. Том 24, №6. С. 1081–1088. (Перепечатано: Воронцов, 2004. С. 81–87.)

- Воронцов Н. Н., 2004. Эволюция, видообразование, система органического мира. — Москва: «Наука». Серия «Избранные труды». 365 с.
- Вульф Е. В., 1937. Полиплоидия и географическое распространение растений. // Успехи совр. биол. Том 7, №2. С. 161–197.
- Гайсинович А. Е., 1935. Вступительная статья и комментарий. // Избранные работы о растительных гибридах. — Москва–Ленинград: Гос. изд-во биол. и мед. литературы. 356 с.
- Гершензон С. М., 1941. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости. // Журн. общ. биол. Том 2, №1. С. 85–107.
- Гершензон С. М., 1974. Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение. // Журн. общ. биол. Том 35, №5. С. 678–684.
- Гершензон С. М., 1983. Основы современной генетики. — Киев: «Наукова думка». 559 с.
- Гиляров М. С., 1982. Экологическое значение партеногенеза. // Успехи современной биологии. Том 93. Вып. 1. С. 10–23.
- Головинская К. А. и Ромашов Д. Д. (при участии Мусселлус В. А.), 1947. Исследование по гиногенезу у серебряного карася. // Тр. Всероссийского НИИ пруд. рыб. хоз-ва. Том 4. С. 73–113.
- Головинская К. А., Ромашов Д. Д. и Черфас Н. Б., 1965. Однополые и двуполые формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch). // Вопросы ихтиологии. Том 5. Вып. 4 (37). С. 614–629.
- Горлов И. П., 1991. Биологический смысл рекомбинации генов. // Успехи современной биологии. Том 3. Вып. 4. С. 532–546.
- Грант В., 1980. Эволюция организмов. — Москва: «Мир». 407 с. (Англ. изд. см. — Grant V., 1977.)
- Грант В., 1984. Видообразование у растений. — Москва: «Мир». 528 с. (Англ. изд. см. — Grant V., 1971, 1981.)
- Грант В., 1991. Эволюционный процесс. — Москва: «Мир». 488 с. (Англ. изд. см. — Grant V., 1985.)
- Гребельный С. Д., 1988. Косвенные доказательства существования в жизненном цикле низших беспозвоночных бесполого «спорносящего» поколения. // Колтун В. М. и Степаньянц С. Д. (ред.) Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. — Ленинград. С. 77–80.
- Гребельный С. Д., 2005. Много ли на свете клональных видов. Часть первая. Отличие клональных форм от обычных двуполых видов. // Журн. зоологии беспозвоночных. Том 2, №1. С. 79–102.
- Гребельный С. Д., 2006а. Много ли на свете клональных видов. Часть вторая. Клонирование в природе, его роль в формировании разнообразия фауны и флоры. // Журн. зоологии беспозвоночных. Том 3, №1. С. 77–109.

- Гребельный С. Д., 20066. Сетчатое видообразование у беспозвоночных и позвоночных животных. // «Проблемы эволюционной морфологии животных.»: Тез. докл. Междунар. конфер., посв. 100-летию со дня рождения академика А. В. Иванова. Изд. ЗИН РАН. — Санкт-Петербург. С. 27–29.
- Гребельный С. Д., 2008. Сетчатое видообразование у беспозвоночных и позвоночных животных. // Тр. Санкт-Петербургского о-ва естествоиспытателей. Том 98. Сер. «Биология». С. 21–37.
- Гродницкий Д. Л., 2002. Две теории биологической эволюции. (Изд. 2-е). — Саратов: «Научная книга», 160 с.
- Даревский И. С., 1958. Естественный партогенез у некоторых подвидов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Eversmann. // Докл. АН СССР (биол. науки). Том 122, №4. С. 730–732.
- Даревский И. С., 1986. Видообразование путем гибридизации у животных. // Зыкова Л. Ю. и Панов Е. Н. (ред.) Методы исследования в экологии и этологии. — Пушино. С. 34–75.
- Даревский И. С., 1995. Эпистандартная эволюция и гибридогенное видообразование у пресмыкающихся. // Журн. общ. биол. Том 56, №3. С. 310–316.
- Даревский И. С. и Даниелян Ф. Д., 1979. Изучение степени генетической однородности однополорого вида скальной ящерицы (*Lacerta unisexualis* Darevsky) методом приживления кожного трансплантата. // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Том 89. С. 65–70.
- Даревский И. С. и Даниелян Ф. Д., 2001. Естественная аллотриплоидия у некоторых видов скальных ящериц Кавказа и вероятное эволюционное значение этого феномена. // Красилов В. А. (ред.) Эволюция, экология, биоразнообразие (Материалы конференции памяти Н. Н. Воронцова). — Москва. С. 131–133.
- Дубинин Н. П., 1931. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции. // Журн. exper. биол. Том 7. Вып. 5–6. С. 463–479.
- Дубинин Н. П. и Ромашиов Д. Д., 1932. Генетическое строение вида и его эволюция. I. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов. // Биол. журн. Том 1. Вып. 5–6. С. 52–95.
- Жимулев И. Ф., 2002. Общая и молекулярная генетика. — Новосибирск: Сибирское университетское изд-во. 458 с.
- Жукова П. Г. и Тихонова А. Д., 1973. Хромосомные числа некоторых видов Чукотки. // Ботан. журн. Том 58, №3. С. 395–402.
- Жуковский П. М., 1971. Эволюционные аспекты полиплоидии растений. // Природа, №6. С. 29–33.
- Жученко А. А. и Король А. Б., 1985. Рекомбинация в эволюции и селекции. — Москва: «Наука». 400 с.
- Инге-Вечтомов С. Г., 1989. Генетика с основами селекции. — Москва: «Высшая школа». 591 с.

- Кайданов Л. З., 1996. Генетика популяций. — Москва: «Высшая школа». 320 с.
- Карпеченко Г. Д., 1927. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Том 17. Вып. 3. С. 306–408. (Перепечатано: Жуковский П. М. (отв. ред.), 1968. Классики советской генетики. — Ленинград: «Наука». С. 461–511.)
- Карпеченко Г. Д., 1935. Теория отдаленной гибридизации. — Москва–Ленинград: «Сельхозгиз». 64 с.
- Кикнадзе И. И. и Высоцкая Л. В., 1975. Микроскопическая морфология мейоза и его модификаций. // Хвостова В. В. и Богданов Ю. Ф. (ред.), 1975. Цитология и генетика мейоза. — Москва: «Наука». С. 15–41.
- Кирпичников В. С., 1987. Генетика и селекция рыб. (2-е изд.) — Ленинград: «Наука». 520 с.
- Кольцов Н. К., 1929. Физико-химические основы морфологии. // Новейшие течения научной мысли, № 12. (Перепечатано: Классики советской генетики — Ленинград: «Наука». 1968. С. 85–92.)
- Кольцов Н. К., 1932. Искусственный партеногенез у шелковичного червя. // Проблемы животноводства, № 4. С. 55–64.
- Кольцов Н. К., 1935. Наследственные молекулы. // Журн. «Наука и жизнь». Вып. 5 и 6. (Перепечатано: Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, 1965. Том 70, отд. биол. Вып. 4. С. 75–104; и в кн.: Классики советской генетики. — Ленинград: «Наука». 1968. С. 93–119)
- Кольцов Н. К., 1936. Организация клетки. — Москва–Ленинград. 652 с.
- Коротяев Б. А., 1997. Обзор жуков-долгоносиков рода *Coeliodes* Schoenh. (Coleoptera, Curculionidae) фауны Дальнего Востока. // Энтомологическое обозрение. Том 76, №3. С. 613–630. (Англ. перевод — Entomol. Review, 1997. Vol. 77. No. 8. P. 960–975.)
- Коротяев Б. А., 2000. О необычно высоком разнообразии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) в степных сообществах Северного Кавказа. // Зоол. журн. Том 79, №2. С. 242–246.
- Коротяев Б. А. и Мелешко Ж. Е., 1995. Особенности распространения партеногенетических долгоносиков на примере *Polydrusus inustus* Germ. и *P. pilifer* Hochh. (Coleoptera, Curculionidae). // Фауна и систематика. (Тр. Зоол. музея Белорусского ун-та. Вып. 1). — Минск: «Навука і тэхніка». С. 213–227.
- Корочкин Л. И., 1999. Клонирование животных. // Соросовский образовательный журнал, №4. С. 10–16.
- Кутикова Л. А., 1971. Беллоидные коловратки фауны России.— Москва: Товарищество научных изданий «КМК». 315 с.

- Кушев В. В., 1971. Механизмы генетической рекомбинации.— Ленинград: «Наука». 247 с.
- Кэйн А., 1958. Вид и его эволюция.— Москва: Изд-во иностр. лит-ры. 244 с. (Англ. изд. — Cain, 1954).
- Лабас Ю. А. и Хлебович В. В., 1976. «Фенотипическое окно» генома и прогрессивная эволюция. // Солонотная адаптация водных организмов. — Ленинград: Изд. ЗИН РАН. С. 4–25.
- Лада Г. А., 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему. // Колонтаев В. М., Кириченко Л. М. и Лада Г. А. (ред.) Флора и фауна Черноземья. — Тамбов. С. 88–109.
- Лебедева Е. Б., 2007. Структура и распространение клонально-бисексуальных комплексов рыб р. *Cobitis* (Cobitidae): автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. — Москва. 25 с.
- Левонтин Р., 1978. Генетические основы эволюции. — Москва: «Мир». 351 с. (Англ. изд. — Lewontin R. C., 1974).
- Лобашев М. Е., 1963 (1967, изд. 2-е. 751 с.). Генетика. — Ленинград: Изд-во ЛГУ. 478 с.
- Магешвари П., 1954. Эмбриология покрытосеменных. — Москва: Изд-во иностр. лит-ры. 440 с. (Англ. изд. — Maheshwari P., 1950).
- Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов. — Москва: Гос. изд-во иностр. лит-ры. 504 с. (Англ. изд. — Mayr E., 1942).
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. — Москва: «Мир». 597 с. (Англ. изд. — Mayr E., 1965).
- Майр Э., 1974. Популяции, виды и эволюция. — Москва: «Мир». 460 с. (Англ. изд. — Mayr E., 1970).
- Маркевич Г. И., 1993. Эволюция коловраток и проблема их положения в системе Metazoa. Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция // Труды ИБВВ. Вып. 68 (71). С. 3–52.
- Митрофанов Ю. А., Ивановский Ю. А., Лесникова Л. Н. и Макарычева А. М., 1982. Числа хромосом и кариотипы некоторых популяций *Artemia salina*. // Цитология и генетика. Том 16, №4. С. 11–14.
- Мэйнард-Смит Дж., 1981. Эволюция полового размножения. — Москва: «Мир». 271 с. (Англ. изд. — Maynard Smith J., 1978).
- Мясоедов С. В., 1935. Явления размножения и пола в органическом мире. — Томск: «Сибирская научная мысль». 499 с.
- Оно С., 1973. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. — Москва: «Мир». 227 с. (Англ. изд. — Ohno S, 1970).
- Петров Д. Ф., 1988. Апомиксис в природе и опыте. — Новосибирск: «Наука» (Сиб. отд.) 214 с.
- Петровский В. В. и Жукова П. Г., 1983. Полиплоиды и диплоиды во флоре сосудистых растений острова Врангеля. // Ботан. журн. Том 68, №6. С. 749–760.

- Побережный Е. С., Островская Р. М. и Петренко Н. К., 1988. Полиплоидия у байкальских моллюсков рода *Benedictia* (Gastropoda, Prosobranchia). // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. — Иркутск. С. 114–121.
- Поддубная-Арнольди В. А., 1964. Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Москва: «Наука». 482 с.
- Разживин В. Ю., 1984. Анализ нивального флороценотического комплекса Чукотской гундры. // Ботан. журн. Том 69, №8. С. 1001–1010.
- Райков И. Б., 1975. Проблема происхождения и эволюции мейоза. // Хвостова В. В. и Богданов Ю. Ф. (ред.) Цитология и генетика мейоза. — Москва: «Наука». С. 344–371.
- Ромашов Д. Д., 1931. Об условиях «равновесия» в популяции. // Журн. экперим. биол., серия А. Том 7. Вып. 4. С. 442–454.
- Рувинский А. О., 1991. Пол, мейоз и прогрессивная эволюция. // Проблемы генетики и теории эволюции. — Новосибирск. С. 214–228.
- Самовар А. Г., 1992. Происхождение полового процесса и эукариот — взаимосвязанные проблемы? // Журн. эвол. биохим. и физиол. Том 28, №1. С. 91–112.
- Северцов А. Н., 1934 (Изд. 2-е). Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. — Москва-Ленинград: Гос. изд-во биол. и мед. лит.-ры. 150 с.
- Семенов В. И., 1975. Мейоз у автополиплоидов. // Хвостова В. В. и Богданов Ю. Ф. (ред.) Цитология и генетика мейоза. — Москва. С. 263–291.
- Серебровский А. С., 1935. Гибридизация животных. — Москва — Ленинград: гос. изд-во биол. и мед. лит.-ры. 290 с.
- Серебровский А. С., 1938. Гены *scute* и *achaete* у *Drosophila melanogaster* и гипотеза их дивергенции. // Доклады АН СССР. Том 19. С. 77–81.
- Симпсон Дж. Г., 1948. Темпы и формы эволюции. — Москва: Гос. изд-во иностр. лит.-ры. 358 с. (Англ. издание — Simpson G. G., 1944).
- Ситникова Т. Я., Островская Р. М., Побережный Е. С. и Козлова С. А., 1991. Новые результаты исследования полиплоидии у байкальских эндемичных моллюсков рода *Benedictia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Benedictiidae). // Линевиц А. А. и Афанасьева Э. Л. (ред.) Морфология и эволюция беспозвоночных. — Новосибирск: «Наука». С. 266–281.
- Скворцов А. К., 1974. Избыточность генетической информации и эволюционный процесс. // Природа, №8. С. 26–29.
- Слынько Ю. В., 2000. Система размножения межродовых гибридов плотвы (*Rutilus rutilus* L.), леща (*Abramis brama* L.) и синца (*Abramis ballerus* L.) (Leuciscinae: Cyprinidae); автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. — Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУ. 18 с.

- Сойфер В. Н., 2002 (изд. 4-е). Власть и наука. Разгром коммунистами генетики в СССР. — Москва: «ЧеРо». 1021 с.
- Соколов И. И., 1966. Цитологические основы полового размножения многоклеточных животных. // Руководство по цитологии. — Москва – Ленинград: «Наука». Том 2. С. 391–460.
- Соколовская А. П. и Пробатова Н. С., 1977. О наименьшем числе хромосом ($2N=4$) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (Roaceae). // Ботан. журн. Том 62, №2. С. 241–245.
- Соколовская А. П., 1982. Полиплоидия среди цветковых растений разных ландшафтов СССР. // Труды Лен. о-ва естествоиспытателей. Том 75. Вып. 3. 126 с.
- Стрелкова О. С., 1938. Кариосистематический очерк рода *Alopecurus*. // Труды Петергофского биол. ин-та, №16. С. 135–153.
- Струнников В. А., 1958. Получение двухотцовских андрогенетических гибридов у тутового шелкопряда. // Докл. АН СССР. Том 122, №3. С. 516–519.
- Струнников В. А., 1975. Искусственный мейотический партеногенез у тутового шелкопряда и его научное значение. // Бюл. Московского о-ва испытателей природы. Отд. биол. Том 80 (4). С. 14–30.
- Струнников В. А., 1987. Генетические методы селекции и регуляции пола у тутового шелкопряда. — Москва: «Агропромиздат». 326 с.
- Струнников В. А., 1994. Природа гетерозиса и новые методы его повышения. — Москва: «Наука». 108 с.
- Суомалайнен Е., Саура А. и Локки Ю., 1977. Полиморфизм генов и эволюция партеногенетических насекомых. // Проблемы экспериментальной биологии. — Москва: «Наука». С. 7–20.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н.Н. и Яблоков А. В., 1969. Краткий очерк теории эволюции. — Москва: «Наука». 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. и Готов Н. В., 1973. Очерк учения о популяции. — Москва: «Наука». 277 с.
- Тиходеёв О. Н., 2005. Молекулярные механизмы макроэволюции. // Журн. общ. биол. Том 66, №1. С. 13–27.
- Тихомиров А. А., 1903. Искусственный партеногенез у шелковичного червя. // Изв. Комитета шелководства Московского о-ва сельск. хоз-ва. Том 1. Вып. 10.
- Федченко Б. А., 1934. Семейство Ситниковидные – Juncaginaceae Lindl. Флора СССР. Т. 1. — Ленинград: Изд-во АН СССР. С. 275–278.
- Хесин Р. Б., 1984. Непостоянство генома. — Москва: «Наука». 472 с.
- Хлебович В. В., 1999. Адаптивные нормы и генетические триады. // Эволюционная биология: история и теория. — Санкт-Петербург: Изд. СПбФИИЕТ. С. 93–101.
- Хлебович В. В., 2002. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Успехи соврем. биол. Том 122, №1. С. 16–25.

