

**Много ли на свете клональных видов.
Часть 2. Клонирование в природе, его роль в
формировании разнообразия фауны и флоры**

С. Д. Гребельный

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

РЕЗЮМЕ: В местах, подвергавшихся оледенениям и потеплениям, трансгрессиям и регрессиям моря, засухам и преобразовательной деятельности человека, везде, где флора и фауна несет на себе следы недавних 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 (точнее, в свободные географические и экологические ниши) новых, чаще всего высоко гетерозиготных, способных к экспансии клонов. Главным источником новых клональных форм (помимо некоторого вклада, вносимого мутациями) служат сохранившиеся популяции двуполых видов, способные благодаря рекомбинации быстро создать богатый спектр изменчивости за счет свежих сочетаний аллелей. Виды существуют долго и медленно изменяются. Обладая богатым генотипическим разнообразием, виды приспособлены к широкому спектру условий и могут вынести значительные колебания 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 однообразия своих особей имеют ничтожный в сравнении с предковыми двуполыми популяциями эволюционный потенциал. Зато удачные клоны целиком состоят из элитных особей, наиболее приспособленных к современным условиям. Они и процветают на большей части ареала, а двуполые популяции, несмотря на несоизмеримо большие эволюционные возможности, зачастую бывают вытеснены в рефугиумы — убежища ограниченной площади, с не самыми благоприятными, изменчивыми и потому непригодными для существования клонов условиями. Здесь двуполым формам удается выжить лишь благодаря свойственному им полиморфизму.

**How many clonal species are there in the world.
Part 2. Cloning in nature and its role
in formation of biodiversity**

S.D. Grebelnyi

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

ABSTRACT: In the regions where fauna and flora have 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 capable of non-recombining reproduction,

the rapid increase in number of «species» happens through formation of new usually highly heterozygous clones, which are able to disperse to unoccupied lands (e.g. free geographical localities or ecological niches). The main source of new clonal forms (apart from some contribution produced by mutations) is 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 able to wide scale of environmental conditions and they can survive in spite of considerable climatic changes. However, due to the genetic polymorphism of the species, the proportion of individuals well adapted to given conditions is rather low. As to the clones, they are of a very low evolutionary potency compared to ancestral bisexual populations. At the same time, the successful clones are entirely composed of elite individuals that are most adapted to the current environment. Only those clonal animals and plants do well within most of a species range whereas bisexual populations are forced to settle in refuges of rather restricted space and unstable environmental conditions, where they succeed to survive due to their much higher evolutionary potency, caused by genetic polymorphism.

Оглавление

3. Естественные клонирующиеся расы и виды: аристократы или дегенераты?
 - 3а. Механизмы остановки рекомбинации (партеногенез, гиногенез, гибридогенез, полиплоидия, апомиксис растений, другие механизмы)
 - 3б. Распределение клонирующихся форм по ветвям филогенетического древа животных и растений
 - 3в. География полиплоидов
4. Эволюционный потенциал «хорошего» вида в сравнении с «удачным» клоном

3. Естественные клонирующиеся расы и виды: аристократы или дегенераты?

3а. Механизмы остановки рекомбинации

Партеногенез

В предыдущих разделах на примере многих хорошо изученных видов мы видели, что переход обычного двуполого животного к размножению без генетической рекомбинации ведет к превращению полиморфной популяции в клон или в смесь небольшого числа клонов. В качестве механизма клонирования обсуждался партеногенез, то есть размножение, протекающее при участии женских гамет — яиц, но без участия спермиев. Как уже говорилось, длительное существование клональных популяций наблюда-

ется только тогда, когда мейоз бывает совершенно подавлен, и все механизмы рекомбинации устранены. В этом случае развивающееся из неоплодотворенных яиц потомство строго наследует признаки единственного родителя — матери.

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

Гиногенез

Гиногенез представляет собой развитие неоплодотворенного яйца, происходящее после стимуляции его спермием. Осеменение

необходимо, но проникая в яйцеклетку 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 — серебряный карась *Carassius auratus gibelio*. Его ареал простирается от Японии до Западной Европы. В восточной части этого огромного пространства обитают в основном 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 однополой 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, реже тетраплоидные гиногенетические формы (Головинская и др., 1965; Черфас, 1987).

