

УДК 598.113.6

© 1991 г.

И.С. ДАРЕВСКИЙ, Ф.Д. ДАНИЕЛЯН, Ю.М. РОЗАНОВ, Т.М. СОКОЛОВА

**ВНУТРИКЛОНАЛЬНОЕ СПАРИВАНИЕ И ЕГО ВЕРОЯТНОЕ
ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ В ГРУППЕ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ
СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *ARCHAEOLACERTA***

В изолированной популяции одного из кавказских партеногенетических видов скальных ящериц (*Archaeolacerta unisexualis* Dar.) выявлены единичные фертильные триплоидные самцы и стерильные интерсексы. Обосновывается предположение, что первые из них получаются в результате внутриклонального спаривания партеногенетических самок со спонтанно возникающими диплоидными самцами своего вида. Спаривание образующихся таким путем триплоидных самцов с партеногенетическими самками в свою очередь приводит к появлению в их потомстве стерильных интерсексуальных особей. В исследованной популяции обнаружена одна диплоидная женская особь, образовавшаяся в результате спаривания самки симпатрического однополого вида *A. armeniaca* с диплоидным или триплоидным самцом *A. unisexualis*. Установленная впервые у пресмыкающихся естественная гибридизация между симпатрическими однополыми видами оценивается как вероятный фактор формообразования в полиморфной группе кавказских скальных ящериц рода *Archaeolacerta*.

Рядом предшествующих исследований было показано, что в партеногенетических популяциях четырех кавказских видов скальных ящериц рода *Archaeolacerta* периодически возникают единичные диплоидные и триплоидные мужские особи, репродуктивная возможность, а следовательно, и эволюционное значение которых оставалось невыясненным. Высказывалось предположение, что диплоидные самцы, ранее изученные авторами у вида *A. armeniaca*, образуются спонтанно в результате гормонального переопределения пола (Darevsky, Kuprijanova, 1982; Darevsky et al., 1978). Что же касается триплоидных как мужских, так и женских особей, то во всех описанных ранее случаях они имели гибридное происхождение, т. е. появлялись в результате спаривания диплоидных партеногенетических самок с самцами одного из симпатрических бисексуальных видов (Darevsky et al., 1985).

В связи со сказанным выше значительный интерес представляет нахождение нами мужских триплоидных особей в одной из популяций партеногенетического вида *A. unisexualis* Dar., населяющей ущелье р. Мармарик в центральной Армении. В указанном районе эта ящерица симпатрична только с однополым видом *A. armeniaca* Méh., что исключает возможность возникновения встреченных здесь триплоидных индивидов в результате межвидовой гибридизации.

В данной работе авторами комплексно исследованы триплоидные особи *A. unisexualis*, рассмотрены возможные механизмы их образования и оценено вероятное эволюционное значение этого феномена.

В общей сложности в 1984–1988 гг. в ущелье р. Мармарик было обнаружено 11 взрослых триплоидов *A. unisexualis* среди более чем тысячи отловленных здесь и просмотренных с целью определения пола партеногенетических самок этого вида. Триплоидные индивиды были выявлены в природе вначале визуально благодаря сравнительно крупным размерам и более яркой окраске тела, напоминающей такую у самцов некоторых бисексуальных видов. Для определения содержания ДНК в эритроцитах периферической крови и последующего точного установления плоиднос-

ти применяли метод проточной цитофлуориметрии, при котором в качестве объекта со стандартным содержанием ДНК использовали тимоциты самца белой беспородной мыши. Капли крови, выступавшие при отрезании части хвоста, смывали стандартным раствором Версена, получая таким путем 3–5 мл клеточной суспензии с концентрацией 10^6 кл./мл. К 0,9 мл суспензии с эритроцитами добавляли 0,1 мл суспензии тимоцитов, содержавшей около 10^6 клеток. Цитохимическую обработку и окраску проводили затем по методу, аналогичному описанному Барлоги с соавторами (Barlogie, et al., 1976), модифицированному одним из авторов (Переверзев и др., 1985). К 1,0 мл смешанной клеточной суспензии добавляли последовательно 0,1%-ный раствор Тритона X-100, 0,02 мл раствора бромистого этидия, 0,04 мл раствора оливомуцина и 0,05 мл 0,3 М раствора $MgCl_2$. Концентрация исходных водных растворов красителей составляла 1 мг/мл. Окрашивание проводили при температуре 4° в течение 4–5 ч. Измерения выполняли затем на проточном цитофлуориметре, созданном на базе люминесцентного микроскопа ЛЮАМ-И фирмы ЛОМО. В ветви возбуждения использовали светофильтры СС-15/4 мм и ЗС-24 (2 мм), в ветви регистрации – ОС-17 (2 мм) и ЖЗС-19 (2 мм). Скорость анализа 100–500 кл./с. Каждое отдельное измерение включало анализ интенсивности флуоресценции не менее 5000 клеток. Шкала анализатора состояла из 128 каналов.

Все полученные ДНК-гистограммы имели два узких пика, один из которых соответствовал исследуемым эритроцитам, а другой – стандартным клеткам, причем пик тимоцитов всегда располагался в области больших номеров каналов. Коэффициент вариации пиков ДНК-гистограмм, т. е. случайная относительная погрешность измерения содержания ДНК в клетках одной и той же популяции, составляла 1,0–1,4%. По данным значений номеров модельных каналов пиков ДНК-гистограмм подсчитывали индекс содержания ДНК в эритроцитах ящерицы в единицах генома мыши. Для каждой особи проводили не менее трех измерений. Для сравнения использовали диплоидных самок *A. unisexualis* и *A. armeniaca*. Гистологическое изучение фиксированных Бузном гонад проводили на изготовленных по стандартной методике серийных парафиновых срезах, окрашенных гематоксилином-эозином. Исследовали также окрашенные мазки семенников и их придатков.