- Цауне И. А., 1987. Систематика и распространение гибридогенного комплекса *Rana esculenta* на территории Латвийской ССР: автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. — Ленинград. 16 с.
- Цвелев Н. Н., 1972. О значении гибридационных вопросов в эволюции злаков. (Poaceae). // История флоры и растительности Евразии. — Ленинград. С. 5–16.
- Цвелев Н. Н., 1975. О возможности деспециализации путем гибридазации на примере эволюции трибы Triticeae семейства злаков (Poaceae). // Журн. общей биологии. Том 36, №1. С. 90–99.
- Цвелев Н. Н., 1995. Вид как один из таксонов. // Бюл. Московского о-ва испытателей природы. Отд. биол. Том 100. Вып. 5. С. 62–68. (Перепечатано: см. Цвелев, 2005. С. 52–59.)
- Цвелев Н. Н., 2005. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. — Москва – Санкт-Петербург: Товарищество научных изданий «КМК». 407 с.
- Цвелев Н. Н. и Жукова П. Г., 1974. О наименьшем основном числе хромосом в сем. Poaceae. // Ботан. журн. Том 59, №2. С. 265–269.
- Черфас Н. Б., 1966а. Естественная триплоидия у самок однополрой формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* B.). // Генетика. Том 2, №5. С. 16–24.
- Черфас Н. Б., 1966б. Анализ мейоза у однополых и двуполых форм серебряного карася. // Труды Всесоюзного НИИ прудового рыбного хозяйства. Том 14. С. 63–82.
- Черфас Н. Б., 1987. Гиногенез у рыб. // Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. (2-е изд.) — Ленинград: «Наука». С. 309–335.
- Четвериков С. С., 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. // Журн. экспер. биол. Сер. А. Том 2. Вып. 1 и 4. С. 3–54. • Перепечатано: Четвериков С. С., 1965. // Бюл. Московского общ-ва испытателей природы, отд. биол. Том 70(4). • Перепечатано: Четвериков С. С., 1968. // Жуковский П. М. (ред.). Классики советской генетики. — Ленинград: «Наука». С. 133–170. • Перепечатано: Четвериков С. С., 1983. Проблемы общей биологии и генетики. (с добавлением главы 5 «Экспериментальное исследование геновариаций, скрытых в популяциях») — Новосибирск: «Наука». С. 219–226.
- Шапошников Г. Х., 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и проблема вида. // Энтомол. обозрение. Том 45. Вып. 1. С. 3–35.
- Шапошников Г. Х., 1978. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биол. Том 39, №1. С. 15–33.
- Шкутина Ф. М., 1975. Мейоз у отдаленных гибридов и амфидиплоидов. // Хвостова В. В. и Богданов Ю. Ф. (ред.). Цитология и генетика мейоза. — Москва. С. 292–311.

- Шмальгаузен И. И., 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. — Москва – Ленинград: Изд-во АН СССР. 231 с.
- Яковлев В. Н. и Слынько Ю. В., 1998. Гаметическая сегрегация геномов у межродовых гибридов карповых рыб. // Докл. АН СССР. Том 358, №5. С. 716–718.
- Adams K. L. and Wendel J. F., 2005a. Polyploidy and genome evolution in plants. // Current Opinion in Plant Biology. Vol. 8. P. 135–141.
- Adams K. L. and Wendel J. F., 2005b. Novel patterns of gene expression in polyploid plants. // Trends Genet. Vol. 21. P. 539–543.
- Adams K. L., Cronn R., Percifield R. and Wendel J. F., 2003. Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organ-specific reciprocal silencing. // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). Vol. 100. P. 4649–4654.
- Ainouche M. L., Baumel A. and Salmon A., 2004. *Spartina anglica* C. E. Hubbard: a natural model system for analysing early evolutionary changes that affect allopolyploid genomes. // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 82. P. 475–484.
- Alekseev V. and Lampert W., 2001. Maternal control of resting-egg production in *Daphnia*. // Nature. Vol. 414. P. 899–901.
- Allendorf F. W. and Thorgaard G. H., 1984. Evolutionary genetics of fishes. New York–London: Plenum Press. 154 p.
- Alves M. J., Coelho M. M., Próspero M. I. and Collares-Pereira M. J., 1999. Production of fertile unreduced sperm by hybrid males of the *Rutilus alburnoides* Complex (Teleostei, Cyprinidae): An Alternative Route to Genome Tetraploidization in Unisexuales. // Genetics. Vol. 151. P. 277–283.
- Angus R. A. and Schultz R. J., 1979. Clonal diversity in the unisexual fish *Poeciliopsis monacha-lucida*: a tissue graft analysis. // Evolution. Vol. 33. No. 1. P. 27–40.
- Arnold M. L., 1992. Natural hybridization as evolutionary process. // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 23. P. 237–261.
- Arnold M. L., 1994. Natural hybridization and Louisiana Irises. // BioScience. Vol. 44. No. 3. P. 141–147.
- Astaurov B. L., 1969. Experimental polyploidy in animals. // Ann. Rev. Genet. Vol. 3. P. 99–126.
- Atkin N. B. and Ohno S., 1967. DNA values of four primitive chordates. // Chromosoma. Vol. 23. P. 10–13.
- Attardi G., 1985. Animal mitochondrial DNA: an extreme of genetic economy. // Int. Rev. Cytol. Vol. 93. P. 93–145.
- Avise J. C., Quattro J. M. & Vrijenhoek R. C., 1992. Molecular clones within organismal clones: mitochondrial DNA phylogenies and the evolutionary histories of unisexual vertebrates. // Hecht M. K. et al. (Eds.) Evolutionary Biology. New York: Plenum Press. P. 225–246.

- Ayre D. J. and Resing J. M., **1986**. Sexual and asexual production of planulae in reef corals. // *Marine Biology*. Vol. 90. P. 187–190.
- Ayre D. J., **1982**. Inter-genotype aggression in the solitary sea anemone *Actinia tenebrosa*. // *Marine Biology*. Vol. 68. No. 2. P. 199–205.
- Ayre D. J., **1983**. The effects of asexual reproduction and inter-genotypic aggression on the genotypic structure of populations of the sea anemone *Actinia tenebrosa*. // *Oecologia*. Vol. 7. No. 1–2. P. 158–165.
- Babcock E. B. and Stebbins G. L., **1938**. The American species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. // *Carnegie Inst. Washington Publ.* No. 504. P. 1–199.
- Bailey J. A. and Eichler E. E., **2006**. Primate segmental duplications: crucibles of evolution, diversity and disease. // *Nature Reviews Genetics*. Vol. 7. P. 552–564.
- Baker H. G., **1959**. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. // *Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol.* Vol. 24. P. 177–191.
- Barigozzi C., **1944**. I fenomeni cromosomici delle cellule germinali in *Artemia salina* Leach. // *Chromosoma*. T. 2. P. 549–575.
- Beaton M. J. and Hebert P. D. N., **1988**. Geographical parthenogenesis and polyploidy in *Daphnia pulex*. // *Amer. Naturalist*. Vol. 132. P. 837–845.
- Beatty R. A., **1957**. Parthenogenesis and polyploidy in mammalian development. // *Cambridge Monographs in Exp. Biol.* No. 7. Cambridge Univ. Press. 132 p.
- Beçak M. L. and Kobashi L. S., **2004**. Evolution by polyploidy and gene regulation in Anura. // *Genet. Mol. Res.* Vol. 3. No. 2. P. 195–212.
- Beçak M. L., Beçak W. and Rabello M. N., **1966**. Cytological evidence of constant tetraploidy in the bisexual South American frog *Odontophrynus americanus*. // *Chromosoma*. Vol. 19. P. 188–193.
- Beçak M. L., Beçak W. and Rabello M. N., **1967a**. Further studies on polyploid amphibians (Ceratophryidae). I. Mitotic and meiotic aspects. // *Chromosoma*. Vol. 22. P. 192–201.
- Beçak W., Beçak M. L., Lavalle D. and Schreiber G., **1967b**. Further studies on polyploid amphibians (Ceratophryidae). II. DNA content and nuclear volume. // *Chromosoma*. Vol. 23. P. 14.
- Benazzi M., **1949**. Ricerche genetico-sistematiche sue tricladi. // *Ricerca Sci.* Vol. 19 (Suppl.). P. 1–8.
- Benazzi M., **1957**. Considerazioni sulla evoluzione cromosomica negli animali. // *Boll. Zool.* Vol. 24. P. 373–409.
- Bengtsson B. O., **1980**. Rates of karyotype evolution in placental mammals. // *Hereditas*. Vol. 92. P. 37–47.
- Berger L., **1967**. Embryonic and larval development of F_1 generation of green frogs different combinations. // *Acta Zoologica Cracoviensia*. Krakow. Vol. 12. No. 7. P. 123–160.

- Berger L., **1968**. Morphology of the *F* generation of various crosses within *Rana esculenta* complex. // *Acta Zoologica Cracoviensia*, Krakow. Vol. 13. P. 301–324.
- Berger L. and Berger W. A., **1992**. Progeny of water frog populations in central Poland. // *Amphibia–Reptilia*. Vol. 13. No. 2. P. 135–146.
- Bergerard J. et Seugé J., **1959**. La parthénogenèse accidentelle chez *Locusta migratoria* L. // *Bull. Biol. De la France et de la Belgique*. Paris. T. 43, fasc. 1. P. 18–37.
- Bertolani, R., Manicardi G. C., Rebecchi L., Garagna S. et Redi C. A., **1988**. Valutazione del “genome size” in *Macrobiotus pseudohufelandi* (Tardigrada). // *Boll. zool. ital.* T. 55. P. 43.
- Black R. and Johnson M. S., **1979**. Asexual viviparity and population genetics of *Actinia tenebrosa*. // *Mar. Biol.* Vol. 53. P. 27–31.
- Bogart J. P. and Licht L. E., **1986**. Reproduction and the origin of polyploids in hybrid salamanders of the genus *Ambystoma*. // *Canad. J. Genet. Cytol.* Vol. 28. P. 605–617.
- Bogart J. P., Licht L. E., Oldham M. J., and Garbyshire S. J., **1985**. Electrophoretic identification of *Ambystoma laterale* and *Ambystoma texanum* as well as their diploid and triploid interspecific hybrids (Amphibia: Caudata) on Pelee Island, Ontario. // *Canad. J. Zool.* Vol. 63. P. 340–347.
- Bogart J. P., Lowcock L. A., Zeyl C. W. and Mable B. K., **1987**. Genome constitution and reproductive biology of hybrid salamanders, genus *Ambystoma*, on Kelleys Island in Lake Erie. // *Canad. J. Zool.* Vol. 65. P. 2188–2201.
- Borkin L. J., Caune I. A., Pisanetz E. M., Rozanov Yu. M., **1986**. Karyotype and genome size in the *Bufo viridis* group. // Roček Z. (Ed.) *Studies in Herpetology*. Proc. Europ. Herpet. Meeting. Prague: Charles Univ. P. 137–141.
- Bournier A., **1956**. Contribution à l'étude de la parthénogénèse des Thysanoptères et de sa cytologie. // *Arch. Zool. Exp. Gén.* T. 93. P. 219–317.
- Brochmann C., Brysting A. K., Alsos I. G., Borgen L., Grundt H. H., Scheen A.-C. and Elven R., **2004**. Polyploidy in arctic plants. // *Biol. Journ. Linn. Soc.* Vol. 82. P. 521–536.
- Bromham L., Eyre-Walker A., Smith N. H. and Maynard-Smith J., **2003**. Mitochondrial Steve: paternal inheritance of mitochondria in humans. // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 18. No. 1. P. 2–4.
- Brown D. S. and Wright C. A., **1972**. On a polyploid complex of freshwater snails (Planorbidae: *Bulinus*) in Ethiopia. // *Journ. Zool.* Vol. 167. P. 97–132.
- Browne R. A., **1992**. Population genetics and ecology of *Artemia*: insight into parthenogenetic reproduction. // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 7. P. 232–237.

- Bullini L.*, **1994**. Origin and evolution of animal hybrid species. // *Tree*. Vol. 9. No. 11. P. 422–426.
- Buss E. G.*, **1989**. Genetics of turkeys: origin and development. // *World-Poultry Sci. Journ.* Vol. 45. P. 28–52.
- Cain A. J.*, **1954**. Animal species and their evolution. London: Hutchinson's Univ. 190 p. (Русск. изд. — Кэйн А., 1958).
- Cain S. A.*, **1944**. Foundations of plant geography. New York–London: Harper & Brothers. XIV + 556 p.
- Carson H. L.*, **1957**. The species as a field for gene recombination. // *The species problem*. Amer. Assoc. Adv. Sci. Washington. P. 23–37.
- Carson H. L.*, **1967**. Selection for parthenogenesis in *Drosophila mercatorum*. // *Genetics*. Vol. 55. P. 157–171.
- Carson H. L.*, **1975**. The genetics of speciation at the diploid level. // *Amer. Naturalist*. Vol. 109. No. 965. P. 83–92.
- Carson H. L.*, *Wei I. V.* and *Niederhorn J. A.*, **1969**. Isogenicity in parthenogenetic strains of *Drosophila mercatorum*. // *Genetics*. Vol. 63. P. 619–628.
- Carvalho G. R.*, **1987**. The clonal ecology of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera). II. Thermal differentiation among seasonal clones. // *Journ. of Animal Ecology*. Vol. 56. P. 469–478.
- Carvalho G. R.* and *Crisp D. J.*, **1987**. The clonal ecology of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera). I. Temporal changes in the clonal structure of a natural population. // *Journ. of Animal Ecology*. Vol. 56. P. 453–468.
- Chapman M. A.* and *Burke J. M.*, **2007**. Genetic divergence and hybrid speciation. // *Evolution*. Vol. 61. P. 1773–1780.
- Chapman D. D.*, *Shivji M. S.*, *Louis E.*, *Sommer J.*, *Fletcher H.* and *Prodöhl P. A.*, **2007**. Virgin birth in a hammerhead shark. // *Biol. Letters* (Evolutionary biology) [published online, doi:10.1098/rsbl.2007.0189]. P. 1–3.
- Christiansen B.*, and *O'Connor F. B.*, **1958**. Pseudofertilization in the genus *Lumbricillus* (Enchytraeidae). // *Nature*. Vol. 181. P. 1085–1086.
- Cimino M. C.*, **1972a**. Egg-production, polyploidization and evolution in a diploid all-female fish of the genus *Poeciliopsis*. // *Evolution*. Vol. 26. No. 2. P. 294–306.
- Cimino M. C.*, **1972b**. Meiosis in triploid all-female fish (*Poeciliopsis*, Poeciliidae). // *Science*. Vol. 175. No. 4029. P. 1484–1485.
- Clausen J.*, *Keck D. D.*, and *Hiesey W. M.*, **1945**. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopolyploidy, with examples from the Madiinae. Carnegie Inst. Washington Publ. 564 p.
- Cleland R. E.*, **1923**. Chromosome arrangements during meiosis in certain *Oenothera*. // *Amer. Naturalist*. Vol. 57. P. 562–566.
- Cleland R. E.*, **1972**. *Oenothera*: Cytogenetics and Evolution. Academic Press. New York.