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 (Sofradžija, Berberovic, 1978; Васильев, Васильева, 1982; Васильев, 1985; Васильева, 1999), у триплоидной формы плотвы — *Rutilus*, Cyprinidae (Collares-Pereira, 1985, 1986, цит. по: Кирпичников, 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, Ptinidae, Coleoptera (Sanderson, 1960) и у пресноводной планарии *Dugesia gonocephala*, Dugesiidae, Tricladida, Turbellaria (Pala et al., 1982). По-видимому, тот же механизм размножения, описанный под именем «псевдофертилизации», используется кольчатым червем *Lumbricillus*, Enchytraeidae (Christiansen, O'Connor, 1958).

Гибридогенез

Гибридогенез отличается от гиногенеза тем, что потомство развивается из оплодотворенных яиц. Аллели отца, вносимые спермием, считаются и проявляются фенотипически. Потомство почти во всех изученных 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 начальных стадиях оогенеза отцовские хромосомы элиминируются, и в созревающем яйце сохраняются только материнские хромосомы. Поэтому 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».

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 понятий подробно рассмотрена в ряде работ (Боркин, Даревский, 1980; Даревский, 1986, 1995; Dawley, 1989).

Лучше всего явление гибридогенеза описано на материале живородящих субтропических рыбок рода *Poeciliopsis*, населяющих реки Мексиканского залива (Schultz, 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 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 («частично-клональным»), сохраняющим в константном состоянии у диплоидных (или триплоидных) форм лишь один гаплоидный набор.

Еще более удивительное, граничащее с гибридогенезом явление в последнее время было обнаружено у карповых рыб — леща (*Abramis brama*) и плотвы (*Rutilus rutilus*). Ареалы их широко накладываются, во многих местах они дают плодовитое гибридное потомство, но, тем не менее, не сливаются и, насколько известно, даже не обмениваются генами, оставаясь хорошими таксономическими видами. Оказывается, в мейозе гибрида свободная сегрегация нарушена. Имеет место только погеномное распределение хромосом, то есть хромосомы леща и плотвы могут передаваться потомству только в виде полных гаплоидных наборов. Молоки гибрид-

ного самца содержат три сорта подвижных, жизнеспособных гамет:

- а. гаплоидные спермии, несущие только хромосомы леща,
- б. гаплоидные же спермии с хромосомами плотвы,
- в. более крупные, диплоидные спермии с полными хромосомными наборами и плотвы, и леща.

Женский мейоз 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, Слынько, 1998). И несмотря на это, в естественных водоемах гибриды иногда имеют такие преимущества, что «их численность может достигать 30–90% от численности родительских видов» (Слынько, 2000).

Гибридогенез привлекался также для объяснения неклонального размножения, наблюдающегося, по крайней мере, в некоторых популяциях саламандр (*Amphibia*, *Ambystomatidae*, *Ambystoma*; Bogart et al., 1985, 1987; Bogart, Licht, 1986) и гольяна (*Pisces*, *Cyprinidae*, *Phoxinus*; Dawley et al., 1987; Goddard et al., 1989, 1998).

Убедительные доказательства гибридогенетического размножения имеются в отношении европейской так называемой «съедобной лягушки» *Rana esculenta*. Этот всем 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 озёрной (*Rana ridibunda*), причем в ряде случаев все *Rana esculenta* — самцы (Günther, 1975). Популяционные системы, объединяющие все три формы, *R. ridibunda*, *R. lessonae* и *R. esculenta*, в Западной Европе встречаются крайне редко (Günther, 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 известного, 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).