Пробы крови, мышц и части отловленных в исследованной популяции диплоидных и триплоидных ящериц анализировали путем электрофореза, для чего использовали дискэлектрофорез в полиакриламидном геле. Каждый образец разделяли в 5%- и 10%-ном геле. Методика обработки тканей, буферов и биохимического окрашивания была заимствована из известных работ ряда зарубежных авторов (Selander et al., 1971; Allendorf et al., 1977; Shaw, Prasad, 1970). Список исследованных тканей и использованных буферов, ферментных и не ферментных белков приведен в табл. 1. Для выяснения степени генетической однородности разноплоидных особей *A. unisexualis* применяли метод пересадки южных трансплантатов по методике, успешно использованной нами ранее (Даревский, Даниелян, 1979).

Исследованные нами 11 особей триплоидных ящериц можно разделить на две группы, отчетливо различающихся как по внешнему фенотипу, так и особенностям внутреннего строения половых органов. К более многочисленной первой группе принадлежат шесть фенотипически хорошо выраженных самцов, характеризующихся сравнительно крупной головой, слабо зеленоватым цветом спины и яркими голубыми пятнами по сторонам груди и краям наружного ряда брюшных щитков. У всех самцов хорошо выражены бедренные поры и полностью развиты мужские гениталии. Вторую группу составили пять взрослых особей, отличающихся от нормальных самок *A. unisexualis* несколько более яркой окраской сетчатого рисунка спины и сравнительно большими пропорциями головы. Характерные для самцов яркие голубые пятна на боках тела у них отсутствовали.

Различия между особями обеих групп четко прослеживаются и в строении их внутренних половых органов. Все шесть самцов имели нормально развитые семенни-

Ферментные и неферментные белки, буферные системы и ткани, использованные при электрофоретическом анализе диплоидных и триплоидных ящериц

Фермент или неферментный белок	Обозначение по номенклатуре 1973 г.	Лocus	Буфер*	Ткань**
α-Глицерофосфат дегидрогеназа	1.1.1.	ГФДГ	ТЦ	М
Малатдегидрогеназа	1.1.1.37	МДГ-м	ТГ	М
НАД-зависимая Малик энзим	1.1.1.40	МЕ-с	ТГ	М
Изоцитратдегидрогеназа	1.1.1.42	ИДГ-м ИДГ-с	ТЦ	М
Глюкоза-6-фосфат дегидрогеназа	1.1.1.49	ГФД	ТГ	М
6-фосфоглюконат дегидрогеназа	1.1.1.44	6-ФГД	ТГ	М
Эстеразы сыворотки крови	3.1.1.1.	ЭСТ-1 ЭСТ-2	ТГ	С
Эстеразы мышц	—	ЭСТ-1 ЭСТ-2 ЭСТ-3	ТГ	М
Белки сыворотки крови	—	Пре-альб I II	ТГ	С

*ТГ — трис-глицериновая, рН 8,3; ТЦ — трис-цитратная, рН 7,0.

**М — мышцы; С — сыворотка крови.

ки с увеличенными придатками, причем у четырех из них имелись также редуцированные яйцеводы (рис. 1). На мазках семенников отчетливо просматривались многочисленные сперматиды и единичные зрелые сперматозоиды. По наблюдениям в природе, эти самцы обладают нормальной половой активностью, преследуют самок и предпринимают попытки спаривания. Косвенным свидетельством действительно происшедшего спаривания служили характерные следы на брюхе отловленных здесь самок, оставленные при копуляции челюстями удерживающих их самцов. Что касается ящериц второй группы, то они имели полностью развитые яйцеводы и сильно редуцированные гонады в виде одного или двух округлых образований, напоминающих уменьшенный семенник. Особый интерес представляет проведенное гистологическое изучение этих образований. Выяснилось, что они представляют собой характерные для интерсексуальных особей так называемые "овосеменники", образованные из сочетания элементов мужской и женской гонад. На полученных срезах отчетливо видны заполненные желтком растущие овоциты, клетки многослойного фолликулярного эпителия и недоразвитые семенные каналцы (рис. 2), что свидетельствует о несомненной стерильности исследованных индивидов.

Методами проточной цитофлуориметрии установлено, что как мужские, так и интерсексуальные особи *A. unisexualis* триплоидны, причем содержание ДНК в клетках крови у триплоидов первой и второй групп оказалось сходным (табл. 2).