- Coates K. A., **1995**. Widespread polyploid forms of *Lumbricillus lineatus* (Mueller) (Enchytraeidae: Oligochaeta): comments on polyploidism in the enchytraeids. // *Canad. Journ. Zool.* Vol. 73. P. 1727–1734.
- Collares-Pereira M. J., **1985**. The “*Rutilus alburnoides* (Steindachner, 1866) complex” (Pisces, Cyprinidae). II. First data on the karyology of a well-established diploid-triploid group. // *Arq. Mus. Boc. Ser. A.* Vol. 3. No. 5. P. 69–89.
- Comai L., Tyagi A., Winter K., Holmes-Davis R., Reynolds S., Stevens Y. and Byers B., **2000**. Phenotypic instability and rapid gene silencing in newly formed *Arabidopsis* allotetraploids. // *Plant Cell.* Vol. 12. P. 1551–1567.
- Comrie L. C., **1938**. Biological and cytological observations on tenthredinid parthenogenesis. // *Nature.* Vol. 142. P. 877–878.
- Crisp D. J., Burfitt A., Rodrigues K. and Budd M. D., **1983**. *Lasea rubra*: an apomictic bivalve. // *Mar. Biol. Lett.* Vol. 4. P. 127–136.
- Crisp D. J. and Standen A., **1988**. *Lasaea rubra* (Montagu) (Bivalvia: Ericinacea), an apomictic crevice-living bivalve with clones separated by tidal level preference. // *Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 117. P. 27–45.
- Crosland M. W. J. and Crozier R. H., **1986**. *Myrmecia pilosula*, an ant with only one pair of chromosomes. // *Science.* Vol. 231. P. 1278.
- Crozier R. H., Dobric N., Imai H. T., Graur D., Cornuet J. M. and Taylor R. W., **1995**. Mitochondrial-DNA sequence evidence on the phylogeny of Australian Jack-Jumper ants of the *Myrmecia pilosula* complex. // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 4. P. 20–30.
- Cuellar O., **1971** Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens*. // *Journ. Morphol.* Vol. 133. P. 139–166.
- Cuellar O., **1974**. The origin of parthenogenesis in vertebrates: the cytogenetic factors. // *Amer. Natur.* Vol. 108. P. 625–648.
- Cuellar O., **1976**. Interclonal histocompatibility in a parthenogenetic lizard: Evidence of genetic homogeneity. // *Science.* Vol. 193. P. 150–153.
- Cuellar O., **1977**. Genetic homogeneity and speciation in the parthenogenetic lizards *Cnemidophorus velox* and *C. neomexicanus*: Evidence from intraspecific histocompatibility. // *Evolution.* Vol. 31. P. 24–31.
- Cuellar O., **1987**. The evolution of parthenogenesis: a historical perspective. // Moens P. B. (Ed.) *Meiosis*. Academic Press. Inc. New York. P. 43–104.
- Cuellar O., **1994**. Biogeography of parthenogenetic animals. // *Biogeographica.* Vol. 70. No. 1. P. 1–13.
- Cuellar O. and Kluge A. G., **1972**. Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris*. // *Journ. Genet.* Vol. 61. P. 14–26.
- Dahm A. G., **1958**. Taxonomy and ecology of five species groups in the family Planariidae. // *Akad. avhandl. Univ. Lund. (Malmö, Sweden, Nya Litografen).* 241 p.

- Darevsky I. S., **1992**. Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles. // Alder K. (ed.) Herpetology: Current Research on the Biology of Amphibians and Reptiles. Proceedings of the First World Congress of Herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Oxford (Ohio). P. 21–39.
- Darevsky I. S. and Danielyan F. D., **1968**. Diploid and triploid progeny arising from natural mating of parthenogenetic *Lacerta armeniaca* and *Lacerta unisexualis* with bisexual *Lacerta saxicola valentini*. // Journ. of Herpetology. Vol. 2. P. 3–5.
- Darevsky I. S. und Kulikowa V. N., **1961**. Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der Kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann). // Zool. Jahrb. Syst. Bd 89. S. 119–176.
- Darevsky I. S., and Kupriyanova L. A., **1993**. Two new all-female lizard species of the genus *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Thailand and Vietnam (Squamata: Sauria: Uromastycinae). // Herpetozoa. Bd 6. Heft 1/2. S. 3–20.
- Darevsky I. S., Kupriyanova L. A., and Uzzell T., **1985**. Parthenogenesis in Reptiles. // Gans C. and Billet F. (Eds.) Biology of the Reptilia. Vol. 15 (Development, B), New York: John Wiley. P. 412–526.
- Darlington C. D., **1929**. Meiosis in polyploids. Part II. Aneuploid hyacinths. // Journ. Genetics. Vol. 21. No. 1. P. 17–56.
- Darlington, C. D., **1937**. The biology of crossing-over. // Nature. Vol. 140. P. 759–761.
- Darlington C. D., **1939** (1st ed., reprinted in 1946; 2nd ed. 1958). The evolution of genetic systems. Cambridge University Press. Cambridge. 151 p. (2nd ed., Basic Books. New York. 365 p.)
- Darlington C. D., **1953**. Polyploidy in animals. // Nature (London). Vol. 171. P. 191–194.
- Dawley R. M., **1989**. An introduction to unisexual vertebrates. // Dawley R. M., and Bogart J. P. (Eds.) Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Bulletin 466. New York State Museum. Albany. New York. P. 1–18.
- Dawley R. M. and Goddard K. A., **1988**. Diploid-triploid mosaics among unisexual hybrids of the minnows *Phoxinus eos* and *Phoxinus neogaeus*. // Evolution. Vol. 42. P. 649–659.
- Dawley R. M., Schultz R. J. and Goddard K. A., **1987**. Clonal reproduction and polyploidy in unisexual hybrids of *Phoxinus eos* and *Phoxinus neogaeus* (Pisces; Cyprinidae). // Copeia. No. 2. P. 275–283.
- Dawson G. W. P., **1962**. An introduction to the cytogenetics of polyploids. Oxford–Dublin: Blackwell. 96 p.
- Deng, H.-W. and Lynch M., **1996**. Change of genetic architecture in response to sex. // Genetics. Vol. 143. No. 1. P. 203–212.
- Denis E. S., Peacock W. J., White M. J. D., Appels R. and Contreras N., **1981**. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* and its bisexual relatives. VII. Evidence from repeated DNA sequences for dual origin of *W. virgo*. // Chromosoma. Vol. 82. P. 453–469.

- Densmore L. D., Moritz C., Wright J. W., Brown W. M., 1989a.* Mitochondrial DNA analyses and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). IV. Nine *sexlineatus*-group unisexuals. // *Evolution*. Vol. 43. P. 969–983.
- Densmore L. D., Wright J. W., Brown W. M., 1989b.* Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). II. *C. neomexicanus* and *C. tessellatus* complex. // *Evolution*. Vol. 43. P. 943–957.
- Dessauer H. C. and Cole C. J., 1989.* Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. // Dawley R. M. and Bogart J. P. (Eds.) *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Bulletin 466. New York State Museum/ Albany. New York. P. 49–71.
- Dingercus G. and Howell W. M., 1976.* Karyotypic analysis and evidence of tetraploidy in the North American paddlefish, *Polyodon spathula*. // *Science*. Vol. 194. P. 842–844.
- Dillon N. and Festenstein R., 2002.* Unravelling heterochromatin: competition between positive and negative factors regulates accessibility. // *Trends Genet.* Vol. 18. P. 252–258.
- Dingercus G. and Howell W. M., 1976.* Karyotypic analysis and evidence of tetraploidy in the North American paddlefish, *Polyodon spathula*. // *Science*. Vol. 194. P. 842–844.
- Dobzhansky Th., 1935.* A critique of the species concept in biology. // *Philosophy of Science*. Vol. 2. P. 344–355.
- Dobzhansky Th., 1937* (1st ed.) 364 p.; 1941 (2nd ed.) 446 p.; 1951 (3rd ed.). *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- Dobzhansky Th., 1955.* A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. // *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology*. Vol. 20. P. 1–15.
- Donoghue P. C. J. and Purnell M. A., 2005.* Genome duplication, extinction and vertebrate evolution. // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 20. P. 312–319.
- Downs F. L., 1978.* Unisexual *Ambystoma* from the Bass Islands of Lake Erie. // *Occas. Papers Mus. Zool. Univ. Michigan*. No. 685. P. 1–36.
- Dubach J., Sajewicz A., and Pawley R., 1997.* Parthenogenesis in the Arafuran filesnake (*Acrochordus arafurae*). // *Herpetological Natural History (International Herpetological Symposium)*. Vol. 5. P. 11–18.
- Dufresne F. and Hebert P. D. N., 1994.* Hybridization and origin of polyploidy. // *Proc. Royal Soc. London. Ser. B*. Vol. 258. P. 141–146.
- Echelle A. A., and Mosier D. T., 1981.* All-female fish: a cryptic species of *Menidia* (Atherinidae). // *Science*. Vol. 212. No. 4501. P. 1411–1413.
- Echelle A. A., and Mosier D. T., 1982.* *Menidia clarkhubbsi* n. sp. (Pisces: Atherinidae) an all-female species. // *Copeia*. No. 3. P. 533–540.

- Echelle A. A., Echelle A. F. and Crozier C. D., 1983.* Evolution of an all-female fish, *Menidia clarkhubbsi* (Atherinidae). // Evolution. Vol. 37. No. 4. P. 772–784.
- Ehrendorfer F., 1965.* Dispersal mechanisms, genetic systems, and colonizing abilities in some flowering plant families. // Baker H. G., and Stebbins G. L. (Eds.) The genetics of colonizing species. Academic Press. New York. P. 331–352.
- Ehrendorfer F., 1980.* Polyploidy and distribution. // Lewis W. H. (Ed.) Polyploidy; Biological relevance. Plenum Press. New York & London.
- Elder J. F. and Schlosser I. J., 1995.* Extreme clonal uniformity of *Phoxinus eos/neogaeus* gynogens (Pisces: Cyprinidae) among variable habitats in northern Minnesota beaver ponds. // Proc. Nat. Acad. Sci. (Washington). Vol. 92. P. 5001–5005.
- Enghoff H., 1975.* Notes on *Lamyctes coeculus* (Brölemann), a cosmopolitan, parthenogenetic centipede (Chilopoda: Henicopidae). // Ent. scand. Vol. 6. P. 45–46.
- Enghoff H., 1976.* Parthenogenesis and bisexuality in the millipede, *Nemasoma varicorne* C. L. Koch, 1847 (Diplopoda, Blaniulidae). Morphological, ecological and biogeographical aspects. // Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. Vol. 139. P. 21–59.
- Enghoff H., 1994.* Geographical parthenogenesis in millipedes (Diplopoda) // Biogeographica. Vol. 70. No. 1. P. 25–31.
- Epling C., 1939.* An approach to classification. // Sci. Monthly. Vol. 49. P. 1–8.
- Ernst E., 1918.* Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena. 606 S.
- Evans W. D. and Oliver J. H., 1989.* *Geolaelaps oreithyiae*, n. sp. (Acari: Laelapidae), a thelytokous predator of arthropods and nematodes, and discussion of clonal reproduction in the Mesostigmata. // Acarologia. Vol. 30. No. 4. P. 293–303.
- Fautin D. G., 1997.* Cnidarian reproduction: assumptions and their implications. // Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology (1995). P. 151–162.
- Favarger C. et Contandriopoulos J., 1961.* Essai sur l'endemisme. // Bulletin de la Société Botanique Suisse. T. 71. P. 384–408.
- Favarger C., 1964.* Cytotaxonomie et endemisme. // Compt. rend. Soc. biogeogr. T. 41.
- Favarger C., 1969.* L'endemisme en géographi botanique. // Scientia. T. 54.
- Flovik K., 1938.* Cytological studies of arctic grasses. // Hereditas. Vol. 24. P. 265–376.
- Flovik K., 1940.* Chromosome numbers and polyploidy within the flora of Spitsbergen. // Hereditas. Vol. 26. P. 430–440.
- Fu J., MacCulloch R. D., Murphy R. W., Darevsky I. S. and Tuniyev B. S., 2000.* Allozyme variation patterns and multiple hybridization origins: clonal variation among four sibling parthenogenetic Caucasian rock lizards. // Genetica. Vol. 108. P. 107–112.

- Fu J., MacCulloch R. D., Murphy R. D., Darevsky I. S., Kupriyanova L. A. and Danielyan F., **1998**. The parthenogenetic rock lizard *Lacerta unisexualis*: an example of limited polymorphism. // Journ. of Molecular Evol. Vol. 46. P. 127–130.
- Fu J., MacCulloch R. D., Murphy R. W., Darevsky I. S., Tuniyev B. S., **2000**. Allozyme variation patterns and multiple hybridization origins: clonal variation among four sibling parthenogenetic Caucasian rock lizards. // Genetica. Vol. 108. P. 107–112.
- Fuhn I. E., Sova C. et Dumitrescu M., **1975**. Une population hybridogene *Triturus v. vulgaris T. montandoni*. // (Boul du lac Cracurele) Studii și comunicări. Muzeul de stiințele naturii. Bacau. T. 8. P. 225–236.
- Furlong R. F. and Holland P. W. H., **2004**. Polyploidy in vertebrate ancestry: Ohno and beyond. // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 82. P. 425–430.
- Gallardo M. H., Bickham J. W., Honeycutt R. L., Ojeda R. A. and Köhler N., **1992**. Karyotypic evolution in octodontid rodents based on C-band analysis. // Journ. of Mammology. Vol. 73. P. 89–98.
- Gallardo M. H., Bickham J. W., Honeycutt R. L., Ojeda R. A. and Köhler N., **1999**. Discovery of tetraploidy in a mammal. // Nature. Vol. 401. P. 341–341.
- Gallardo M. H., Bickham J. W., Kausel G., Köhler N. and Honeycutt R. L., **2003**. Gradual and quantum genome size shifts in the hystricognath rodents. // Journ. Evol. Biol. Vol. 16. P. 163–169.
- Gallardo M. H., Kausel G., Jiménez A., Bacquet C., Ganzález C., Figueroa J., Köhler N. and Ojeda R., **2004**. Whole-genome duplications in South American desert rodents (Octodontidae). // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 82. P. 443–451.
- Gallardo M. H., Mondaca F. C., Ojeda R. A., Köhler N. and Garrido R. L., **2002**. Morphological diversity in the sperms of caviomorph rodents. // Mastozoología Neotropical. Vol. 9. P. 159–170.
- Gause G. F., **1942**. The relation of adaptability to adaptation. // Quart. Rev. Biol. Vol. 17. P. 99–114.
- Gerassimoff J. J., **1891**. Einige Bemerkungen über die Function des Zellkerns. // Bull. Soc. Impériale des Naturalistes de Moscou. N. S. T. 4 (Année 1890). P. 548–554.
- Gerassimow J. J., **1902**. Ueber den Einfluss des Kerns auf das Wachstum der Zelle. // Bull. Soc. Impériale des Naturalistes de Moscou. N. S. T. 15 (Année 1901). P. 185–220.
- Gilbert S. F., **2003**. Developmental Biology (7th edition). Sunderland (Massachusetts, U.S.A): Sinauer Associates Inc. 838 p.
- Goday C. and Pimpinelli S., **1986**. Cytological analysis of chromosomes in the two species *Parascaris univalens* and *P. equorum*. // Chromosoma (Berlin). Bd 94. S. 1–10.

- Goddard K. A., Dawley R. M. and Dowling T. E., **1989**. Origin and genetic relationships of diploid, triploid, and diploid-triploid mosaic biotypes in the *Phoxinus eos-neogaeus* unisexual complex. // Dawley R. M. and Bogart J. P. (Eds). Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Bulletin 466. New York State Museum. Albany. New York. P. 268–280.
- Goddard K. A., Megwinoff O., Wessner L. L. and Giaino F., **1998**. Confirmation of gynogenesis in *Phoxinus eos-neogaeus* (Pisces: Cyprinidae). // Heredity. Vol. 89. P. 151–157.
- Goldman M. A., Lo Verde P. T. and Chrisman C. L., **1983**. Hybrid origin of polyploidy freshwater snail of genus *Bulinus* (Mollusca: Planorbidae). // Evolution. Vol. 37. P. 592–600.
- Goldman M. A., Lo Verde P. T., Chrisman C. L. and Franklin D. E., **1984**. // Chromosomal evolution in planorbid snails of genera *Bulinus* and *Biomphalaria*. // Malacologia. Vol. 25. P. 427–446.
- Goldschmidt E., **1946**. Polyploidy and parthenogenesis in the genus *Saga*. // Nature. Vol. 158. No. 4017. P. 587–588.
- Goldschmidt R. B., **1940** (1st edition); 1982 (2nd edition). The material basis of evolution. New Haven: Yale Univ. Press. Vol. XLIII. 436 p.
- Gómez A., Temprano M. and Serra M., **1995**. Ecological Genetics of a Cyclical Parthenogen in Temporary Habitats. // Journ. of Evolutionary Biol. Vol. 8. P. 601–622.
- Gonzalez-Garcia J. M., Rufas J. S., Antonio C. and Suja J. A., **1995**. Nuclear cycle and localization of NORs in early embryos of *Parascaris univalens*. // Chromosoma. Vol. 104. P. 287–297.
- Grant V., **1958**. The regulation of recombination in plant. // Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology. Vol. 23. P. 337–363.
- Grant V., **1966**. Block inheritance of viability genes in plant species. // Amer. Naturalist. Vol. 100. No. 916. P. 591–601.
- Grant V., **1971**. Plant speciation. London. 436 p. (2nd edition, 1981. Columbia Univ. Press. New York. 536 p.) (Русск. изд.— Грант, 1984).
- Grant V., **1977**. Organismic evolution. San Francisco: Freeman. (Русск. изд. — Грант, 1980).
- Grant V., **1985**. The Evolutionary Process. A Critical Review of Evolutionary Theory. Columbia Univ. Press. New York. (Русск. изд.— Грант, 1991).
- Grebelnyi S. D., **1994**. Influence of parthenogenetic reproduction to the genetic constitution and evolutionary success of population and species. // International symposium «Diapause in *Crustacea*». Saint Petersburg. P. 12. (Abstract of the talk).
- Grebelnyi S. D., **1996a**. Influence of parthenogenetic reproduction on the genotypic constitution and evolutionary success of populations and species. // Hydrobiologia. Vol. 320. P. 55–61.