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 Tunner (1974) 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. Правда, скрещивания показали, что некоторые самцы 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, Виноградов с соавторами (Виноградов и др., 1988; Vinogradov et al., 1990, 1991) подтвердили, что вначале 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», то есть о неодинаковой в разных популяциях способности самцов *Rana esculenta* давать сперму с геномами обоих родительских видов, см. в работе 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 *Rana 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, гомео-

логичными) хромосомами, принадлежащими двум разным видам, также заблокирован. Поэтому естественные популяции съедобной лягушки подобны созданным благодаря успехам современной генетики гетерозисным гибридам кур и кукурузы, воспроизводимым путем постоянного скрещивания инбредных, высоко гомозиготных 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 или 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 набором локусов и аллелей одного из родительских видов.

Интересно отметить, что *Rana ridibunda* и *R. lessonae*, не имея ни географической изоляции (их ареалы широко накладываются), ни биологической изоляции (лягушки двух разных видов успешно спариваются), ни физиологической изоляции (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.

Явление очень похожее на гибридогенез животных описано для обыкновенного ши-

повника — *Rosa canina*¹. У пентаплоидных кариоморф, или «микровидов», шиповника (они имеют 35 хромосом, гаплоидное 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 кроме семи конъюгировавших хромосом все неконъюгировавшие хромосомы. Таким образом, на микропилярном конце клетки располагается 28 хромосом, в дальнейшем попадающие в зародышевый мешок: один гаплоидный набор ($1x$), получившийся в результате нормальной сегрегации, и три набора (двадцать одна хромосома, то есть $3x$), унаследованные без изменений от материнского растения.

В материнских клетках пыльцы также образуется 7 бивалентов, которые обычным образом сегрегируют. Остальные (21 хромосома) во время мейотических делений распределяются неправильно или теряются. Грант (1984), ссылаясь на анализ небольшой выборки пыльцевых 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 высоко гетерозиготное не разрушаемое рекомбинацией сочетание аллелей (Gustafsson, Hakansson, 1942; Грант, 1984).

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

¹ Грант (1984) условно называет его «перманентной нечетной полиплоидией» (permanent odd polyploidy), подчеркивая, что термин не следует понимать в буквальном значении входящих в него слов.

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 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 большая 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, по данным Kostoff & Kendall; Lesley & Lesley и Upcott). Соматическое число хромосом у этого 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.

У автополиплоидов, то есть 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 (Soltis, Soltis, 1993).

У аллополиплоидов в ядре заключены гаплоидные наборы, принадлежавшие двум, или даже нескольким, разным видам. Представление о полиплоидных сортах, расах и видах как о результате гибридизации тянется от Эрнста, Винге и Г. Д. Карпеченко (Ernst, 1918; Winge, 1917, 1932; Карпеченко, 1927, 1935). Оно подкрепляется более всего тем, что подробно изученные кариологически природные полиплоиды почти всегда оказываются аллополиплоидами (Clausen et al., 1945; Stebbins, 1947; Manton, 1950; Грант, 1984; Даревский, 1986).

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 посвящена работа В. И. Семенова (1975) и целый ряд специальных публикаций (Darlington, 1937b, 1946; Fisher, Mather, 1943; Fisher, 1947; Morrison, Raihathy, 1960; Dawson, 1962; Шкутина, 1975).

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). Поэтому верным способом восстановления плодovitости считается удвоение обоих гаплоидных наборов. Благодаря ему каждая хро-

мосома получает возможность образовывать бивалент со своим дублем, и мейоз нормализуется. Первоначальное, умозрительное обоснование этой идеи (Winge, 1917, 1932) было подкреплено самим течением мейоза у «рафанобрассики», которое описано во всем известной, 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 гаплоидному набору редьки и капусты (см. схему, Карпеченко, 1927: рис. 1, с. 465). Слияние диплоидных гамет приводит к появлению аллотетраплоида, который обладает нормальной плодовитостью, опыляется и стабильно воспроизводит свои признаки в потомстве.

Схема экспериментов, проведенных Б.Л. 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 темпера-

турного 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 дробление². Однако не совсем правильные клеточные 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 прорываются два деления созревания и в результате редукции числа хромосом образуют триплоидный женский пронуклеус. После повторного скрещивания с *Bombyx mandarina* гибрид полу-

² 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 этому 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 прогрева или охлаждения по выбору устранить первое (редукционное) или второе (эквационное) деление.