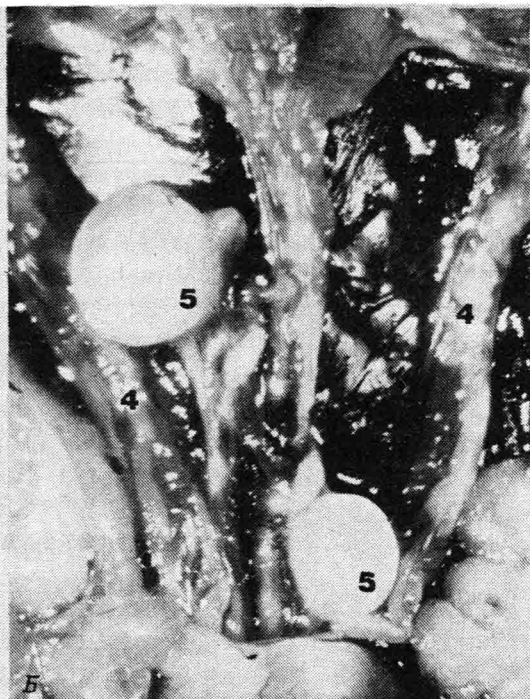
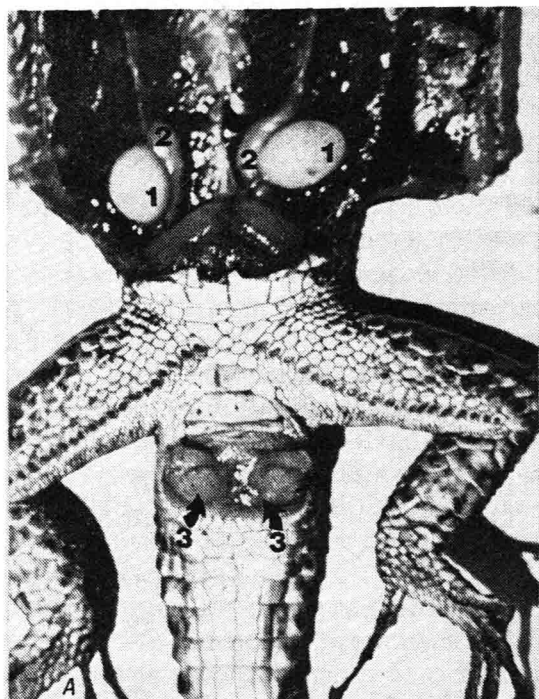


Рис. 1. Половые органы триплоидного самца (А) и триплоидного интерсекса (Б) *A. unisexialis*: 1 — семенники, 2 — придатки семенников, 3 — наружные гениталии, 4 — редуцированные яйцеводы, 5 — овосеменники

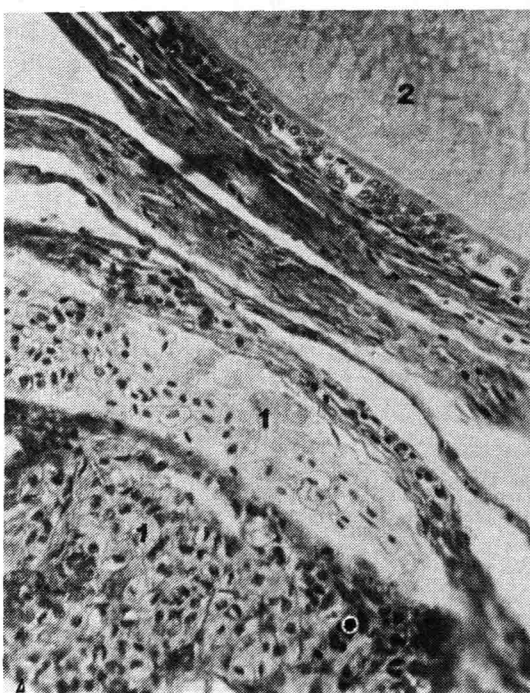


Рис. 2. Поперечные срезы через левый (А) и правый (Б) овосеменники интерсексуальной особи *A. unisexialis*: 1 — семенники, 2 — овоциты

Содержание ДНК в эритроцитах крови триплоидных и диплоидных ящериц

Вид	Результат отдельных измерений	Среднее значение	Диплоидный индекс	Плоидность
<i>A. unisexualis</i> (самец)	0,877; 0,877; 0,882	0,88	1,54	3п
<i>A. unisexualis</i> (интерсекс)	0,880; 0,881; 0,882	0,88	1,54	3п
<i>A. unisexualis</i> (самка)	0,575; 0,572; 0,574	0,57	1,0	2п
<i>A. armeniaca</i> (самка)	0,574; 0,572; 0,574	0,57	1,0	2п
Женский гибрид <i>A. armeniaca</i> × <i>A. unisexualis</i>	0,569; 0,569; 0,568	0,57	1,0	2п

Таблица 3

Некоторые морфологические признаки триплоидных особей и диплоидных партеногенетических самок *A. unisexualis* из ущелья р. Мармарик

Признак	Триплоидные самцы	Триплоидные интерсексы	Диплоидные самки
Длина туловища с головой, мм	70, 67, 73, 69, 70, 67	65, 61, 71, 69, 68, 68	60—68
Число чешуй вокруг середины тела	52, 50, 51, 49, 50, 52	50, 49, 49, 50, 54	49—54
Число чешуй по средней линии горла до воротника	25, 27, 27, 26, 27, 28	28, 26, 27, 26, 28	24—28
Число щитков в одном ряду между центрально-височным и барабанным	2, 2, 2, 3, 2, 2	2	2—3
Число крупных щитков впереди анального	1	1	1—2
Число туловищных чешуй, приходящихся на один крайний брюшной щиток	2, 3, 2, 2, 2, 2	2, 2, 2, 3, 2	2—3
Прижизненная окраска верхней стороны тела	Слабо зеленоватая с яркими голубыми пятнами по сторонам груди и по краям брюшных щитков	Буровато-коричневая с четким сетчатым рисунком. На боках тела 1—2 голубых пятна	Коричневато-бежевая или темно-песочная. По бокам тела. расположено по 1—2 голубых пятна

Поскольку исследованная нами популяция *A. unisexualis* в ущелье р. Мармарик аллопатрична по отношению ко всем живущим в Закавказье двуполым видам скальных ящериц, гибридная природа обнаруженных здесь триплоидных особей этого вида должна быть исключена. На отсутствие межвидовой гибридизации указывают и характерные фенотипические признаки триплоидных индивидов, отличающихся от диплоидных самок своего вида лишь отмеченными выше признаками полового диморфизма (табл. 3). В противоположность этому, все известные у скальных ящериц гибридные аллотриплоидные особи обоих полов характеризуются обычно промежуточными признаками фенотипа (Darevsky, Kulikova, 1961; Darevsky et al., 1985). В частности, это относится и к аллотриплоидным гибридам *A. valentini* × *A. unisexualis*, описанным из некоторых районов горной Армении.