- Grebelnyi S. D., 1996b.** Competition between clones in sea anemones and other *Coelenterates*, its consequence to species diversity and classification. // Abstracts of the 31st European Marine Biology Symposium. Saint Petersburg. P. 31.
- Grebelnyi S. D., 1999.** Characteristic features of clonal species and their role in composing of regional faunas and floras. // Methodological issues in zoological research. (International conference dedicated to the 275th anniversary of the Russian Academy of Science.) Saint Petersburg. P. 22–24.
- Grebelnyi S. D., 2000.** The mechanisms of unisexual reproduction and pure either maternal or paternal inheritance. // Trudy Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk. Vol. 286. P. 61–68.
- Grobben K., 1917.** Lehrbuch der Zoologie. Marburg in Hessen. 1087 S.
- Günther R., 1975.** Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche «*Rana esculenta*» L. in der DDR (Anura, Ranidae). // Mitt. Zool. Museum. Berlin. Bd 51. Hf. 1. S. 145–158.
- Günther R und Plötner J., 1988.** Zur Problematik der klonalen Vererbung bei *Rana kl. esculenta*. // Günther R und Klewen R. (Eds.) Beiträge zur Biologie und Bibliographie (1960–1987) der Europäischen Wasserfrösche. Ökology und Faunistik. Duisburg. S. 23–46.
- Gustafsson Å., 1947a.** Apomixis in higher plants. II. Casual aspects of apomixis. // Acta Univ. Lundensis (Lunds Univ. Årsskrift) Adv. 2. Bd. 43. No. 2. S. 69–180.
- Gustafsson Å., 1947b.** Apomixis in higher plants. III. Biotype and species formation. // Acta Univ. Lundensis (Lunds Univ. Årsskrift). Adv. 2. Bd. 43. No. 12. S. 183–370.
- Gustafsson Å., 1948.** Polyploidy, life form and vegetative reproduction. // Hereditas. Vol. 34. P. 1–22.
- Gustafsson Å. and Hakansson A., 1942.** Meiosis in some rose hybrids. // Bot. Notiser. S. 331–343.
- Gustafsson E., 1946.** Apomixis in higher plants. I. The mechanisms of apomixis. // Acta Univ. Lundensis (Lunds Univ. Årsskrift). Adv. 2. Bd. 42. No. 3. S. 1–68.
- Haag Ch. R. and Ebert D., 2004.** A new hypothesis to explain geographic parthenogenesis. // Ann. Zool. Fennici. Vol. 41. P. 539–544.
- Hagerup O., 1927.** *Empetrum hermaphroditum* (Lge) Hagerup a new tetraploid bisexual species. // Dansk bot. arkiv. Vol. 5. P. 1–17.
- Hagerup O., 1928.** Morphological and cytological studies of *Bicornes*. // Dansk bot. arkiv. Bd. 6. S. 1–27.
- Hairston N. G., van Brunt R. A., Kearns C. M. and Angstrom D. R., 1995.** Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. // Ecology. Vol. 6. P. 1706–1711.
- Haldane J. B. S., 1957.** The cost of natural selection. // Journ. Genet. Vol. 55. P. 511–524.

- Hamilton A. G., 1955. Parthenogenesis in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) and its possible effect on the maintenance of the species. // Proc. Royal Entomol. Soc. London. Ser. A. Vol. 30. P. 103–114.
- Hamilton A., 1982. Environmental history of East Africa: a study of the Quaternary. Academic Press. New York & London.
- Hanelt P., 1966. Polyploidie-Frequenz und geographische Verbreitung bei höheren Pflanzen. // Biol. Rundschau. Bd 4. S. 183–196.
- Hardy G. H., 1908. Mendelian proportions in a mixed population. // Science. N. S. Vol. 28. P. 49–50 (Letter to the editor).
- Harlan J. R. and De Wet J. M. J., 1975. On Ö. Winge and a prayer: the origins of polyploidy. // Botan. Rev. Vol. 41. P. 361–390.
- Harrington R. W., 1961. Oviparous hermaphroditic fish with internal self-fertilization. // Science. Vol. 134. P. 1749–1750.
- Hashimshony T., Zhang J., Keshet I., Bustin M. and Cedar H., 2003. The role of DNA methylation in setting up chromatin structure during development. // Nat. Genet. Vol. 34. P. 187–192.
- Hasimoto H., 1929. Experimental formation of mosaics in the silkworm. // Japan Journ. Genet. Vol. 4. P. 113–114.
- Hasimoto H., 1934. Formation of an individual by the union of two sperm nuclei in the silkworm. // Bull. Sericult. Exper. Stat. Japan. Vol. 8. No. 10. P. 455–464.
- Haylor G. S., Thorpe J. P. and Carter M. A., 1984. Genetic and ecological differentiation between sympatric colour morphs of the common intertidal sea anemone *Actinia equina*. // Mar. Ecol. (Prog. Ser). Vol. 16. P. 281–290.
- Healey W. V., Russel P. S., Poole H. K. and Olsen M. W., 1962. A skin-grafting analysis of fowl parthenogenesis: evidence for a new type of genetic histocompatibility. // Ann. N. Y. Acad. Sci. Vol. 99. P. 698–705.
- Hebert P. D. N., 1987. Genetics of *Daphnia*. // Peters R. H., and de Bernardi R. (Eds.) «Daphnia». Mem. Ist. Ital. Idrobiol. T. 45. P. 439–460.
- Hebert P. D. N., Beaton M. J., Schwartz S. S. and Stanton D. J., 1989. Phylogenetic origins of asexuality in *Daphnia pulex*. I. Breeding-system variation and levels of clonal diversity. // Evolution. Vol. 43. P. 1004–1015.
- Hebert P. D. N., Ferrari D. C. and Crease T. J., 1985. Heterosis in *Daphnia*: A reassessment. // Amer. Nat. Vol. 119. P. 427–434.
- Hebert P. D. N. and Ward R. D., 1972. Inheritance during parthenogenesis in *Daphnia magna*. // Genetics. Vol. 71. P. 639–642.
- Hebert P. D. N. and Ward R. D., 1976. Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna*. IV. Ecological differentiation and frequency changes of genotypes at Audley End. // Heredity. Vol. 36. P. 331–341.

- Highsmith R. C.*, **1982**. Reproduction by fragmentation in corals. // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 7. P. 207–226.
- Hill R.*, **1948**. Parthenogenesis bei *Nagara modesta* Dolff (Isopoda). // *Chromosoma*. Bd 3. S. 232–257.
- Hoffmann A.*, **1950**. Faune de France. Vol. 72. Coléoptères Curculionides (1^{re} partie). 484 p.
- Holdhaus K. and Lindroth C. P.*, **1939**. Die europäischen Koleopteren mit boreoalpiner Verbreitung. // *Ann. Naturhist. Mus. Wien*. Bd 50. S. 123–293.
- Holman E. W.*, **1987**. Reconcilability of sexual and asexual species of rotifers. // *Syst. Zool.* Vol. 36. P. 381–386.
- Hoogmoed M. S.*, **1973**. Notes on the herpetofauna of Surinam. IV. // The lizards and amphisbaenians of Surinam. Junk. The Hague. P. 262–273.
- Hubbs C. L. and Hubbs L. C.*, **1932**. Apparent parthenogenesis in nature in a form of fish of hybrid origin. // *Science*. Vol. 76. P. 628–630.
- Hubbs C. L. and Hubbs L. C.*, **1946**. Breeding experiments with the invariably female strictly matroclinous fish, *Mollienesia formosa*. // *Genetics*. Vol. 31. No. 2. P. 218.
- Husain M. A. and Mathur C. B.*, **1946**. Studies on *Schistocerca gregaria* Forsk. XIII. Sexual life. // *Indian J. Ent.* Vol. 7 (1945). P. 89–101.
- Ikematsu W. and Yamane S.*, **1977**. Ecological studies of *Corbicula leana* Prime. III. // *Bull. Japan. Soc. Fish.* Vol. 43. P. 1139–1146.
- Imai H. T. Maruyama T., Gojobori T., Inoue Y. and Crozier R. H.*, **1986**. Theoretical basis for karyotype evolution. I. The minimum-interaction hypothesis. // *Amer. Naturalist*. Vol. 128. No. 6. P. 900–920.
- Imai H. T. and Taylor R. W.*, **1986**. Exceptionally low chromosome number $n=2$ in an Australian Bulldog Ant, *Myrmecia piliventris* Smith (Hymenoptera: Formicidae). // *Annual Report of National Inst. Genet. Japan*. No. 36 (for 1985). P. 59–61.
- Imai H. T. and Taylor R. W.*, **1989**. Chromosomal polymorphism involving telomere fusion, centromeric inactivation and centromere shift in the ant *Myrmecia (pilosula) n=1*. // *Chromosoma (Berlin)*. Bd 98. S. 456–460.
- Imai H. T., Taylor R. W., Crosland M. W. J. and Crozier R. H.*, **1988**. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to minimum interaction hypothesis. // *Japan Journ. Genet.* Vol. 63. No. 2. P. 159–185.
- Imai H. T., Taylor R. W., Kubota M., Ogata K. and Wada M. Y.*, **1990**. Notes on the remarkable karyology of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops*, (Hymenoptera: Formicidae). // *Psyche*. Vol. 97. No. 3. P. 133–140.
- Jackson J. A. and Tinsley R. C.*, **2003**. Parasite infectivity to hybridising host species: a link between hybrid resistance and allopolyploid speciation. // *Int. Journ. Parasitol.* Vol. 33. P. 137–144.

- Jackson M. S., Oliver K., Loveland J., Humphray S., Dunham I., Rocchi M., Viggiano L., Park J. P., Hurles M. E. and Santibanez-Koref M., 2005. Evidence for Widespread Reticulate Evolution within Human Duplicons. // Amer. Journ. Human Genet. Vol. 77. P. 824–840.
- Jacob J., 1957. Cytological studies of Melaniidae (Mollusca) with special reference to parthenogenesis and polyploidy. I. Oögenesis of the parthenogenetic species of *Melanoides* (Prosobranchia — Gastropoda). // Trans. R. Soc. Edinb. Vol. 63. P. 341–355.
- Jahn E., 1941. Über Parthenogenese bei forstschädlichen *Otiorrhynchus*-Arten in den während der Eiszeit vergletscherten Gebieten der Ostalpen. // Z. angew. Entomol. Bd 28. S. 366–372.
- Johnson S. G. and Leefer W. R., 1999. Clonal diversity and polyphyletic origin of hybrid and spontaneous parthenogenetic *Campeloma* (Gastropoda: Viviparidae) from the south-eastern United States. // Journ. of Evol. Biol. Vol. 12. P. 1056–1068.
- Johnson A. W., Packer J.G. and Reese G., 1965. Polyploidy, distribution and environment. // Wright H. E., and Frey D. G. (Eds.) The Quaternary of the United States. Princeton (New Jersey): Princeton Univ. Press. P. 497–507.
- Jokiel P. L., Hildemann W. H. and Bigger C. H., 1983. Clonal population structure of two sympatric species of the reef coral *Montipora*. // Bull. of Marine Sci. Vol. 33. No. 1. P. 181–187.
- Kallman K. D., 1962. Population genetics of the gynogenetic teleost, *Mollienesia formosa*. // Evolution. Vol. 16. No. 4. P. 497–504.
- Kashkush K., Feldman M. and Levy A. A., 2002. Gene loss, silencing, and activation in a newly synthesized wheat allotetraploid. // Genetics. Vol. 160. P. 1651–1659.
- Kawamura T. and Nishioka M., 1983. Reproductive capacity of male autotetraploid *Rana nigromaculata* and male and female amphidiploids produced from them by mating with female diploid *Rana brevipoda*. // Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. Vol. 6. P. 1–45.
- Kihara H. and Ono T., 1926. Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex* Arten. // Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. Bd 4. S. 475–481
- Kimura M., 1960. Stochastic processes and distribution of gene frequencies under natural selection. // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. Vol. 20. P. 33–53.
- King M., 1993. Species evolution: the role of chromosome change. Cambridge. New York. Melbourne: Cambridge Univ. Press. 336 p.
- King R. L. and Slifer E. H., 1934. Insect development. VIII. Maturation and early development of unfertilized grasshopper eggs. // Journ. Morph. Vol. 56. P. 603–619.
- Kirkpatrick M. and Jarne P., 2000. The effects of a bottleneck on inbreeding depression and the genetic load. // Amer. Nat. Vol. 155. P. 154–167.

- Kobel H. R., **1996a**. Allopolyploid speciation. // Tinsley R. C. and Kobel H. R. (Eds.) The biology of *Xenopus*. Symposia of the Zoological Society of London. No. 68. P. 391–401.
- Kobel H. R., **1996b**. Reproductive capacity of experimental *Xenopus gilli* × *Xenopus l. laevis* hybrids. // Tinsley R. C. and Kobel H. R. (Eds.) The biology of *Xenopus*. Symposia of the Zoological Society of London. No. 68. P. 73–80.
- Kobel H. R. and Du Pasquier L., **1975**. Production of large clones of histocompatible, fully identical clawed toads (*Xenopus*). // Immunogenetics. Vol. 2. P. 87–91.
- Kobel H. R., Egens de Sasso M. and Zlotowski Ch., **1979**. Developmental capacity of aneuploids *Xenopus* species hybrids. // Differentiation. Vol. 14. P. 51–58.
- Kobel H. R., Loumont C., Tinsley R. C., **1996**. The extant species. // Tinsley R. C., Kobel H. R. (Eds.) The biology of *Xenopus*. Symposia of the Zoological Society of London. No. 68. P. 9–33.
- Kobel H. R. und Müller W. P., **1977**. Zytogenetische Verwandtschaft zwischen zwei tetraploiden *Xenopus* Arten. // Arch. Genet. Bd 49/50. S. 188.
- Koivisto R. K. K. and Braig H. R., **2003**. Microorganisms and parthenogenesis. // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 79. P. 43–58.
- Komaru A. and Konishi K., **1999**. Non-reductional spermatozoa in three shell color types of the freshwater clam *Corbicula fluminea*. // Zoological Science (Japan). Vol. 16. No. 1. P. 105–108.
- Komaru A., Konishi K., Nakayama I., Kobayashi T., Sakai H., and Kawamura K., **1997**. Hermaphroditic freshwater clams in the Genus *Corbicula* produce non-reductional spermatozoa with somatic DNA content. // Biol. Bull. Vol. 193. P. 320–323.
- Komaru A., Kawagishi T. and Konishi K., **1998**. Cytological evidence of spontaneous androgenesis in the freshwater clam *Corbicula leana* Prime. // Development Genes and Evolution. Vol. 208. P. 46–50.
- Kondrashov A. S., **1997**. Evolutionary genetics of life cycles. // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 28. P. 391–435.
- Kono T., **2006**. Genomic imprinting is a barrier to parthenogenesis in mammals. // Cytogenet. Genome Res. Vol. 113. P. 31–35.
- Korotyaev B. A. (Коротяев Б. А.), **1996**. Use of data on distribution of bisexual and parthenogenetic forms of weevils for faunogenetic reconstructions (Coleoptera, Curculionidae). // Verhandlungen des 14. Internationalen Symposiums über Entomofaunistik in Mitteleuropa (SIEEC). München. S. 264–271.
- Kraemer L. R. and Galloway M. L., **1986**. Larval development of *Corbicula fluminea* (Müller): An appraisal of its heterochrony. // Amer. Malac. Bull. Vol. 4. P. 61–79.
- Kramer M. G. and Templeton A. R., **2001**. Life-history changes that accompany the transition from sexual to parthenogenetic reproduction in *Drosophila mercatorum*. // Evolution. Vol. 55. P. 748–761.