чил второй гаплоидный набор дикого шелкопряда и приобрел 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, то есть на восстановление полового размножения. Поэтому 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. При межвидовом скрещивании первое гибридное поколение показывает явные нарушения мейоза, проявляющиеся в склонности к неравному расхождению хромосом. Так, у капустно-редечного гибрида большая 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 гибридоге-

нетическом размножении лягушек и рыб: жизнеспособны линии, передающие в каждой гамете один или два — 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).

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 отцовских и материнских хромосом — 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, при любых популяционных сдвигах (изменении частот генов, замене аллелей) даже исправно рекомбинирующие полиплоиды 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. Для несцепленных, лежащих в разных хромосомах генов расщепление во втором поколении моногибридного скрещивания *AAaa* × *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 меж-

ду восьмью хроматидами четырех гомологичных хромосом тетраплоида расчет сильно усложняется, но вероятность выщепления рецессивной гомозиготы по-прежнему остается низкой (см. Инге-Вечтомов, 1989, с. 359). 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 (особенно при использовании гомозиготных рецессивных аллелей), необходимо разрушить прежние гетерозиготные сочетания, то есть спуститься на гаплоидный уровень. Это легко достигается в мейозе диплоидных форм, 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 высоких полиплоидов (хотя бы четных) как рекомбинирующие формы, множественность их хромосом и целых гаплоидных наборов все же будет довольно тревожным, достойным внимания исследователей симптомом отказа от нормальной половой рекомбинации.

Апомиксис растений

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

го следуя определению, сюда следовало бы отнести многие упоминавшиеся выше варианты размножения, связанные с партеногенезом и гиногенезом. Хуже того, ботаники иногда причисляют к апомиктическому развитию даже описанные ими замечательные случаи гаплоидного андрогенеза, при которых в развитии зародыша принимало участие только мужское гаплоидное ядро, проникшее в зародышевый мешок через пыльцевую трубку (Магешвари, 1954)³.

Полноценный зародыш в семенах растения может развиваться из неоплодотворенной, но и не претерпевшей редукции, 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). В последнем случае имеет место полная аналогия с гиногенезом животных.

В западных зоологических публикациях легко можно встретить упоминание апомиксиса у дафний и других животных, но в русской литературе этот термин обычно применяют только к растениям.

Понятно, что любой из названных 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. Петровскими П.Г. Жуковой (1983). Поскольку главным, если не единственным, механизмом, контролирую-

³Андрогенез известен и для животных (Boveri, 1889; Hasimoto, 1934; Струнников, 1958; см. обзор у Астаурова, 1968, с. 69; Mantovani, Scali, 1992; Tinti, Scali, 1996; Komaru et al., 1998; Komaru, Konishi, 1999).

щим и поддерживающим однообразие видового 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 острова Врангеля более чем у 30 видов отмечены полиплоидные кариологические расы с несбалансированными хромосомными наборами, исключаяющими успешное протекание мейоза, но только для 11 из обсуждаемых видов безусловно известно вегетативное размножение. Способ репродукции остальных рас с несбалансированными хромосомными наборами не известен, 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; *Potentilla hyperctica*, Rosaceae — $6x$, $7x$; соматические хромосомные числа 42 и 49), но и определенно размножаются апомиктически. Каким методом доказано, что развитие всегда идет апомиктически — через семена или без них — в этой работе не уточняется. Возможно, речь идет просто о широко известной способности этих растений к вегетативному размножению.

Другие механизмы ограничения и остановки рекомбинации

Помимо обсуждавшихся нами в этом разделе механизмов остановки рекомбинации (партеногенез, гиногенез, гибридогенез, полиплоидия, апомиксис) 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 былого 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 состоять в слиянии 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*, Formicidae, Hymenoptera (Imai, Taylor, 1986) гаплоидный набор включает всего две хромосомы, то же наблюдается у *Haplopappus gracilis* из сложноцветных Asteraceae (Жуковский, 1971), и у злаков (Poaceae) *Colpodium versicolor* (Сokolовская, Пробатова, 1977) и *Zingiber biebersteiniana* (Цвелев, Жукова, 1974; по мне-

нию Скворцова, 1974, это наиболее специализированный вид рода).