Поскольку триплоидные особи *A. unisexualis* периодически появляются в потомстве диплоидных партеногенетических самок, возникновение их таким путем требует своего объяснения. Наиболее вероятно предположение, что эти мужские особи образуются в результате спаривания партеногенетических самок с диплоидными самцами своего вида. Такие фертильные самцы, как уже отмечалось, описаны у близкого однополого вида *A. armeniaca*, и вполне вероятно поэтому существование их также в изученной популяции *A. unisexualis*. Если это предположение верно, то триплоидные индивиды этого вида образуются обычным в таких случаях путем, т. е. в результате слияния гаплоидного спермия с нередуцированной диплоидной яйцеклеткой. Именно таким образом образуются у скальных ящериц, многочисленные известные у них аллотриплоидные межвидовые гибриды (Darevsky et al., 1985). В этом случае понятна и сравнительная редкость таких триплоидных индивидов, поскольку при спаривании партеногенетических самок у них оплодотворяется обычно только часть выпадающих в яйцеводы нередуцированных яиц (Darevsky, Danielyan, 1968).

Указанный механизм здесь тот же, что и при возникновении автотриплоидов, известных у некоторых двуполых видов ящериц, когда в результате выпадания редукционного деления образующиеся в мейозе диплоидные яйцеклетки оплодотворяются затем при спаривании с самцами своего вида (Cole, 1983; Moritz, King, 1985).

Закономерно возникает вопрос, почему среди триплоидных индивидов в исследованной популяции обнаружены как фенотипически четко выраженные самцы, так и внешне мало отличающиеся от самок стерильные интерсексы. Причина этого феномена кроется, по-видимому, в том, что аутоотриплоидные самцы в свою очередь могут продуктивно спариваться с диплоидными партеногенетическими самками. Такое допущение вытекает как из описанного выше нормального строения их гонад, так и из непосредственных наблюдений в природе, свидетельствующих об их способности к спариванию. Хотя триплоидные самцы из-за образования в мейозе анеуплоидных гамет, как правило, бывают стерильны, в отдельных случаях у них могут формироваться сбалансированные (диплоидные и триплоидные) сперматозоиды, обеспечивающие возможность продуктивного спаривания. Такая частичная фертильность ранее была уже обнаружена нами у аллотриплоидных мужских особей, образующихся при гибридизации бисексуального вида *A. raddei* с самками симпатрического однополого вида *A. rostombekovi* (Darevsky et al., 1986). С большой долей вероятности можно полагать, что стерильные интерсексы получают именно в результате такого спаривания, возможно, как следствие недостаточной сбалансированности гаплоидных спермиев, образующихся в мейозе триплоидных самцов (рис. 3).

Не исключены, впрочем, и другие цитолого-генетические механизмы обнаруженного феномена. Так, в последнее время было высказано предположение, что автотриплоиды *A. unisexualis* образуются в результате перестройки генома в мейозе некоторых диплоидных самок этого партеногенетического вида (Kupriyanova, 1989).

Негибридная природа триплоидных особей подтверждается также опытами по пересадке кожных трансплантатов. Применение этого метода особенно перспективно при изучении однополых партеногенетических или гиногенетических видов, которые благодаря клональному наследованию обладают гистосовместимыми генами и