- Kraytsberg Y., Schwartz M., Brown T. A., Ebraldise K., Kunz W. S., Clayton J. V. and Khrapko, K., **2004**. Recombination of human mitochondrial DNA. // Science. Vol. 304. P. 981.
- Lada G. A., Borkin L. J. and Vinogradov A. E., **1995**. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia. // Russian Journal of Herpetology. Vol. 2. No. 1. P. 46–57.
- Ladoukakis E. D. and Zouros E., **2001**. Direct evidence for homologous recombination in mussel (*Mytilus galloprovincialis*) mitochondrial DNA. // Mol. Biol. Evol. Vol. 18. P. 1168–1175.
- Larsen K., **1958**. Preliminary note on the cytology of the endemic Canarian element. // Bot. Tidsskr. Vol. 54. P. 167–169.
- Larsen K., **1960**. Cytological and experimental studies on flowering plants of the Canary Islands. // Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skr. Vol. 11. No. 3. P. 1–60.
- Lee H. S. and Chen Z. J., **2001**. Protein-coding genes are epigenetically regulated in *Arabidopsis* polyploids. // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. Vol. 98. P. 6753–6758.
- Leipoldt M., **1983**. Towards an understanding of the molecular mechanisms regulating gene expression during diploidization in phylogenetically polyploid lower vertebrates. // Human Genetics. Vol. 65. P. 11–18.
- Leitch I. J. and Bennett M. D., **2004**. Genome downsizing in polyploidy plants. // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 82. P. 651–663.
- Lepori N. G., **1950**. Ciclo cromosomico con poliploidia, dinodenesi ed endomitosi in popolazioni Italiane di *Polycelis nigra* Ehrenberg. // Caryologia. T. 2. P. 301–324.
- Levin D. A., **1975**. Pest pressure and recombination system in plant. // Amer. Naturalist. Vol. 109. P. 437–451.
- Levin D. A., **1983**. Polyploidy and novelty in flowering plants. // Amer. Naturalist. Vol. 122. P. 1–25.
- Lewontin R. C. and Birch L. C., **1966**. Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. // Evolution. Vol. 20. P. 315–336.
- Lewontin R. C., **1974**. The Genetic Basis of Evolutionary Change. New York & London: Columbia University Press. 351 p. (Русск. изд. — Левонтин, 1978).
- Liu B. and Wendel J. F., **2002**. Non-mendelian phenomena in allopolyploid genome evolution. // Curr. Genomics. Vol. 3. P. 1–17.
- Liu B. and Wendel J. F., **2003**. Epigenetic phenomena and the evolution of plant allopolyploids. // Mol. Phylogenet. Evol. Vol. 29. P. 365–379.
- Lokki J. and Saura A., **1980**. Polyploidy in insect evolution. // Lewis W. H. (ed.) Polyploidy: biological relevance. New York & London.

- Lokki J., Saura A., Lankinen P. and Suomalainen E., 1976. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. VI. Diploid and triploid *Polydrosus mollis* (Coleoptera: Curculionidae). // Hereditas. Vol. 82. P. 209–216.
- Lourenço W. R., 1991. Parthenogenesis in the scorpion *Tityus colombianus* (Thorell) (Scorpiones, Buthidae) // Bull. Brazil Arachnol. Soc. Vol. 8. P. 274–276.
- Lourenço W. R. and Cuellar O., 1994. Notes on the geography of parthenogenetic scorpions. // Biogeographica. Vol. 70. No. 1. P. 19–23.
- Löve A., 1944. Cytogenetic studies on *Rumex* subgenus *Acetosella*. // Hereditas. Bd. 30. S. 1–136.
- Löve A., 1953. Subarctic polyploidy. // Hereditas. Vol. 39. P. 113–124.
- Löve A. and Löve D., 1949. The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. Portugalae Acta Biologica. (Ser. A, suppl. vol.) P. 273–352.
- Löve A. and Löve D., 1958a. Biosystematic of *Triglochis maritima* L. // Naturalist Canadian. Vol. 85.
- Löve A., and Löve D., 1958b. An unusual polyploid series in *Triglochis maritima* agg. // Proc. Genet. Soc. Canada. Vol. 3. No. 2. P. 19–21.
- Löve Á., Löve D. and Pichi-Sermolli R. E. G., 1977. Cytotaxonomical atlas of the Pteridophyta. Vaduz: Cramer. 398 p.
- Löve D. and Löve A., 1957. Arctic polyploidy. // Proc. Genet. Soc. Canada. Vol. 2. P. 23–27.
- Lynch, M. and Deng H.-W., 1994. Genetic Slippage in Response to Sex. // Amer. Naturalist. Vol. 144. No. 2. P. 242–261.
- Macgregor H. C. and Uzzell Th. M., 1964. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum*. // Science. Vol. 143. P. 1043–1045.
- Maheshwari P., 1950. An introduction to the embryology of Angiosperms.
- Makioka T. and Koike K., 1984. Parthenogenesis in the viviparous scorpion *Liochelis australasiae*. // Proc. Japan Acad. (Ser. B). Vol. 60. P. 374–376.
- Manton I., 1950. Problems of cytology and evolution in Pteridophyta. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 316 p.
- Mantovani B. and Scali V., 1992. Hybridogenesis and androgenesis in the stick insect *Bacillus rossius-grandii benazzii* (Insecta, Phasmatodea). // Evolution. Vol. 46. P. 783–796.
- Mantovani B., Scali V. and Tinti F., 1991. Allozyme analysis and phyletic relationships of two new stick-insects from north-west Sicily: *Bacillus grandii benazzii* and *B. rossius-grandii benazzii* (Insecta Phasmatodea). // Journ. Evol. Biol. Vol. 4. P. 279–290.
- Mark-Welch D. and Meselson M., 2000. Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange // Science. Vol. 288. P. 1211–1215.
- Mark-Welch J. L. and Meselson M., 1998. Karyotypes of bdelloid rotifers from three families. // Hydrobiologia. Vol. 387/388. P. 403–407.

- Martin A. P.*, **1999**. Increasing genomic complexity by gene duplication and the origin of vertebrates. // *Amer. Naturalist*. Vol. 154. P. 111–128.
- Martínez A., Miller M. J. Quinn K., Unsworth E. J., Ebin M. and Cuttita F.*, **1995**. Non-radioactive localization of nucleic acids by direct *in situ* PCR and *in situ* RT-PCR in paraffin embedded sections. // *Journ. of Histochemistry and Cytochemistry*. Vol. 43. P. 739–747.
- Maslin T. P.*, **1962**. All-female species of the lizard genus *Cnemidophorus*, Teiidae. // *Science*. Vol. 135. P. 212–213.
- Maslin T. P.*, **1968**. Taxonomic problems in parthenogenetic vertebrates. // *Syst. Zool.* Vol. 17. P. 219–231.
- Maslin T. P.*, **1971**. Parthenogenesis in reptiles. // *Amer. Zool.* Vol. 11. P. 361–380.
- Matthey R.*, **1952**. Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae). // *Chromosoma*. Vol. 5. P. 113–138.
- Matthey R.*, **1953**. À propos de la polyploidie animale; réponse à un article de C. D. Darlington. // *Revue suisse Zool.* Vol. 60 (3).
- Matthies F. A.*, **1962**. Parthenogenesis in scorpions. // *Evolution*. Vol. 16. P. 255–256.
- Maynard-Smith J.*, 1971a. What use is sex. // *Journ. of Theoretical Biology*. Vol. 30. P. 319–335.
- Maynard-Smith J.*, **1971b**. The origin and maintenance of sex. // *Williams G. C. (Ed.). Group Selection*, Chicago, Aldine-Atherton. P. 163–175.
- Maynard-Smith J.*, **1978**. The evolution of sex. Cambridge Univ. Press, Cambridge. (Рус. изд.: Мэйнард Смит. Дж. Эволюция полового размножения. — Москва: «Мир». 1981, 271 с.)
- Mayr E.*, **1942**. Systematics and the origin of species from the viewpoint of zoologist. New York: Columbia University Press. (1999, reprinted with a new introduction of the author. London: Harvard University Press. Русск. изд. — Майр, 1947).
- Mayr E.*, **1970**. Populations, species, and evolution. An abridgment of «*Animal species and evolution*». The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. XVI+453 p.
- Mayr E.*, **1988**. Toward a new philosophy of biology. Observations of an evolutionist. Cambridge & London: Harvard Univ. Press. 564 p.
- Mayr E.*, **1997**. This is Biology. The Science of Living World. Cambridge (Mass.) and London: The Belknap Press of Harvard Univ. Press. 327 p.
- Mayr E. and Ashlock P. D.*, **1991**. The species category. // *Principles of Systematic Zoology*. (2nd edition). New York. P. 23–38.
- Mazin A. L. and Borkin L. J.*, **1979**. Nuclear DNA content in green frogs of the genus *Rana*. // *Mitt. Zool. Mus. Berlin*. Bd 55. No. 1. S. 217–224.

- Mcfadden C. S. and Hutchinson M. B., **2004**. Molecular evidence for the hybrid origin of species in the soft coral genus *Alcyonium* (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia). // *Molecular Ecology*. Vol. 13. P. 1495–1505.
- Menken S. B. J. and Morita T., **1989**. Uniclonal population structure in the pentaploid obligate agamosperm *Taraxacum albidum* Dahlst. // *Plant Species Biology*. Vol. 4. P. 29–36.
- Meyer A. and Schartl M., **1999**. Gene and genome duplications in vertebrates: the one-to-four (-to-eight in fish) rule and the evolution of novel gene functions. // *Curr. Opin. Cell Biol.* Vol. 11. P. 99–704.
- Miller R. R. and Schultz R. J., **1959**. All-female strains of the teleost fishes of the genus *Poeciliopsis*. // *Science*. Vol. 130. No. 3389. P. 1956–1957.
- Miyazaki I., **1936**. On the development of bivalves belonging to the genus *Corbicula* // *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.* Vol. 5. P. 249–254. (In Japanese with English abstract.)
- Mockford E. L., **1971**. Parthenogenesis in psocids (Insecta: Psoceptera). // *Amer. Zool.* Vol. 11. P. 327–339.
- Monaco P. J., Rasch E. M. and Balsano J. S., **1984**. Apomictic reproduction in the amazon molly, *Poecilia formosa*, and its triploid hybrids. // Turner B. J. (Ed.) *Evolutionary Genetics of Fishes*. New York: Plenum Press. P. 311–328.
- Moreau R. E., **1966**. The bird faunas of Africa and its islands. New York: Academic Press.
- Moreno P. I., Jacobson G. L., Lowell Th. V. and Denton G. H., **2001**. Interhemispheric climate links revealed by a late-glacial cooling episode in southern Chile. // *Nature*. Vol. 409. No. 6822. P. 804–808.
- Moritz C., **1991a**. Evolutionary dynamics of mitochondrial DNA duplications in parthenogenetic geckos, *Heteronotia binoei*. // *Genetics*. Vol. 129. No. 1. P. 221–230.
- Moritz C., **1991b**. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): evidence for recent and localized origins of widespread clones. // *Genetics*. Vol. 129. No. 1. P. 211–219.
- Moritz C. and Brown W. M., **1987**. Tandem duplications in animal mitochondrial DNAs: variation in incidence and gene content among lizards. // *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*. Vol. 84. P. 7183–7187.
- Moritz C., Brown W. M., Densmore L. D., Wright J. W., Vyas D., Donnellan S., Adams M., and Baverstock P., **1989a**. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). // Dawley R. M., and Bogart J. P. (Eds.) *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Bulletin 466. New York State Museum, Albany, New York. P. 87–112.

- Moritz C., Donnellan S., Adams M. and Baverstock P. R., **1989b**. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): extensive genotypic diversity among parthenogens. // Evolution. Vol. 43. P. 994–1003.
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I., Kupriyanova L. and Danielyan F., **1992**. The maternal ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae). // Genetica. Vol. 87. P. 53–62.
- Morrison J. W. and Raihathy T., **1960**. Chromosome behaviour in autotetraploid cereals and grasses. // Chromosoma. Bd 11. S. 287–309.
- Moses M. J. and Yerganian G., **1952**. Desoxyribose nucleic acid (DNA) content and cytotaxonomy of several Cricetinae (hamster). // Genetics. Vol. 37. P. 607–608.
- Muldal S., **1952**. The chromosomes of the earthworm. I. The evolution of polyploidy. // Heredity. Vol. 6. P. 55–76.
- Müller W. P., **1977**. Diplotene chromosomes of *Xenopus* hybrid oocytes. // Chromosoma. Vol. 59. P. 273–282.
- Müller W. P. und Kobel H. R., **1977**. Spontane Polyploidisierung in der weiblichen Keimbahn bei *Xenopus* Bastarden. // Arch. Genetik. Bd 49/50. S. 188.
- Münzing A., **1936**. The evolutionary significance of autopolyploidy. // Hereditas. Vol. 21. P. 263–378.
- Murakami M., Matsuba C. and Fujitani H., **2001**. The maternal origins of the triploid ginkgo *Carassius auratus langsdorfi*: Phylogenetic relationships with the *Carassius auratus* taxa by partial mitochondrial D-loop sequencing. // Genes Genet. Syst. Vol. 76. P. 25–32.
- Murdy W. H. and Carson H. L., **1959**. Parthenogenesis in *Drosophila mangabeirai* Malog. // Amer. Naturalist. Vol. 93. P. 355–363.
- Narbel-Hofstetter M., **1964**. Les altérations de la méiose chez les animaux parthénogénétiques. // Protoplasmatologia. Bd 6. No. 2. S. 1–163.
- Noirot M., Couvet D. and Hamon S., **1997**. Main role of self pollination rate on reproductive allocations in pseudogamous apomicts. // Theor. Appl. Genet. Vol. 95. P. 479–483.
- Nokkala S., Maryańska-Nadachowska and Kuznetsova V. G., **2008**. First evidence of polyploidy in Psylloidea (Homoptera, Sternorrhyncha): a parthenogenetic population of *Cacopsylla myrtilli* (W. Wagner, 1947) from northeast Finland is apomictic and triploid. // Genetica. Vol. 133. P. 201–205.
- Normark B. B., **2003**. The evolution of alternative genetic systems in insects. // Annu. Rev. Entomol. Vol. 48. P. 397–423.
- Normark B. B. and Lanteri A. A., **1998**. Incongruence between morphological and mitochondrial-DNA characters suggests hybrid origins of parthenogenetic weevil lineages (genus *Aramigus*). // Systematic Biology. Vol. 47. P. 459–478.

- Norris M. J., **1954**. Sexual maturation in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) with special reference to the effects of grouping. // *Anti-Locust Bull.* No. 18. 44 p.
- O'Foighil D. and Thiriot-Quévieux C., **1991**. Ploidy and pronuclear interaction in northeastern Pacific *Lasaea* clones (Mollusca: Bivalvia). // *Biol. Bull.* Vol. 181. P. 222–231.
- Ohno S., **1970**. Evolution by gene duplication. Berlin–Heidelberg–New York. Springer-Verlag. (Русск. изд. — Оно С., 1973).
- Ohno S., **1996**. The notion of the Cambrian pananimalia genome. // *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*. Vol. 93. P. 8475–8478.
- Ohno S., **1997**. The reason for as well as the consequence of the Cambrian explosion in animal evolution. // *Journ. Mol. Evol.* Vol. 44 (Suppl.). P. 23–27.
- Ohno S., **1999**. Gene duplication and the uniqueness of vertebrate genomes circa 1970–1999. // *Seminars in Cell and Devel. Biol.* Vol. 10. P. 517–522.
- Ohno S., Kittrell W. A., Christian L. C., Stenius C. and Witt G. A., **1963**. An adult triploid Chicken (*Gallus domesticus*) with a left ovotestis. // *Cytogenetics*. Vol. 2. No. 42.
- Ohno S., Muramoto J., Klein J. and Atkin N. B., **1969**. Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonoid fish. // *Chromosome today*. Jerusalem. P. 139–147.
- Ohno S., Wolf U. and Atkin N. B., **1968**. Evolution from fish to mammals by gene duplication. // *Hereditas*. Vol. 59. P. 169–187.
- Okamoto A. and Arimoto B., **1986**. Chromosomes of *Corbicula japonica*, *C. sandai* and *C. leana* (Bivalvia: Corbiculidae). // *Venus*. Vol. 45. P. 194–202.
- Olsen M. W., **1960**. Nine year summary of parthenogenesis in turkeys. // *Proc. Soc. Exptl Biol., and Med.* Vol. 105 (2). No. 4. P. 279–281.
- Olsen M. W., **1965**. Twelve year summary of selection for parthenogenesis in Beltsville Small White turkeys. // *Brit. Poultry Science*. Vol. 6. No. 1. P. 1–6.
- Olsen M. W., **1966**. Segregation and replication of chromosomes in turkey parthenogenesis. // *Nature*. Vol. 212. P. 113–114.
- Olsen M. W., **1974**. Frequency and cytological aspects of diploid parthenogenesis in turkey eggs. // *Theor. and Appl. Genet.* Vol. 44. P. 216–221.
- Olsen M. W. and Marsden S. J., **1953**. Embryonic development in turkey eggs laid 60–244 day following removal of males. // *Proc. Soc. Exptl Biol., and Med.* Vol. 82. P. 638–641.
- Omodeo P., **1952**. Cariologia dei Lumbricidae. // *Caryologia*. T. 4. P. 173–275.
- Orr H. A., **1998**. The population genetics of adaptation: the distribution of factors fixed during adaptive evolution. // *Evolution*. Vol. 52. P. 935–949.