Предельный случай — когда весь гаплоидный набор слился в одну хромосому — мы наблюдаем на примере круглых червей, в частности конской аскариды, *Parascaris equorum* и *P. univalens*, Ascaridida, Ascarididae (Воронцов, 1966; Goday, Pimpinelli, 1986), и одной из кариоморф австралийского бульдозьего муравья *Myrmecia pilosula*, Formicidae, Hymenoptera (Crosland, Crozier, 1986; Imai et al., 1988, 1990). Комплекс из шести морфологически очень близких, но различающихся кариологически видов-двойников *Myrmecia pilosula* включает формы с $2n = 2-4, 8, 9, 10, 15$ и $17-32$ (Imai et al., 1990). Хотя у бульдозьих муравьев встречаются, как видим, кратные хромосомные числа, исследователи на основании детального 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 многочисленны, они могли бы заменить сегрегацию. Поэтому 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, 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 бульдозьих муравьев. В других группах наблюдается его «локализация», то есть ограничение только некоторыми участками хромосом. Полное или частичное подавление кроссинговера можно считать важным механизмом ограничения рекомбинации.

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, то есть перекрестов между гомологичными хромосомами, считается признаком прекращения генетического кроссинговера. В отношении аскариды и тем более муравья таких сведений, разумеется, нет.

Такая же, фактически полная остановка рекомбинации, разом исключающая и кроссинговер и свободную сегрегацию, наблюдается при так называемой перманентной гетерозиготности по транслокациям. Это явление впервые было описано у ослинника Клилэндом и Реннером (Cleland, 1923, 1972; Renner, 1925), оно подробно рассматривается Грантом (1984). Многочисленные расы («микровиды») ослинника, *Oenothera* (Onagraceae), широко распространены в Европе и, особенно, в Северной Америке.

Представители этого рода — многолетние и однолетние высокорослые травы, часто сорные, с желтыми, распускающимися вечером цветками. Все они диплоидны. 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. 1). 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 пара гомологов объединяется в нормальный бивалент, и расходятся 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 распределяющиеся бивалента (Cleland, 1972).

У тех растений, где транслокациями затронуты все 14 хромосом, нет ни одной настоящей пары гомологов, но все хромосомы вместе содержат двойной набор гомологичных участков от *A* до *P*. Причем только

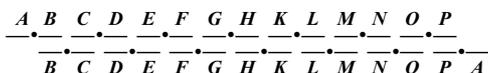


Рис. 1. Расположение 14 хромосом *Oenothera*, выстроившихся в метафазе первого деления мейоза в два упорядоченных ряда, которые соответствуют двум комплементарным, отличающимся транслокациями гаплоидным наборам.

Взаимное расположение хромосом определяется локализацией в них гомологичных участков, помеченных на этой схеме одинаковыми буквами. (Схематизировано, из Дарлингтона — Darlington, 1946, p.90, fig.20)

Fig. 1. Metaphase of the first meiotic division of *Oenothera*. 14 chromosomes are arranged in two rows, that answer to two complementing haploid sets which differ by translocations.

Their mutual positions are determined by the localization of homologous labelled segments. Schematized from Darlington (1946, p. 90, fig. 20).

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.

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 нормально⁴. Благодаря этому гетерозиготное состояние передается от одного полового поколения следующему.

⁴Система сбалансированных леталей приводит при самооплодотворении к устранению гомозигот благодаря гибели половины завязавшихся семян («зиготные» летали, свойственные европейской *Oenothera lamarckiana*) или половины пыльцы («гаметофитные» 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] 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 сохранении определенной комбинации генов, иными словами — на остановку рекомбинации.