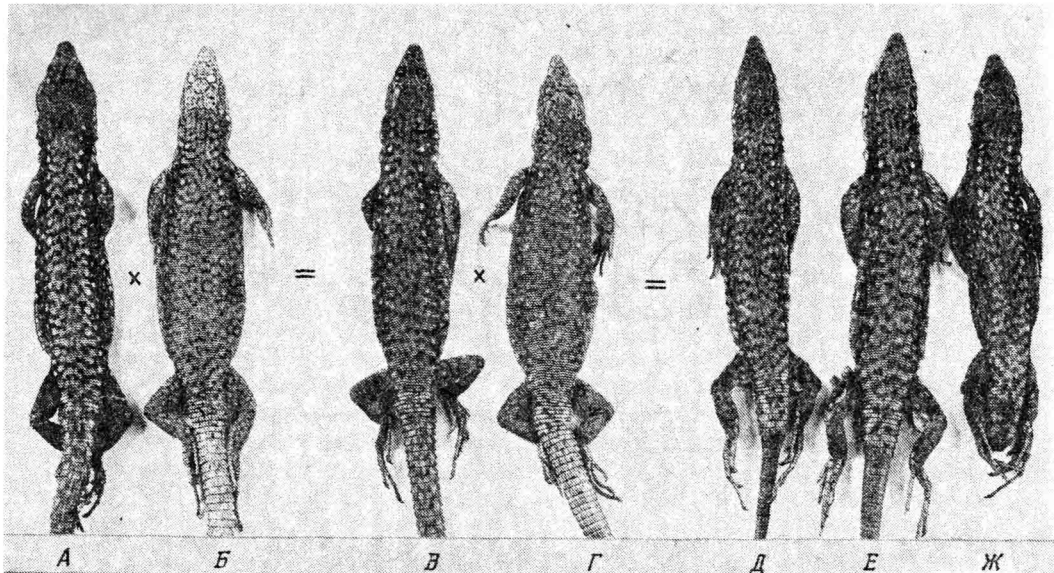


Рис. 3. Вероятная схема внутриклонального спаривания с получением в потомстве триплоидных самцов и интерсексуальных особей *A. unisexuаlis*: А — диплоидный самец; Б, Г — диплоидные партеногенетические самки; В — триплоидный самец; Д, Е, Ж — триплоидные интерсексы

генетически почти или полностью однородны. Отсутствие реакции отторжения при аллогенных пересадках между особями внутри таких видов может служить поэтому косвенным свидетельством их моноклонального происхождения. Ранее путем пересадок лоскутов кожи между особями *A. unisexuаlis* из различных частей ареала было показано, что все они принадлежат одному клону, видимо, берущему начало от общей самки-прародительницы (Даревский, Даниелян, 1979). Этот же метод был применен нами при выяснении степени генетической близости диплоидных и триплоидных особей из ущелья р. Мармарик. В опыте по пересадкам использовали одного триплоидного самца, двух триплоидных интерсексов и двух диплоидных самок. При этом каждая из пяти исследованных особей служила одновременно и донором и реципиентом, т. е. получала трансплантаты от всех задействованных в эксперименте ящериц (рис. 4). Из 24 пересаженных таким образом трансплантатов у четырех на 4–7-е сутки наблюдалось полное отторжение, видимо, в результате механического смещения лоскута. Остальные 20 кожных лоскутов полностью прижились и оставались в таком состоянии на протяжении 230 суток, пока длился эксперимент. Фактически уже на 20–25-й день пересаженные лоскуты становились почти не отличимы от окружающей их чешуйчатой кожи (рис. 5). Полученные результаты свидетельствуют о генетической однородности диплоидных и триплоидных особей по признаку тканевой совместимости и, следовательно, исключают возможность их происхождения в результате межвидовой гибридизации.

Как мы уже отмечали, в пределах исследованной популяции в ущелье р. Мармарик *A. unisexuаlis* обитает в симпатрии с широко распространенным партеногенетическим видом *A. armeniaca* Méhely. Поэтому, теоретически рассуждая, можно ожидать, что наряду с внутриклональными "гибридами" (*A. unisexuаlis* ♂ × *A. unisexuаlis* ♀) здесь могут быть встречены и истинные гибридные особи, происходящие от спаривания самок *A. armeniaca* с самцами *A. unisexuаlis*. Действительно, просмотр большого числа отловленных здесь в 1985–1987 гг. особей позволил выявить среди них единственную образовавшуюся таким путем гибридную самку, которую мы на основании морфологических признаков предположительно идентифицировали как гибрида между названными симпатрическими видами. Правильность такого предположения была подтверждена затем методом сравнительного электрофореза белков.

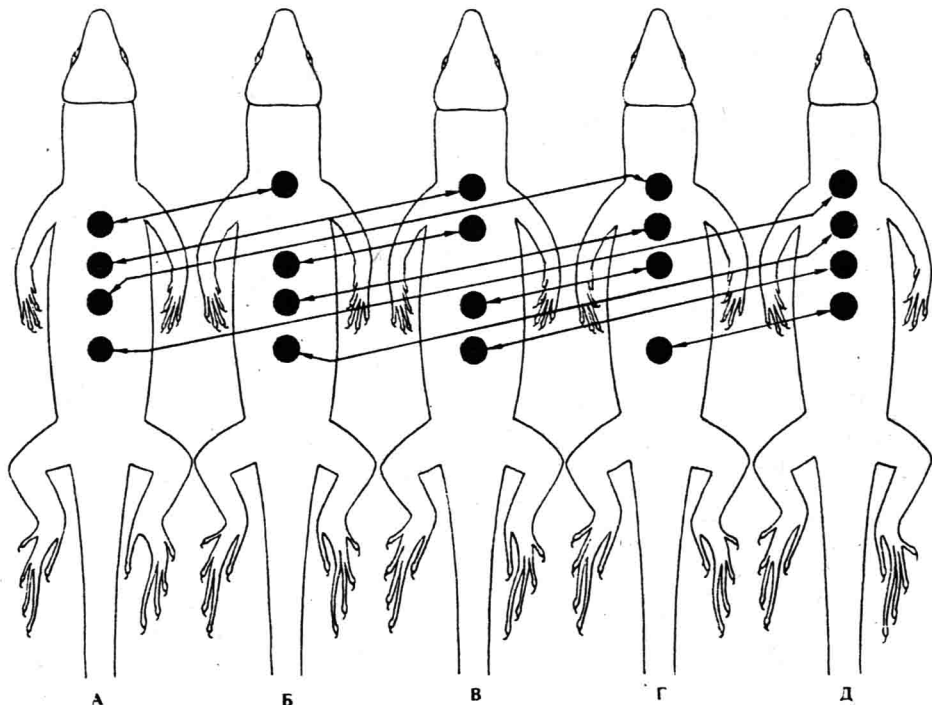


Рис. 4. Схема пересадок кожных трансплантатов между диплоидными и триплоидными особями *A. unisexualis*: А, Д – диплоидные партеногенетические самки; Б – триплоидный самец; В, Г – триплоидные интерсексуальные особи