- Orr J., Thorpe J. P. and Carter M. A., **1982**. Biochemical genetical confirmation of the asexual reproduction of brooded offspring in the sea anemone *Actinia equina*. // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 7. P. 227–229.
- Osborn T. C., Pires J. C., Birchler J. A., Auger D. L., Chen Z. J., Lee H. S. Comai L., Madlung A., Doerge R. W., Colot V. and Martienssen R. A., **2003**. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. // Trends Genet. Vol. 19 (3). P. 141–147.
- Pagani M., Ricci C. and Bolzern A. M., **1991**. Comparison of five strains of a parthenogenetic species, *Macrotrachela quadricornifera* (Rotifera, Bdelloidea). II. Isoenzymatic patterns // Hydrobiologia. Vol. 211. P. 157–163.
- Pagani M., Ricci C. and Redi C. A., **1993**. Oogenesis in *Macrotrachela quadricornifera* (Rotifera, Bdelloidea) // Hydrobiologia. Vol. 255/256. P. 225–230.
- Pala M., Casu S. and Lepori N. G., **1982**. Stabilized natural interspecific hybrid population of the fresh water planarians *Dugesia gonocephala* s. l. (Turbellaria, Tricladida). // Caryologia. Vol. 35. P. 247–256.
- Paoletti A., **1989**. Cohort cultures of *Tubifex tubifex* forms. // Hydrobiologia. Vol. 180. P. 143–150.
- Paris G. M., Rossi V., Gorbi G. and Bachiorri A., **1988**. Valutazione preliminare di differenze ecologiche in cloni geneticamente diversi di *Daphnia magna* (Crustacea, Cladocera). // Boll. zool. Vol. 55 (suppl.). P. 79.
- Parker E. D., Selander, R. K., Hudson, R. O. and Lester I. J., **1977**. Genetic diversity in colonizing parthenogenetic cockroaches. // Evolution. Vol. 31. P. 836–842.
- Parker E. D. and Selender R. K., **1976**. The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tesselatus*. // Genetics. Vol. 84. P. 791–805.
- Parker E. D. and Selender R. K., **1984**. Low clonal diversity in parthenogenetic lizard *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria: Teiidae). // Herpetologica. Vol. 40. P. 245–252.
- Paterson A. H., **2005**. Polyploidy, evolutionary opportunity, and crop adaptation. Review. // Genetica. Vol. 123. P. 191–196.
- Patterson C. M. and Burch J. B., **1978**. Chromosomes of pulmonate molluscs. // Fretter V. and Peake J. (Eds.) Pulmonates: systematics, evolution and ecology. Vol. 2a. Academic Press. New York. P. 171–217.
- Peccinini D., **1971**. Chromosome variation in populations of *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazon Valley (Sauria, Teiidae). // Cienc. Cult. Vol. 23. P. 133–136.
- Peccinini-Seale D., **1989**. Genetic studies on the bisexual and unisexual populations of Amazonian *Cnemidophorus*. // Dawley R. M. and Bogart J. P. (Eds.) Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Bulletin 466. New York State Univ. Press. Albany. New York. P. 241–251.

- Pijnacker L. P., **1966**. The maturation divisions of the parthenogenetic stick insect *Carausius morosus* Br. (Orthoptera, Phasmidae). // Chromosoma. Bd 19. P. 99–112.
- Pijnacker L. P., **1967**. Oogenesis in the parthenogenetic stick insect *Sipyloiea sipylus* Westwood (Orthoptera, Phasmidae). // Genetica. Vol. 38. P. 504–515.
- Pijnacker L. P., **1969**. Automictic parthenogenesis in the stick insect *Bacillus rossius* Rossi (Cheleutoptera, Phasmidae). // Genetica. Vol. 40. P. 393–399.
- Plantard O., Rasplus J. Y., Mondor G., Le Clainche I. and Solignac M., **1998**. *Wolbachia*-induced thelytoky in the rose gall-wasp *Diplolepis spinosissima* (Giraud) (Hymenoptera: Cynipidae), and its consequence on the genetic structure of its host. // Proc. Royal Soc. London. Ser. B. Vol. 265. P. 1075–1080.
- Pongratz N., Sharbel T. F., Beukeboom L. W. and Michiels N. K., **1998**. Allozyme variability in sexual and parthenogenetic freshwater planarians: evidence for polyphyletic origin of parthenogenetic lineages through hybridization with coexisting sexuals. // Heredity. Vol. 81. P. 38–47.
- Pontes O., Neves N., Silva M., Lewis M. S., Madlung A., Comai L., Viegas W. and Pikaard C. S., **2004**. Chromosomal locus rearrangements are a rapid response to formation of the allotetraploid *Arabidopsis suecica* genome. // Proc. Natl. Acad. Sci. (U.S.A.). Vol. 101. P. 18240–18245.
- Poole H. K., **1959**. The mitotic chromosomes of parthenogenetic and normal turkeys. // Journ. Heredity. Vol. 50. P. 150–154.
- Poole H. K., Healey W. V., Russel P. S. and Olsen M. W., **1963**. Evidence of heterozygosity in parthenogenetic turkey from homograft responses. // Proc. Soc. Exptl Biol. and Med. Vol. 113. No. 3. P. 503–505.
- Poole H. K. and Olsen M. W., **1957**. The sex of parthenogenetic turkey embryos. // Journ. Heredity. Vol. 48. P. 217–218.
- Posada D. and Crandall K. A., **2001**. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. // Trends Ecol. Evol. Vol. 16. P. 37–45.
- Post A., **1974**. Die Chromosomen von drei Arten aus der Familie *Gonostomatidae* (Osteichthyes, Stomiatoidei). // Arch. Fischereiwiss. Bd 25. Hft. 1. S. 51–55.
- Potts W. T. W. and Fryer G., **1979**. The effects of pH and salt content on sodium balance in *Daphnia magna* and *Acantholeberis curvirostris* (Crustacea: Cladocera). // Journ. Comp. Physiol. Vol. 129. P. 289–294.
- Prince V. E. and Pickett F. B., **2002**. Pickett Splitting pairs: the diverging fates of duplicated genes. // Nature Reviews Genetics. Vol. 3. P. 827–837.
- Ramsey J. and Schemske D. W., **1998**. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 29. P. 467–591.

- Rasch E. M., Monaco P. J. and Balsano J. S., 1982. Cytophotometric and autoradiographic evidence for functional apomixis in a gynogenetic fish *Poecilia formosa* and its related triploid unisexuals. // Histochemistry. Vol. 73. No. 4. P. 515–533.
- Reese G., 1957. Über die Polyploidiespektren in der nordsacharischen Wüstenflora. // Flora. Vol. 144. P. 598–634.
- Reisinger E., 1940. Die zytologischen Grundlage der parthenogenetischen Dioogonie. // Chromosoma. Bd 1. S. 531–553.
- Renner O., 1925. Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Oenotheren. // Bibliotheca Genetica. Bd 9. S. 1–168.
- Riemann-Zürneck K., 1976a. Reproductive biology, oogenesis and early development in the brood-caring sea anemone *Actinostola spetsbergensis* (Anthozoa, Actiniaria). // Halgoländer wiss. Meeresunters. Bd 28. S. 239–249.
- Riemann-Zürneck K., 1976b. A new type of larval development in the Actiniaria: Giant Larvae. Morphological and ecological aspects of larval development in *Actinostola spetsbergensis*. // Mackie G. O. (Ed.) Coelenterate Ecology and Behavior. Plenum Press. New York. P. 355–364.
- Riemann-Zürneck K., 1978. Actiniaria des Südwestatlantik IV. *Actinostola crassicornis* (Hertwig, 1882) mit einer Diskussion verwandter Arten. // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. Bd 17. S. 65–85.
- Rieseberg L. H., 1997. Hybrid origins of plant species. // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol. 28. P. 359–389.
- Roe P., 1986. Parthenogenesis in *Carcinonemertes* spp. (Nemertea, Hoplonemertea). // Biol. Bull. Vol. 171(3). P. 640–646.
- Ronfort J., Jenczewski E., Bataillon Th. and Rousset F., 1998. Analysis of population structure in autotetraploid species. // Genetics. Vol. 150. P. 921–930.
- Ryabinina N. L., Grechko V. V., Semenova S. K. and Darevsky I. S., 1999. On the hybridogenous origin of the parthenogenetic species *Lacerta dahli* and *Lacerta rostombekovi* revealed by RAPD technique. // Russian Journ. Herpetology. Vol. 6. No. 1. P. 55–60.
- Sachs L., 1952. Polyploid evolution and mammalian chromosomes. // Heredity. Vol. 6. P. 357–364.
- Sakairi K. and Shirai H., 1989. Spontaneous maturation in oocytes of the ascidian, *Halocynthia roretzi*. // Zool. Sci. Vol. 6. No. 6. P. 1165.
- Salemaa H., 1984. Polyploidy in the evolution of the glacial relict *Pontoporeia* sp. (Amphipoda, Crustacea). // Hereditas. Vol. 1. No. 100. P. 53–60.
- Salemaa H. and Heino T., 1990. Chromosome numbers of Fennoscandian glacial relict Crustacea. // Ann. zool. fenn. Vol. 27. No. 3. P. 207–210.

- Sanderson A. R., **1960**. The cytology of a diploid bisexual spider beetle *Ptinus clavipes* Panzer and its triploid gynogenetic form *mobilis* Moor. // Proc. Roy. Soc. Edinburgh (Serie B — Biology). Vol. 67. P. 333–350.
- Saura A., Lokki J., Lankinen P. and Suomalainen E., **1976**. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. III. Tetraploid *Otiorrhynchus scaber* (Coleoptera: Curculionidae). // Hereditas. Vol. 82. P. 79–100.
- Saura A, Lokki J. and Suomalainen E., **1993**. Origin of polyploidy in parthenogenetic weevils. // Journ. Theor. Biol. Vol. 163. P. 449–456.
- Scali V., **1991**. Un nuovo insetto stecco (Phasmatoidea) della Sicilia: *Bacillus grandii benazzii* (n. subsp.) // Frustula entomologica. (N. ser.) Vol. 12 (1989). P. 397–408.
- Schibler L., Roig A., Mahe M.-F., Laurent P., Hayes H., Rodolphe F. and Cribiu E. P., **2006**. High-resolution comparative mapping among man, cattle and mouse suggests a role for repeat sequences in mammalian genome evolution. // Genomics. Vol. 7. P. 193–203.
- Schindewolf O. H., **1936**. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin: Bornträger.
- Schindewolf O. H., **1993**. Basic Questions in Palentology: Geologic Time, Organic Evolution and biological Systematics. Chicago: The Univ. of Shicago Press. XVIII. 467 p.
- Schön I., Martens K., van Doninck and Butlin R. K., **2003**. Evolution in the slow lane: molecular rates of evolution in sexual and asexual ostracods (Crustacea: Ostracoda) // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 79. P. 93–100.
- Schuett G. W., Fernandez P. J., Chiszar D. and Smith H. M., **1998**. Fatherless sons: a new type of parthenogenesis in snakes. // Fauna. Vol. 1. P. 19–25.
- Schultz R. J., **1961**. Reproductive mechanism of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish *Poeciliopsis*. // Evolution. Vol. 15. No. 2. P. 302–325.
- Schultz R. J., **1966**. Hybridization experiments with an all-female fish of the genus *Poeciliopsis*. // Biol. Bull. Vol. 130. No. 3. P. 415–429.
- Schultz R. J., **1967**. Gynogenesis and triploidy in the viviparous fish *Poeciliopsis*. // Nature. Vol. 157. P. 1564–1567.
- Schultz R. J., **1969**. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates. // Amer. Natur. Vol. 108. P. 605–619.
- Schultz R. J., **1973**. Unisexual fish: laboratory synthesis of a «species». // Science. Vol. 179. No. 4069. P. 180–181.
- Schultz R. J., **1977**. Evolution and ecology in unisexual fishes. // Hecht K. M., Steere W. C., and Wallace B. (Eds.) Evolutionary Biology. Vol. 10. Plenum Press. New York. P. 277–331.

- Schultz R. J. and Kallman K. D., **1968**. Triploid hybrids between the all-female teleost *Poecilia formosa* and *Poecilia sphenops*. // Nature. Vol. 219. P. 280–282.
- Schwartz M. and Vissing J., **2002**. Paternal inheritance of mitochondrial DNA. // New Engl. Journ. Med. Vol. 347. P. 576–580.
- Sederoff R. R., **1984**. Structural variation in mitochondrial DNA. // Adv. Genet. Vol. 22. P. 1–108.
- Seehausen O., **2004**. Hybridization and adaptive radiation. // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 19. No. 4. P. 198–207.
- Seiler J. und Schäffer K., **1960**. Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* (Lepidoptera, Psychidae). II. Analyse der diploid parthenogenetischen *S. triquetrella*. Verhalten, Aufzuchtresultate und Zytologie. // Chromosoma. Bd 11. S. 29–102.
- Serebrovsky A. S., **1929**. A general scheme for the origin of mutations. // Amer. Naturalist. Vol. 58. P. 374–386.
- Serena M., **1984**. Distribution and habitats of parthenogenetic and sexual *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae) in Surinam. // Copeia, 1984. No. 3. P. 713–719.
- Serena M., **1985**. Zoogeography and parthenogenetic whiptail lizards (*Cnemidophorus lemniscatus*) in the Guyanas: Evidence from skin grafts, karyotypes, and erythrocyte areas. // Journ. Biogeog. Vol. 12. P. 49–58.
- Shimotomai N., **1938**. Cytogenetische Untersuchungen über *Chrysanthemum*. // Bibliogr. Genetica. Vol. 12. P. 161–175.
- Simon J.-C., Delmotte F., Rispe C. and Crease T., **2003**. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 79. P. 151–163.
- Simpson G. G., **1944**. Tempo and mode in evolution. Columbia Univ. Press. New York. (Русск. изд. Симпсон, 1948).
- Sites J. W., Peccinini-Seale D. M., Moritz C., Wright J. W. and Brown W. M., **1990**. The evolution history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae). I. Evidence for a hybrid origin. // Evolution. Vol. 44. P. 906–921.
- Smith S. G., **1941**. A new form of spruce sawfly identified by means of its cytology and parthenogenesis. // Sci. Agric. Vol. 21. P. 244–305.
- Sofradžija A. and Berberović L., **1978**. Diploid–triploid sexual dimorphism in *Cobitis taenia taenia* L. (Cobitidae, Pisces). // Genetica (Ned.). Vol. 10. No. 3. P. 389–397.
- Soltis D. E. and Soltis P. S., **1987**. Polyploidy and breeding systems in homosporous Pteridophyta: a reevaluation. // Amer. Naturalist. Vol. 130. P. 219–232.
- Soltis D. E. and Soltis P. S., **1989**. Allopolyploid speciation in *Tragopogon*: insights from chloroplasts DNA. // Amer. Journ. of Botany. Vol. 76. P. 1119–1124.