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 число), два гаплоидных набора этого вида не идентичны. Они сформировались в результате хромосомных слияний и содержат гомологичные участки, 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 глубоководной рыбы, неслучайно. Можно даже предполагать, что и там и здесь оно служит одной и той же цели — защите, консервации однажды сложившегося выгодного сочетания генов. Но, доказать это с применением генетических маркеров для глубоководной рыбы, как уже сделано в

отношении ослинника, было бы затруднительно.

Вспомним, что очень похожее, погеномное распределение хромосом, обеспечиваемое, правда, совсем другим, не изученным в деталях механизмом, обсуждалось выше на материале лягушек, леща и плотвы (см. раздел «Гибридогенез»).

Предложенный здесь обзор механизмов останковки и ограничения генетической рекомбинации, достаточно изученных к настоящему времени, несомненно 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 неожиданны могут быть иной раз эти средства. Особенно трудно обнаружить в природе те механизмы, которые не ведут к 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 хромосом (*Oe. irrigua*), сохраняя в остальных парах нормальную рекомбинацию.

Инверсии или другие средства прекращения кроссинговера способны консервировать отдельные участки хромосом. На это обращали внимание Darlington (1939), Stebbins (1950), Carson (1957, 1975), Grant (1958, 1966). Огромный материал об ограничении кроссинговера собран и обработан 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. Поэтому отличить такой, по существу полуклональный, вид от видов с полноценной ненарушенной половой рекомбинацией очень трудно.

Важно учесть, что с течением времени любые не затрагиваемые кроссинговером,

клонлируемые участки генома — будь то кольца митохондриальной ДНК, хромосомы или целые гаплоидные хромосомные наборы — неизбежно унифицируются по составу локусов и аллелей. Причиной такой унификации, то есть постепенного обеднения набора генов, может быть конкуренция. Выживают и размножаются преимущественно особи-носители немногих, самых благоприятных сочетаний генов, заключенных в нерекombинирующих участках ДНК. 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 в ряду поколений, из нескольких имевшихся в популяции вариантов каждого нерекombинирующего участка сохранится только один. Гены, лежащие в защищенных от кроссинговера участках, становятся одинаковыми у всех особей вида.

36. Распределение клонирующихся форм по ветвям филогенетического древа животных и растений

Как свидетельствует систематическое положение уже обсуждавшихся нами животных и растений, естественные клонирующиеся формы (то есть размножающиеся в природе без генетической рекомбинации небольшие локальные популяции обычных 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 не просто. 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» покоит-

ся на незнании. Достаточно вспомнить, что примерно 50 лет назад зоологи не подозревали ни об однополых гиногенетических популяциях обыкновенного в Европе серебряного караса, 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, то есть 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 кишечнополостных 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 дополня-

ется у многих Anthozoa выметыванием генетически идентичных, по-видимому партеногенетических, личинок (Jokiel et al., 1993; Stoddart, 1983; Willis, Ayre, 1985; Fautin, 1997). Это явление по своим генетическим последствиям вполне подобно вегетативному размножению. Возможно, оно не менее распространено. Вот 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. Полиплоидия привлекательна для нашего обсуждения тем, что довольно хорошо изучена. Правда, большая 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). Благодаря изучению полиплоидии мы можем получить не очень надежный, зато обильный материал по географическому распространению клональных видов или 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 — 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. 1).

Табл. 1 Примеры клональных и полиплоидных видов и рас в разных группах животных
 Tab. 1 Examples of apomictic or polyploid species and race in different animalian taxa.