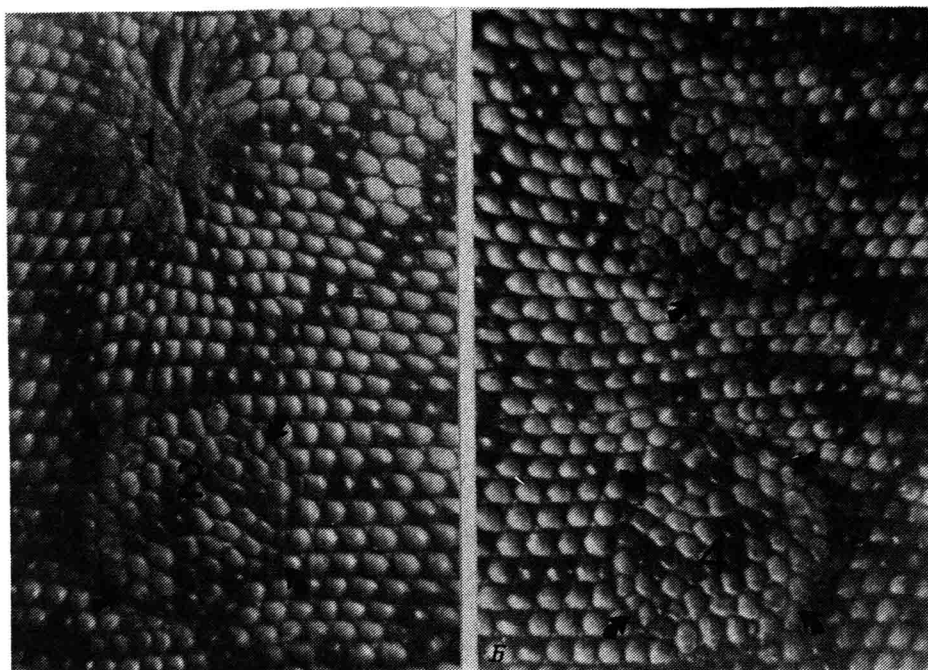


Рис. 5. Внешний вид пересаженных кожных трансплантатов на верхней стороне тела диплоидной (А) и триплоидной (Б) особей *A. unisexualis*: 1 – шрам на месте механического отторжения трансплантата; 2,3,4 – полностью прижившиеся округлые кожные трансплантаты (выделены стрелками)

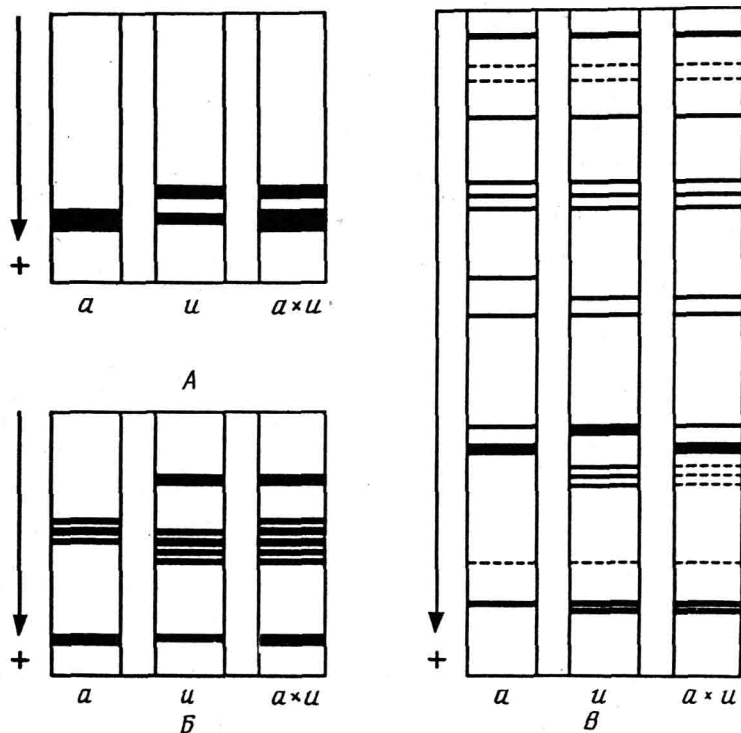


Рис. 6. Электрофоретические фенотипы эстеразы сыворотки крови (А), эстеразы печени (Б) и белков сыворотки крови (В): *a* — *A. armeniaca*, *u* — *A. unisexualis*, *a × u* — гибрид *A. armeniaca* × *A. unisexualis*

Электрофоретическое исследование *A. armeniaca* и *A. unisexualis* показало, что они имеют различные фенотипы эстераз сыворотки крови и мышц, а также пре-альбуминовой фракции при окраске на общий белок. У обоих видов эстеразы сыворотки крови представлены основной широкой интенсивно окрашенной полосой, мигрирующей в направлении анода, и менее широкой, слабее окрашенной полосой, мигрирующей в направлении анода, и менее широкой, слабее окрашенной сателлитной фракцией, непосредственно предшествующей первой (рис. 6). Обе зоны мигрируют совместно, но первую окрашивали α -, а вторую — β -нафтолом. Поскольку при окрашивании они имели разные цветовые оттенки, их можно было легко разделить и идентифицировать.