- Soltis D. E. and Soltis P. S.*, **1993**. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. // *Critical Reviews in Plant Sciences*. Vol. 12. P. 243–273.
- Soltis P. S. and Soltis D. E.*, **2000**. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. // *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*. Vol. 97. P. 7051–7057.
- Song K., Lu P., Tang K. and Osborn T. C.*, **1995**. Rapid genome change in synthetic polyploids of *Brassica* and its implications for polyploid evolution. // *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*. Vol. 92. P. 7719–7723.
- Speicher B. R.*, **1937**. Oogenesis in a thelytokous wasp *Nemeritis canescens*. // *Journ. Morphol.* Vol. 61. P. 453–471.
- Spring J.*, **2003**. Major transitions in evolution by genome fusions: from prokaryotes to eukaryotes, metazoans, bilaterians and vertebrates. // *Journ. of Structural and Functional Genomics*. Vol. 3. P. 19–25.
- Stalker H. D.*, **1956a**. A case of polyploidy in Diptera. // *Proc. Nat. Acad. Sci. (Washington)*. Vol. 42. P. 194–199.
- Stalker H. D.*, **1956b**. On the evolution of parthenogenesis in Lonchoptera (Diptera). // *Evolution*. Vol. 10. P. 345–359.
- Stanley S. M.*, **1979**. Macroevolution, pattern and process. San Francisco.
- Stebbins G. L.*, **1947**. Types of polyploids: their classification and significance. // *Advances in Genetics*. Vol. 1. P. 403–429.
- Stebbins G. L.*, **1950**. Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press. New York. 643 p.
- Stebbins G. L.*, **1959**. The role of hybridization in evolution. *Proc. Am. Philos. Soc.* Vol. 103. P. 231–251.
- Stebbins G. L.*, **1971**. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arno Ltd. 216 p.
- Stebbins G. L.*, **1980**. Polyploidy in plants: unsolved problems and prospects. // Lewis W. H. (Ed.) *Polyploidy, Biological Relevance*. New York & London: Plenum Press.
- Stebbins, G. L.*, **1985**. Polyploidy, hybridization and the invasion of new habitats. // *Ann. MO Bot. Gard.* Vol. 72. P. 824–832.
- Stebbins G. L.*, **2004**. Concepts of Species and Genera. // *Flora of North America Association*. Chapter 11. (Страница в интернет: www.eloras.org).
- Stebbins G. L. and Major J.*, **1965**. Endemism and speciation in the California flora. // *Ecological Monographs*. Vol. 35. No. 1. P. 1–35.
- Stock M., Frynta D., Grosse W.-R., Steinlein C., Schmid M.*, **2001**. A review of the distribution of diploid, triploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in Asia including new data from Iran and Pakistan // *Asiatic Herpetol. Research*. Vol. 9. P. 77–100.
- Stock M., Schmid M., Steinlein C., Grosse W.-R.*, **1999**. Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakorum with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions. // *Italian Journ. Zoology*. Vol. 66. P. 215–232.

- Stoddart J. A., **1983**. Asexual production of planulae in the coral *Pocillopora damicornis*. // Mar. Biol. Vol. 76. P. 279–284.
- Storhas M., Weinzierl M. R. P. and Michiels N. K., **2000**. Paternal sex in parthenogenetic planarians: a tool to investigate the accumulation of deleterious mutations. // Journ. of Evolutionary Biology. Vol. 13. P. 1–8.
- Strahl B. and Allis C. D., **2000**. The language of covalent histone modifications. // Nature. Vol. 403. P. 41–45.
- Strelkova O. (Стрелкова О. С.), **1938**. Polyploidy and geographosystematic groups in the genus *Alopecurus* L. // Cytologia. Vol. 8. P. 468–480.
- Suomalainen E., **1940a**. Polyploidy in parthenogenetic Curculionidae. // Hereditas. Vol. 26. P. 51–64.
- Suomalainen E., **1940b**. Beiträge zur Zytologie der parthenogenetischen Insekten. II. *Lecanium hemisphaericum*. // Ann. Acad. Sci. Fenn. Vol. A57. P. 1–30.
- Suomalainen E., **1948**. Parthenogenesis and polyploidy in the weevils, Curculionidae. // Ann. entomol. fenn. Vol. 14 (suppl.). P. 206–212.
- Suomalainen E., **1969**. Evolution in parthenogenetic Curculionidae. // Dobzhansky T., Hecht M. and Steere W. (Eds.) Evolutionary Biology. Vol. 3. P. 261–296.
- Suomalainen E. and Saura A., **1973**. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. I. Polyploid Curculionidae. // Genetics. Vol. 74. P. 489–508.
- Suomalainen E., Saura A. and Lokki J., **1976**. Evolution of parthenogenetic insects. // Hecht M., Steere W., and Wallace B. (Eds.) Evolutionary Biology, New York & London. Vol. 9. P. 209–257.
- Suomalainen E., Saura A. and Lokki J., **1987**. Cytology and evolution of parthenogenesis. C. R. C. Press. Boca Raton. Florida. 206 p.
- Takenouchi Y., **1978**. On the chromosomes of parthenogenetic curculionid weevils in Japan. // Proc. Japan Acad. Vol. 52. No. 3. P. 126–129.
- Theisen B. F., Christensen B. and Arctander P., **1995**. Origin and clonal diversity in triploid parthenogenetic *Trichoniscus pusillus pusillus* (Isopoda, Crustacea) based upon allozyme and nucleotide sequence data. // Journ. of Evol. Biology. Vol. 8. P. 71–80.
- Thiriot-Quiévreux C., Insua-Pombo A. M. et Albert P., **1989**. Polyploidie chez un bivalve incubant *Lasaea rubra* (Montagu). // C. R. Acad. Sci. (Paris). T. 308. P. 115–120.
- Thiriot-Quiévreux C., Soyer C. J., de Bovée F. and Albert P., **1988**. Unusual chromosome complement in brooding bivalve *Lasaea consanguinea*. // Genetica. Vol. 76. P. 143–151.
- Tichomirow A. A., **1886**. Die künstliche Parthenogenese bei Insekten. // Arch. Anat., Physiol. (Physiol. Abt.) Bd Suppl. S. 35–36.
- Tichomirow A., **1902**. Eigentümlichkeiten der Entwicklung bei künstlicher Parthenogenese. // Zool. Anz. Bd 25 (671). S. 386–391.

- Timoféeff-Ressovsky N. W.*, 1939. Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen). // Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd 76. S. 158–218.
- Tinsley R. C. and Kobel H. R.* (Eds.), 1996. The biology of *Xenopus*. // Symposia of the Zool. Soc. of London. No. 68. XXII + 440 p.
- Tinsley R. C., Loumont C. and Kobel H. R.*, 1996. Geographical distribution and ecology. // Tinsley R. C., Kobel H. R. (Eds.) The biology of *Xenopus*. Symposia of the Zoological Society of London. No. 68. London. P. 35–59.
- Tinti F., Mantovani B. and Scali V.*, 1995. Reproductive features of homospecific hybridogenetically-derived stick insects suggest how unisexuals can evolve // Journ. Evol. Biol. Vol. 8. P. 81–92.
- Tinti F. and Scali V.*, 1996. Androgenesis and triploid from interacting parthenogenetic hybrid and its ancestors in stick insect. // Evolution. Vol. 50. P. 1251–1258.
- Tischler G.*, 1935 (1934). Die Bedeutung der Polyplöidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. Bd 67. S. 1–36.
- Tischler G.*, 1946. Über die Siedlungsfähigkeit der Polyploiden. // Z. Naturforsch. Bd 1. S. 157–159.
- Tischler G.*, 1955. Der Grad der Polyplöidie bei den Angiospermen in verschiedenen Grossarealen. // Cytologia. Bd 20. S. 101–118.
- Tunner H. G.*, 1974. Die Klonale Struktur einer Wasserfröschepopulation // Z. zool. Syst. und Evolut.-Forsch. Bd 12. No. 4. S. 309–314.
- Uvarov B. P.*, 1966. Grasshoppers and Locusts. A handbook of general acridology. V. 1. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 481 p.
- Uzzell Th. M.*, 1963. Natural triploidy in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum*. // Science. Vol. 139. No. 3550. P. 113–115.
- Uzzell Th. M.*, 1964. Relations of the diploid and triploid species of the *Ambystoma jeffersonianum* complex (Amphibia, Caudata). // Copeia. Vol. 2. P. 257–300.
- Uzzell Th. M.*, 1970. Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates. // Amer. Naturalist. Vol. 104. No. 939. P. 433–445.
- Uzzell Th. M., Berger L. and Günther R.*, 1975. Diploid and tripled progeny from a diploid female of *Rana esculenta* (Amphibia Salientia). // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. Vol. 127. No. 11. P. 81–91.
- Uzzell Th. M. and Goldblatt S. M.*, 1967. Serum proteins of salamanders of the *Ambystoma jeffersonianum* complex, and the origin of the triploid species of this group. // Evolution. Vol. 21. No. 2. P. 345–354.
- Uzzell Th. M., Günther R. and Berger L.*, 1977. *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic system (Amphibia Salientia). // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. Vol. 128. P. 147–171.

- Uzzell Th. M., Hotz H. and Berger L., 1980.* Genome exclusion in gametogenesis by an interspecific *Rana* hybrid: evidence from electrophoresis of individual oocytes. // Journ. Exp. Zool. Vol. 214. P. 251–259.
- Van de Peer Y., Taylo J. S., Meyer A., 2003.* Are all fishes ancient polyploids? // Journ. Struct. Funct. Genomics. Vol. 3. No. 1–4. P. 65–73.
- Van Dijk P., Hartog M. and Van Delden W., 1992.* Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media* L. // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 46. P. 315–331.
- Vandel A., 1922.* La spanandrie (disette de mâles) géographique chez un Isopode terrestre. // C. r. Acad. sci. (=Comptes rendus hebdomadaires des sciences de l'Académie des sciences). Paris. T. 174–175. P. 1742–1745.
- Vandel A., 1926.* Triplöidie et parthénogenèse chez l'Isopode, *Trichoniscus (Spiloniscus) provisorius Racovitza*. // C. r. Acad. sci. (=Comptes rendus hebdomadaires des sciences de l'Académie des sciences). Paris (série D). T. 183. P. 158–160.
- Vandel A., 1927.* Gigantisme et triploïde chez l'isopode *Trichoniscus*. // C. r. Soc. biol. (=Comptes rendus des séances de la Société de biologie et de ses filiales). Paris. T. 97. P. 57.
- Vandel A., 1928.* La parthénogénèse géographique. Contribution à l'étude biologique et cytologique de la parthénogénèse naturelle. // Bull. biol. France et Belgique. T. 62. P. 164–281.
- Vandel A., 1931.* La Parthénogénèse. Paris. 122 p.
- Vandel A., 1934.* La parthénogénèse géographique. II. Les mâles triploïdes d'origine parthénogénétique de *Trichoniscus (Spiloniscus) elizabethae* Herold. // Bull. biol. France et Belgique. T. 68. P. 419–463.
- Vandel A., 1940.* La parthénogénèse géographique. IV. Polyploïdie et distribution géographique. // Bull. biol. France et Belgique. T. 74. P. 94–100.
- Vanzolini P. E., 1970.* Unisexual *Cnemidophorus lemniscatus* in the Amazonas valley: a preliminary note (Sauria, Teiidae). // Pap. avuls. zool. [Papéis avulsos de Zoologia, São Paulo (Brazil)]. Vol. 23. P. 63–68.
- Vasil'ev V. P., Vasil'eva E. D. and Osinov A. G., 1989.* Evolution of a diploid-triploid-tetraploid complex in fishes of the genus *Cobitis* (Cobitidae). // Dawley R. M. and Bogart J. P. (Eds.). Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Bulletin 466. New York State Museum. Albany, New York. P. 153–169.
- Vavilov N. I., 1922* The law of homologous series in variation. // Journ. of Genetics. Vol. 12. No. 1. P. 47–89. (Переиздано по-русск.: Вавилов, 1935, с дополнениями и изменениями).
- Verdier M., 1960.* Sur la transmission du caractère diapause dans une rase du cricuet migrateur. 11th Int. Congr. Ent. Vienna. Vol. 1. P. 644–647.

- Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günter R. and Rosanov J. M., **1990**. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry. // *Genome*. Vol. 33. P. 619–627.
- Vinogradov A. E., Borkin L. J., Günter R. and Rosanov J. M., **1991**. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal. // *Hereditas*. Vol. 114. P. 245–251.
- Vorontsov N. N. and Lyapunova E. A., **1989**. Two ways of speciation. // *Evolutionary Biology of transient unstable populations*. Berlin–Heidelberg: Springer Verlag. P. 221–245.
- Voss S. R. and Shafer H. B., **2000**. Evolutionary genetics of metamorphic failure using wild-caught vs. laboratory axolotls (*Ambystoma mexicanum*). // *Mol. Ecol.* Vol. 9. P. 1401–1407.
- Vrijenhoek R. C., **1972**. Genetic relationships of unisexual hybrid fishes to their progenitors using lactate dehydrogenase isozymes as gene markers (*Poeciliopsis*, Poeciliidae). // *Amer. Natur.* Vol. 106. No. 952. P. 754–766.
- Vrijenhoek R. C., Angus R. A. and Schultz R. J., **1977**. Variation and heterozygosity in sexually vs. clonally reproducing populations of *Poeciliopsis*. // *Evolution*. Vol. 31. P. 767–781.
- Vyas D. K., Moritz C., Peccinini-Seale D. M., Wright J. W. and Brown W. M., **1990**. The evolution history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae). II Maternal origin and age inferred from mitochondrial DNA analyses // *Evolution*. Vol. 44. P. 922–932.
- Walker T. G., **1984**. Chromosomes and evolution in pteridophytes. // Sharma A. K. & Sharma A. (Eds.) *Chromosomes in Evolution of Eukaryotic Groups*. Vol. 2. Boca Raton (Florida): CRC. P. 104–141.
- Wallis G. P., **1987**. Mitochondrial DNA insertion polymorphism and germ line heteroplasmy in the *Triturus cristatus* complex. // *Heredity*. Vol. 5. No. 8. P. 229–238.
- Wang J., Tian L., Madlung A., Lee H.-S., Chen M., Lee J. J., Watson B., Kagochi T., Comai L. and Chen Z. J., **2004**. Stochastic and epigenetic changes of gene expression in *Arabidopsis* polyploids. // *Genetics*. Vol. 167. P. 1961–1973.
- Weider L. J., **1989**. Spatial heterogeneity and clonal structure in Arctic population of apomictic *Daphnia*. // *Ecology*. Vol. 70. No. 5. P. 1405–1413.
- Weider L. J. and Hobæk A., **2003**. Glacial refugia, haplotype distributions, and clonal richness of the *Daphnia pulex* complex in arctic Canada. // *Molecular Ecology*. Vol. 12. No. 2. P. 463–473.
- Weider L. J. and Lampert W., **1985**. Differential response of *Daphnia* genotypes to oxygen stress: Respiration rates, hemoglobin content and low-oxygen tolerance. // *Oecologia* (Berlin). Vol. 65. P. 487–491.

- Weinberg W., 1908. [On the detection of heredity in man.] // Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg. Bd 64. S. 368–382. (Перездано: On the demonstration of heredity in man. // Boyer S. H. (Ed.), 1963. Papers on human genetics. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.]
- White M. J. D., 1964. Cytogenetic mechanisms in insect reproduction. // Symposia of Roy. Entomol. Society of London. No. 2. Insect reproduction. P. 1–12.
- White M. J. D., 1966. Further studies on the cytology and distribution of the Australian parthenogenetic grasshopper, *Moraba virgo*. // Revue suisse Zool. Vol. 73. P. 383–398.
- White M. J. D., 1973. Animal cytology and evolution (3rd edition). Cambridge Univ. Press. London. 961 p.
- White M. J. D., 1978. Modes of speciation. San Francisco: W. H. Freeman & Co. 455 p.
- White M. J. D., 1980. The genetic system of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo*. // Ashburner M., and Hewitt G. M. (Eds.). Insect cytogenetics: Tenth symposium of the Royal Entomological Society of London. Oxford: Blackwell. P. 119–131.
- White M. J. D. and Contreras N., 1981. Chromosome architecture of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* and its bisexual ancestors. // Chromosome Today. Vol. 7. P. 165–175.
- White M. J. D. and Contreras N., 1982. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* and its bisexual relatives. // Cytogenet. and Cell Genet. Vol. 34. P. 168–177.
- White M. J. D., Contreras N., Cheney J. and Webb G. C., 1977. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba* (formerly *Moraba*) *virgo* and its bisexual relatives. II. Hybridization studies. // Chromosoma. Bd 61. S. 127–148.
- Whitham T. G., Morrow P. A. and Potts B. M., 1991. Conservation of hybrid plants. // Science. Vol. 254. P. 779–780.
- Willis B. L. and Ayre D. J., 1985. Asexual reproduction and genetic determination of growth form in the coral *Pavona cactus*: biochemical genetic and immunogenetic evidence. // Oecologia (Berlin). Vol. 65. P. 516–525.
- Wilson A. G., Sarich V. M. and Maxon L. R., 1974. The importance of gene rearrangement in evolution: Evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution. // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). Vol. 71. P. 3028–3030.
- Winge Ö., 1917. The chromosomes. Their numbers and general importance. // Compt. Rend. Trav. Labor. Carlsberg. Vol. 13. No. 2. P. 131–275.
- Winge Ö., 1924. Cytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weisen. // Hereditas. band 5. s. 241–286.
- Winge Ö., 1932. On the origin of constant species hybrids. // Svensk Bot. Tidskr. Bd. 26. S. 107–122.