- Turbellaria, Tricladida** — $2x$, $3x$, гиногенез и соматическое клонирование (Dahm, 1958; Pala *et al.*, 1982)
- Rotifera** — отряд **Bdelloida**, многочисленны облигатно партеногенетические виды (Pagani *et al.*, 1991; Welsh, Meselson, 1998)
- Oligochaeta: Lumbricidae** — $2x$, $3x$, $10x$, партеногенез (Muldal, 1952; Omodeo, 1952)
Enchytraeidae: Lumbricillus — гиногенез (Christiansen, O'Connor, 1958)
- 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 и др., 1988)
Thiaridae: Thiara (=Melanoides) tuberculatus, M. lineatus — партеногенез (Jacob, 1957)
- Bivalvia, Corbiculidae: Corbicula** — $2x$, $3x$, амейотический андрогенез в природных популяциях (Okamoto, Arimoto, 1986; Komaru *et al.*, 1997; Komaru, Konishi, 1999)
- Erycinacea: Lasaea** — $2x(?)$ и $3x$, $5x$, $6x$, у вынашивающих молодь гермафродитных форм показан гиногенез, протекающий с использованием собственных спермиев (Ó Foighil, Thiriout-Quévéreux, 1991)
- Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae: Daphnia** — $2x$, $4x$, типичен циклический партеногенез, но в тетраплоидных популяциях самцы неизвестны (Beaton, Hebert, 1988)
Branchiopoda, Artemiidae: Artemia — $2x$, $4x$, $6x$, $10x$ облигатный партеногенез в полиплоидных популяциях (Митрофанов и др., 1982)
Notostraca, Triopsidae: Triops cancriformis — весьма обычны однополо-женские партеногенетические популяции, уровень плоидности не известен (Zaffagnini, Trentini, 1980)
Anostraca, Branchinectidae: Branchinecta — $4x$ (12 хромосом) и **Streptocephalus torvicornis** — $6x$ (18 хромосом) Астауров, 1969. Упомянуты в обсуждении, без ссылки на источник.
Chirocephalidae: Chirocephala — $4x$ (12 хромосом) Астауров, 1969. Упомянуты в обсуждении, без ссылки на источник.
Amphipoda, Haustoriidae: Pontoporeia — полиплоидия (Salemaa, Heino, 1990)
Isopoda, Trichoniscidae: Trichoniscus elizabethae — $2x$, $3x$, облигатный партеногенез в триплоидных популяциях (Vandel, 1934, 1940)
- Tardigrada: Macrobiotus pseudohufelandi** — $2x$, $3x$, $4x$ (Bertolani *et al.*, 1988)
- 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):
Diptera: Chamaemyiidae, Chironomidae, Simuliidae и др. семейства (Stalker, 1956a, b; Suomalainen *et al.*, 1976)
Coleoptera — в трех семействах (Suomalainen *et al.*, 1976)
Curculionidae — $2x$, $3x$, $4x$, $5x$, $6x$ (Suomalainen, 1940a, 1948)
Hymenoptera — (Suomalainen *et al.*, 1976)
Orthoptera (White *et al.*, 1977; White, 1980; Denis *et al.*, 1981; White, Contreras, 1981, 1982)
Phasmatodea: Bacillidae — $2x$, $3x$ (Bullini, 1994)

Табл. 1. Продолжение
Tab. 1. Continuing

- 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.
- Cobitidae** — 2x, 3x, 4x; гиногенетические формы полиплоидны (Sofradhija, Berberovic, 1978; Васильев, 1985; Кирпичников, 1987; Vasil'ev *et al.*, 1989; Васильев *et al.*, 1993; Васильева, 1999)
- Cyprinidae** — 2x, 3x, 4x; **Poeciliidae** — 2x, 3x; независимая полиплоидизация в нескольких подсемействах и родах; полиплоидные ряды из внутривидовых форм; размножение путем гиногенеза и гибридогенеза (=кредитогенеза) (Васильев, 1985; Collares-Pereira, 1985, 1986, цит. по Кирпичникову, 1987; Кирпичников, 1987; Бирштейн, 1987)
- Atherinidae** — 2x; диплоидный однополо-женский вид *Menidia clarkhubbsi*, возникший в результате гибридизации двух симпатрических двуполых 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, Даревский, 1980; Kobel *et al.*, 1996); Богарт (Bogart, 1980, цит. по Гранту, 1984) сообщает также о гексаплоидах — 6x
- Urodela, Ambystomatidae: 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 (Fuhnet *et al.*, 1975)
- Anura** — 2x, 3x, 4x; диплоидные и триплоидные гиногенетические формы, описанные в качестве самостоятельных видов; тетраплоидные двуполые виды в 5 или 6 семействах (Даревский, 1986)
- Ceratophrydidae** — 2x, 4x, (?8x) (Veçak *et al.*, 1966, 1967a, 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, но всегда двуполые подвиды и виды (Kobelet *et al.*, 1996)
- Reptilia** — 2x, 3x; партеногенетические однополые формы в 4 семействах, обычно интерпретируются как самостоятельные виды (Darevsky, 1992; Darevsky, Kupriyanova, 1993; Ryabinina *et al.*, 1999).