Эстеразы мышц у обоих видов также оказались видоспецифичны, но схема их выглядит более сложно. Если в анодной зоне каких-либо различий в подвижности не проявилось, то в области катода наблюдаются четкие различия в наличии и подвижности зон электрофоретического спектра. Самая медленная фракция при этом хорошо выражена у *A. unisexualis* и полностью отсутствует у *A. armeniaca*. У каждого вида обнаружались также различия в подвижности промежуточных зон эстераз. Видоспецифичными оказались и пре-альбуминовые фракции при окрашивании на общий белок. У *A. unisexualis* здесь наблюдаются две, а у *A. armeniaca* — одна зона. Таким образом, у родительских видов выявлено по крайней мере три видоспецифичных электрофоретических фенотипа. При сравнении их с соответствующими фенотипами предполагаемого гибрида выяснилось, что каждая основная зона его электрофоретического фенотипа по подвижности соответствует одной из зон, характерных для обоих родительских видов, что указывает на истинную гибридную природу этой особи.

По эстеразам сыворотки крови гибрид имеет наиболее подвижную анодную зону, сходную с таковой у *A. armeniaca*, а его катодная зона обнаруживает подвижность, одинаковую с выявленной у *A. unisexualis*. Катодная зона мышечных эстераз гибрида

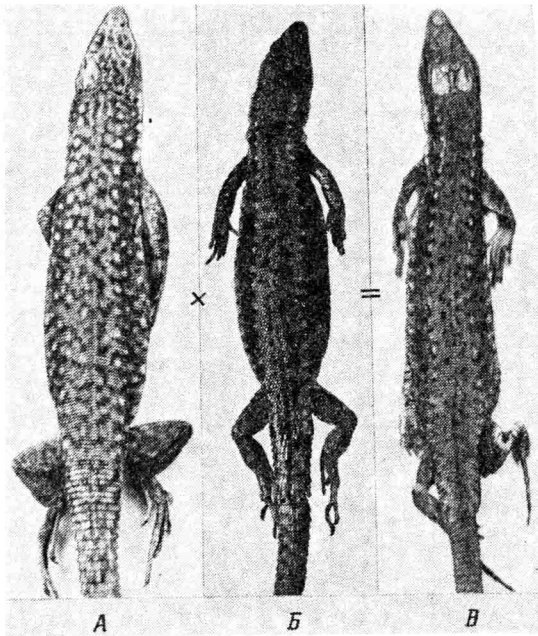


Рис. 7. Схема гибридизации между партеногенетическими видами *A. unisexuаlis* (А) и *A. armeniaca* (Б) с образованием естественного диплоидного гибрида (В)

идентична таковой *A. unisexuаlis*, а у *A. armeniaca* она не выражена вовсе. Кроме того, зона промежуточной подвижности у гибрида соответствует катодной зоне первого, а обе его анодные зоны идентичны картине, наблюдаемой у второго родительского вида.

Выявленный нами гибрид во многих отношениях уникален. Прежде всего, это первый точно установленный случай естественной гибридизации между симпатрическими однополыми видами у пресмыкающихся. В своем фенотипе гибридная особь совмещает признаки материнского и

отцовского видов, что относится, в частности, к своеобразной прижизненной окраске тела, не наблюдаемой ни у одного из известных видов кавказских скальных ящериц. Не вдаваясь в детали, отметим, что в целом отличия этой особи таковы, что дают систематику формальное право, основываясь только на критерии морфологии, отнести ее к новому неизвестному для науки виду (рис. 7).

Мы уже отмечали, что потомство спаривавшихся диплоидных партеногенетических самок скальных ящериц, как правило, оказывается триплоидным. Однако в процессе оогенеза стадия диплоидизации у них выпадает, и некоторые откладываемые яйца остаются гаплоидными. Обычно такие яйца не развиваются и погибают. Однако в случае продуктивного спаривания некоторые из них могут оплодотворяться гаплоидным спермием, в результате чего образуется жизнеспособное диплоидное потомство. С большей долей вероятности можно полагать, что именно таков механизм образования исследованного женского гибрида, который, по данным цитофлуорометрии, оказался диплоидным (табл. 2).

Отловленная в период размножения эта гибридная самка в конце июня отложила в террариуме семь внешне жизнеспособных яиц. Помещенные для инкубирования, они долгое время сохраняли нормальную форму и тургор, но спустя 30–37 дней одно за другим погибли. Каких-либо следов протекавшего эмбриогенеза ни в одном из вскрытых яиц обнаружено не было, что указывает на неспособность материнской особи к размножению путем партеногенеза. Можно тем не менее полагать, что подобные гибридные особи имеют определенную эволюционную перспективу. Известно, что подавляющее большинство описанных в настоящее время однополых видов пресмыкающихся, в том числе и все виды ящериц рода *Archaeolacerta*, исходно возникли в результате естественной гибридизации между двуполыми родительскими формами. Согласно существующим представлениям, на первом этапе такой гибридизации образуются единичные гибридные индивиды, которые благодаря присущей им высокой фиксированной гетерозиготности реализуют со временем свою потенциальную склонность к партеногенезу и трансформируются в самостоятельные однополые виды. Этот процесс гибридогенного, или "сетчатого", видообразования может ускоряться при изменениях условий внешней среды, приводящих к появлению свободных экологических ниш (Боркин, Даревский, 1980; Darevsky et al., 1985). Что же касается обоих рассмотренных нами партеновидов, то *A. armeniaca* образовалась в результате гибридизации двуполых видов *A. valentini* и *A. mixta*, а *A. unisexuаlis* произошла от скрещивания *A. valentini* и *A. nairensis* (Uzzell, Darevsky, 1975).