- Winkler H., 1908. Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. // Progr. bei Bot. Bd 2. S. 293–454.
- Winkler H., 1934 (Zweite Ausgabe). Fortpflanzung der Gewächse. VII Apomixis. // Handwörterbuch der Naturwissenschaft. Jena. Bd 4. S. 451–461.
- Wittzell, H., 1999. Chloroplast DNA variation and reticulate evolution in sexual and apomictic sections of dandelion. // Molecular Ecology. Vol. 8. P. 2023–2035.
- Wright S., 1931. Evolution of mendelian populations. // Genetics. Vol. 16. No. 1. P. 97–159.
- Yakovlev V. N. and Slynko Y. V., 1997. Gametic segregation of genomes in hybrids of *Rutilus rutilus* × *Abramis brama* and *R. rutilus* × *A. ballerus* (Cyprinidae). // Book of Abstr. IX International Congress of European Ichthyologists «Fish by diversity». Napoli–Triest. Italy. P. 86–87.
- Yamaguchi M. and Lucas J. S., 1984. Natural parthenogenesis, larval development, and geographical distribution of the coral reef asteroid *Ophidiaster granifer* Lutken. // Marine Biology (Berlin). Vol. 83. P. 33–42.
- Young J. P. W., 1979. Enzyme polymorphism and cyclic parthenogenesis in *Daphnia magna*. 1. Selection and clonal diversity. // Genetics. Vol. 92. P. 953–970.
- Young J. P. W., 1983. The population structure of cyclic parthenogens. // Oxford G. S. and Rollinson D. (Eds.) Protein polymorphism: adaptive and taxonomic significance. Academic Press. London. P. 361–378.
- Zaffagnini F., 1979. Caratteristiche citologiche ed origine della partenogenesi animale diploide. I. Considerazioni cariologiche. // Lincei-Rendiconti. Vol. LXVI, fasc. 4. P. 283–289.
- Zaffagnini F., 1987. Reproduction in *Daphnia*. // Peters R. H. & de Bernardi R. (Eds.). «Daphnia». Mem. Ist. Ital. Idrobiol. T. 45. P. 245–284.
- Zaffagnini F. and Sabelli B., 1972. Karyological observations on the maturation of the summer and winter eggs of *Daphnia pulex* and *Daphnia middendorffiana*. // Chromosoma (Berl.). Bd 36. S. 193–203.
- Zaffagnini F. and Trentini M., 1980. The distribution and reproduction of *Triops cancriformis* (Bosc) in Europe (Crustacea Notostraca). // Monitore zool. ital., N. S. Vol. 14. P. 1–8.
- Zchori-Fein E., Gottlieb Y., Kelly S. E., Brown J. K., Wilson J. M., Karr T. L. and Hunter M. S., 2001. A newly discovered bacterium associated with parthenogenesis and a change in host selection behavior in parasitoid wasp. // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). Vol. 98. P. 12555–12560.
- Zhou L., Wang Y. and Gui J.-F., 2000. Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays. // Journ. Mol. Evol. Vol. 51. P. 498–506.

SUMMARY

When using the term «sexual reproduction» we usually forget that sexual process is not directly bound up with reproduction. Being the main instrument of genetic recombination, in mammals and birds it takes place in every generation and supports the diversity of genotypes. In other cases (Daphniidae, Daphniiformes, Crustacea; Aphididae, Homoptera,) it only periodically restores the genetic diversity, which has inevitably to be lost by population while its parthenogenetic reproduction. As a result, apomictic population gradually converses into a mixture of a restricted number of clones, each of them being comprised of genetically identical individuals.

Switching over to long-term parthenogenesis (or other kind of reproduction without recombination) leads to arising of genetically isolated, ordinarily all-female races. The examples of such phenomenon are the beetles (*Otiorhynchus*, Curculionidae, and *Ptinus*, Ptinidae), butterflies (*Solenobia*, Psychidae), grasshoppers (*Saga*, Tettigoniidae, and *Warramaba*, Eumastacidae), woodlouses (*Trichoniscus*, Trichoniscidae, Isopoda, Crustacea). Many of them, having acquired some karyological differences from their closest bisexual relatives, are often considered as separate clonal or hemiclinal

species (for example, parthenogenetic lizards of the genera *Cnemidophorus*, Teiidae; *Leiolepis*, Uromastycinae; *Lacerta*, *Darevskia*, Lacertidae; *Heteronotia*, Gekkonidae; gynogenetic and hybridogenetic fishes *Poecilia* and *Poeciliopsis*, Poeciliidae; caudate amphibian *Ambystoma*, Ambystomatidae; very common European frog *Rana esculenta*. Most of non-recombining races or species are characterized by higher heterozygosity and viability, many of them being of hybridogenous origin.

The study of meiosis in parthenogenetic organisms makes it possible to understand the cause of competitive success of such forms in nature and fragility of clones obtained from «normal» bisexual species in the laboratory. The matter is that the animals and plants which in natural conditions desist from true sexual reproduction, anyway give over all their chromosome set (or only part of it) to their offspring in completely unchanged condition. The successful cloning needs a deep deformation of gametogenesis, which disrupts recombination. That preserves the most fortunate combinations of characters, which, having arisen by chance, won in clonal competition. While examining different mechanisms of blocking of recombination in nature (parthenogenesis, gynogenesis, hybridogenesis *et cetera*), we elicit the most general features of clones as well as the advantages and limitations, which they show in comparison with bisexual Mayr's «biological species».

In the regions where fauna and flora has been exposed to recent considerable climatic shifts, there is a pretty good number of clonal forms in many plant and animalian taxa. Within the groups, which are able to nonrecombining reproduction, the rapid increase in number of «species» is forma-

tion of new usually highly heterozygous clones, which are able to disperse to unsettled lands (to free geographical localities or ecological niches). The main source of new clonal forms (except some contribution produced by mutations) are extant populations of bisexual species, which, owing to recombination, can quickly generate a rich spectrum of variability by means of new allelic combinations.

Possessing a rich genotypic diversity species are fit to wide scale of environmental conditions. So, they can survive in spite of considerable climatic changes. However, *due to the genetic polymorphism of the species, each time the quota of its fittest individuals is rather low*. As concerns clones, which are germinated by bisexual species, owing to the genetic uniformity, they are of a very low evolutionary potency, being compared to ancestral bisexual populations. Nevertheless, *the chancy clones are entirely composed of elite individuals, that are most adopted to current environment*. Just those clonal animals and plants do well within main part of a species range. In contrast with clones, bisexual populations are enforced to settle in refuge of rather restricted space and unsteady environmental conditions, where they succeed to survive due to their much higher evolutionary potency, caused by genetic polymorphism.

So, after blocking of recombination a polymorphic population of bisexual species transforms into a restricted number of clones (in extreme case — into one clone). A genotypic composition determines the fortune of local populations and finally of a species. Contrast differences between common bisexual species and the clonal ones are as follows:

• The competition between clones together with the genetic drift leads to rapid decrease of their number (in extreme case — to one clone). In such situation the **number of alleles** in each locus inevitably **declines**.

• Any clonal «population» consists of individuals, which are the fittest to current environmental conditions and can force out the ancestral bisexual population to periphery of the species range. So, the chancy **clone can obtain some features of species**.

• Being polymorphic and, therefore, capable of evolution, a bisexual species can give rise to clones, but not *vice versa*. **A clone** is vulnerable, dependent and thus **ephemeral**.

• **A species** is the result of historical development. **It inherits a considerable portion of ancestral genetic polymorphism**.

This book is mainly devoted to clonal populations and species. However some conclusions based on the analysis of them seem to be useful for deeper understanding of evolution of bisexual forms.

The reticulate speciation (integration of parts of different genomes) mostly leads to disruption of meiosis. That is why the species of a hybrid origin usually breed by means of parthenogenesis (or by other apomictic ways). Only rarely (in *Xenopus* and Octodontidae) the chromosome sets of an amphihaploid hybrid doubles and becomes polyploid. It allows to restore meiosis and bisexual reproduction, which are usually considered as a necessary attribute of successful evolution.

It has been recognized that selection in a bisexual species with normal recombination deals with a large set of diverse alleles in polymorphic loci. At the same time, only a restricted number of individuals can be involved in hybrid speciation, that makes an effect of a very narrow «bottle neck». As a result a new born hybrid species has a lack of rare alleles, making selection ineffective.

However the studies of genomes of vertebrate animals and many families of flowering plants show that they have undoubtedly passed through polyploidization or may be also hybridization. Hence, in spite of extremely low number of initial individuals, species of hybrid origin, like many invasive ones, preserve the capacity for successful evolution. It proves that they could rapidly evoke from some source high genetic polymorphism, accumulated by their ancestors. It is possible that «*a library of old alleles*», which had been previously approved by selection is saved (as well as nearly all genetic information of eukaryotic organisms) in nuclear DNA, but only in some of its silent portions.

The sense of this hypothesis is that *the DNA fragments which correspond to many previously active alleles are probably saved in genome of each individual*. The longer an allele exists as a working gene, the higher is possibility that it is copied into the silent portions of the genome. The results of recombination between the sequence of a working gene and the silent fragments are usually considered as mutations, though in reality *in most cases the emergence of a new working allele* (including reverse mutations) is probably *caused by transposition of the genetic text of the old allele from «the library» to working locus*.

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|-----|
| Предисловие редактора..... | 5 |
| Предисловие автора | 8 |
| <i>Предварительные замечания</i> | 11 |
| Глава 1. Хорошо изученные примеры клонирующихся форм | 15 |
| 1.1. Дафнии. Остановка рекомбинации на сезон | 15 |
| 1.2. Жуки-долгоносики. Прекращение рекомбинации на многие годы или века | 20 |
| 1.3. Бразильские ящерицы. Отказ от рекомбинации навеки | 28 |
| 1.4. Общие свойства клональных форм, их отличие от обычных двуполых видов | 35 |
| Глава 2. Девственное развитие в природе и лаборатории | 42 |
| 2.1. Отчего бывают так немощны партеногенетические клоны, полученные в эксперименте от обычных двуполых видов? | 42 |
| 2.2. Половой процесс и размножение | 44 |
| 2.3. Мейоз у обычных двуполых видов | 46 |
| 2.4. Мейоз при партеногенезе | 49 |
| Глава 3. Естественные клонирующиеся расы и виды: аристократы или дегенераты? | 61 |
| 3.1. Механизмы остановки рекомбинации, наблюдающиеся у естественных клонирующихся форм | 61 |
| 3.1.1. Партеногенез | 61 |
| 3.1.2. Гиногенез | 63 |
| 3.1.3. Гибридогенез | 72 |
| 3.1.4. Андрогенез | 84 |
| 3.1.5. Полиплоидия | 95 |
| 3.1.6. Апомиксис растений | 104 |
| 3.1.7. Партеногенез, индуцированный бактериями | 107 |
| 3.1.8. Другие механизмы ограничения и остановки рекомбинации | 109 |

| | |
|--|-----|
| 3.2. Распределение полиплоидов и других клонирующихся форм по ветвям филогенетического древа животных и растений | 117 |
| 3.3. География полиплоидов | 129 |
| 3.4. Эволюционный потенциал «хорошего» вида в сравнении с «удачным» клоном | 140 |
| 3.5. Краткие итоги. Преимущества клонирования и неизбежные издержки двуполого размножения | 146 |
| <i>Глава 4 (лишняя). Ограничение рекомбинации при двуполом размножении</i> | 150 |
| 4.1. Гибридизация как путь к обособлению таксона | 154 |
| 4.1.1. Гибридизация и изоляция | 156 |
| 4.1.2. Преимущества гибридного кариотипа | 158 |
| 4.1.3. Объединение и обеднение генетического полиморфизма при сетчатом видообразовании | 168 |
| 4.1.4. Неселективная утеря генетического полиморфизма в двуполых и в клональных популяциях | 171 |
| 4.1.5. Таксономическое положение гибридных видов | 175 |
| 4.2. Сохранение эволюционных способностей при сетчатом видообразовании | 177 |
| 4.2.1. Совместимо ли ограничение рекомбинации с двуполым размножением? | 178 |
| 4.2.2. Полиплоидные африканские шпорцевые лягушки <i>Xenopus</i> | 186 |
| 4.2.3. Тетраплоидные южноамериканские грызуны <i>Ostodontidae</i> | 203 |
| 4.2.4. Могут ли клональные виды вернуться к половому размножению? | 213 |
| 4.2.5. Библиотека старых аллелей: воспоминания о будущем | 220 |
| <i>Литература</i> | 236 |
| <i>Summary</i> | 279 |

CONTENTS

| | |
|---|-----|
| Editor's preface | 5 |
| Author's preface | 8 |
| Chapter 1. Well known examples of clonal forms | 15 |
| 1.1. Water fleas (<i>Daphnia</i>) Blocking of recombination for a season | 15 |
| 1.2. Weevils (Curculionidae). Blocking of recombination for many years or centuries | 20 |
| 1.3. Brazilian lizards (racerunners, genus <i>Cnemidophorus</i>). Rejection of recombination forever | 28 |
| 1.4. General features of clonal forms. The differences between clonal and bisexual species | 35 |
| Chapter 2. Apomictic reproduction in nature and laboratory | 42 |
| 2.1. Why do parthenogenetic clones, which are experimentally obtained from ordinary bisexual species, appear to be so feeble? | 42 |
| 2.2. Sexual process and reproduction | 44 |
| 2.3. Meiosis in common bisexual species | 46 |
| 2.4. Meiosis in parthenogenetic forms | 49 |
| Chapter 3. Natural clonal races and species: aristocrats or degenerates? | 61 |
| 3.1. The mechanisms of blocking of recombination | 61 |
| 3.1.1. Parthenogenesis | 61 |
| 3.1.1. Gynogenesis | 63 |
| 3.1.1. Hybridogenesis | 72 |
| 3.1.1. Androgenesis | 84 |
| 3.1.1. Polyploidy | 95 |
| 3.1.1. Plant apomixis | 104 |
| 3.1.7. Parthenogenesis induced by bacteria | 107 |
| 3.1.1. Other mechanisms of apomixis | 109 |
| 3.2. The distribution of clonal and polyploid forms within the Animal and Plant Kingdoms | 117 |
| 3.3. Geography of polyploids | 129 |
| 3.4. The evolutionary potential of a «good» species in comparison with «chancy» clones | 140 |

| | |
|--|-----|
| 3.5. Brief results. The advantages of cloning and inevitable trade-offs of bisexual reproduction | 146 |
| <i>Chapter 4 (redundant). Restriction of recombination in bisexual species</i> | 150 |
| 4.1. Hybridization as a way to separate taxon | 154 |
| 4.1.1. Hybridization and isolation | 156 |
| 4.1.2. The advantages of hybrid karyotype | 158 |
| 4.1.3. Integration and impoverishment of genetic polymorphism in the course of reticulate speciation | 168 |
| 4.1.4. Unselective loss of genetic polymorphism in bisexual and clonal populations | 171 |
| 4.1.5. The taxonomic position of hybrid species | 175 |
| 4.2. Conservation of evolutionary potential after reticulate speciation | 177 |
| 4.2.1. Compatibility of bisexual reproduction with restriction of recombination | 178 |
| 4.2.2. The polyploid African clawed frogs (<i>Xenopus</i>) | 186 |
| 4.2.3. The tetraploid south-American rodents (Octodontidae) | 203 |
| 4.2.4. Can the clonal species revert to bisexual reproduction? | 213 |
| 4.2.5. The library of «antique» alleles: the remembrance of the future | 220 |
| <i>Literature</i> | 236 |
| <i>Summary</i> | 279 |

Гребельный Сергей Дмитриевич

**КЛОНИРОВАНИЕ
В ПРИРОДЕ
РОЛЬ ОСТАНОВКИ
ГЕНЕТИЧЕСКОЙ РЕКОМБИНАЦИИ
В ФОРМИРОВАНИИ ФАУНЫ И ФЛОРЫ**

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН
План 2008 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Изготовление оригинал-макета *Е. Н. Грузов*

Подписано к печати 07.07.08. Формат 60×84^{1/16}.
Гарнитура Times New Roman. Печать офсетная. Печ. л. 16.74.
Тираж 500 экз.

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1
Типография изд-ва «Геликон», 199053, СПб., В.О., 1-я линия, 28