Имеются данные, основанные на сравнительном анализе митохондриальной ДНК, что названные партеногенетические виды в эволюционном плане сравнительно молоды и сформировались, видимо, не ранее плейстоцена (Moritz et al., 1989). Учитывая структуру исследованной популяции ящериц в ущелье р. Мармарик, можно ожидать, что гибриды, аналогичные встреченной здесь диплоидной самке, будут периодически появляться и далее. Поскольку такие особи сочетают в своем генотипе гены одновременно ряда двуполох и партеногенетических видов, они высоко гетерозиготны и процесс их превращения в новый партеногенетический вид будет определяться, видимо, лишь фактором времени.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боркин Л.Я., Даревский И.С., 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Ж. общ. биол., 41, 4, 485–506.
- Переверзев А.Е., Розанов Ю.М., Зенин В.В., Третьяков А.Н., 1985. Проточная флуориметрия ДНК клеток костного мозга мышей в норме и после воздействия экстремальных факторов // Цитология, 27, 5, 541–547.
- Allendorf F.W., Nitohell N., Ryman N., Stahl G., 1977. Isozyme loci in brown trout (*Salmo trutta*): detection and interpretation from population data // Hereditas, 86, 179–190.
- Barlogie B., Spitzner G., Hart J.S., Johnston D.R., Bucher T., Schumaum J., Drewinko B., 1976. DNA histogram analysis of human hemopoietic cells // Blood, 48, 245–258.
- Cole C.J., 1983. Specific status of the North American fence lizards *Sceloporus undulatus* and *Sceloporus occidentalis* with comments on chromosome variation // Amer. Mus. Novit., 2768, 1–13.
- Darevsky I.S., Danielyan F.D., 1968. Diploid and triploid progeny arising from natural mating of parthenogenetic *Lacerta armeniaca* and *L. unisexualis* with bisexual *L. saxicola valentini* // J. Herpetol., 2, 65–69.
- Darevsky I.S., Kulikova V.N., 1961. Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der Kaucaischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann) // Zool. Jahrb. Syst., 89, 119–176.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., 1982. Rare males in the parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Mehly // Vertebrata Hung., 21, 69–75.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Bakradze M.A., 1978. Occasional males and intersexes in parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (genus *Lacerta*) // Copeia, 201–207.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Danielyan F.D., 1986. New evidence of hybrid males of parthenogenetic lizards // Studies in Herpetol. / L. Rocek. (ed.), Prague, 207–211.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Uzzell T., 1985. Parthenogenesis in Reptiles // Biology of the Reptilia, 15 / C. Gans and F. Billett (eds.), Wiley, N.Y., 412–525.
- Kupriyanova L.A., 1989. Cytogenetic evidence for genome interaction in hybrid lacertid lizards // Evolution and Ecology of unisexual vertebrates // R. Dawley and J. Bogart (eds.). N.Y., 236–240.
- Moritz C., King D., 1985. Cytogenetic perspectives on parthenogenesis in the Gekkonidae // The Biology of Australasian frogs and reptiles / G. Grigg, R. Shine and H. Ehmann (eds.), Roy. Zool. Soc., South Wales, Sidney, 327–337.
- Moritz C., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I., Kupriyanova L., Uzzell T., 1989. Origin of parthenogenetic *Lacerta*: Evidence from mitochondrial DNA // First World congress of Herpetology. Abstracts. Univ. of Kent at Canterbury, 20.
- Selander R.K., Smith M.N., Yang S.Y., Johnson W.E., Gentry J.B., 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polinotus*) // Studies in Genetics, VI, Univ. Texas. Publ., 7103, 49–90.
- Shaw C.R., Prasad R., 1970. Starchgel electrophoresis of enzymes – a compilation of recipes // Biochemical Genet., 4, 297–320.
- Uzzell T.M., Darevsky I.S., 1975. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria, Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications // Copeia, 2, 204–222.

ЗИН АН СССР (Ленинград),

Институт цитологии АН СССР (Ленинград),

Ереванский государственный университет

Поступила в редакцию

12 марта 1990 г.

**INTRACLONAL MATING AND ITS PROBABLE EVOLUTIONARY VALUE
FOR THE UNISEXUAL ROCK-LIZARDS
OF THE *ARCHAEOLACERTA* GENUS**

I.S. DAREVSKY, F.D. DANIELYAN, Yu.M. ROSANOV, T.M. SOKOLOVA

*Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad);
Institute of Cytology, USSR Academy of Sciences (Leningrad);
Faculty of Zoology, State University of Yerevan*

Summary

Within one population of the Caucasian parthenogenetic species of rock-lizards *Archaeolacerta unisexualis* Darevsky, single autotriploid males and sterile intersexual individuals were found. It is proposed that the former may occur as a result of intraclonal mating between parthenogenetic females and rarely encountered diploid males of the same species. Mating of the thus produced triploid males with parthenogenetic females leads in turn, to the intersexual individuals in progeny. The autotriploid nature of the examined lizards is confirmed by the skin graft experiments. In the same population, one diploid specimen was distinguished that appeared as a result of mating between a female of the sympatric unisexual species *A. armeniaca* Méh. and a male of *A. unisexualis*. For the first time, hybridization between two parthenogenetic species has been examined as a probable factor of speciation in the polymorphous group of the Caucasian rock-lizards of the genus *Archaeolacerta*.