В помещенную здесь 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 высоко организованным 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.

Среди них привлекает внимание отряд коловраток, Bdelloida, целиком состоящий из партеногенетических представителей. Самцы у них не известны совсем (Маркевич, 1993). Здесь мы сталкиваемся с одним из немногих загадочных случаев, когда эволюция крупной и богатой видами группы протекает без полового размножения. Если так, остается предполагать, что бделлоидные коловратки взамен утраченного полового процессу приобрели иной, не изученный ещё эффективный механизм рекомбинации.

Из моллюсков хочется особо указать на род *Corbicula*. Это первый хорошо изученный случай, когда единственным способом естественного размножения животных служит андрогенез. 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.

Рыбы дают для обсуждения полиплоидии очень неравноценный материал. Происхождение осетров, лососей и веслоносов (Polyodontidae) связывают с древней полиплоидизацией, и все их представители считаются полиплоидами (Оно, 1973; Бирштейн, 1987). Но длительная эволюция этих групп в целом,

видимо, шла при участии рекомбинации, и их современные виды сохранили половое размножение. Напротив того, среди карповых (Cyprinidae), пецилид (Poeciliidae) и щиповок (Cobitidae) полиплоиды вероятно представляют собой самые молодые формы. Они сосуществуют с диплоидами и, утратив способность к рекомбинации, размножаются гиногенезом (Васильев, 1985; Кирпичников, 1987; Бирштейн, 1987).

Итак, мы видели, что клонирующиеся формы встречаются в самых разных частях животного царства. Изучены они далеко не равномерно, неполно и односторонне. О большинстве 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, однополые 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 ней 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 Лёве с соавторами (Manton, 1950; Löve et al., 1977) — в настоящее время полиплоидны. Но именно здесь мы встречаем явление, заставляющее с осторожностью смотреть на полиплоидию как на «симптом» остановки рекомбинации. Грант (1984, с. 288) использовал данные о 103 ви-

дах и кариоморфах Pteridophyta, различающихся по уровню плоидности. Только пять из них, включая три формы *Selaginella*, он отнес к первичным диплоидам. 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 прошли, подобно осетрам (Dingercus, Howell, 1976; Бирштейн, 1987; Васильев и др., 1980), 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 дают многочисленные примеры красивых полиплоидных рядов. 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 растения не только четных, но и нечетных уровней плоидности: *Opuntia brasiliensis* (Cactaceae) — 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. В таком случае речь идет об объединении двух нередуцированных хромосомных наборов, которые попали в гаметические ядра, минуя редукционное деле-

ние. Помимо игры чисел на это в некоторых родах ясно указывают ареалы близких полиплоидных форм (см. распространение североамериканских форм *Triglochin maritima* на рисунке 2 в разделе «География полиплоидов»).

Согласно оценкам разных авторов, реэмигрированным Грантом (1984), и по его собственным вычислениям среди господствующих в наземной флоре цветковых растений, которых на планете около 200 тысяч видов, доля полиплоидов составляет от 30–35% до 52%. По более позднему, может быть, более точным или просто категоричным оценкам, полиплоиды составляют 70 или 80% всех цветковых растений. Эти цифры, почему-то без ссылки на специальные исследования, сообщает King (1993, p.242). 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. 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. Попробуем 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, как оказалось, и среди них полиплоидия распространена весьма широ-

ко — от простейших до рептилий. Только птицы и млекопитающие 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). Генетическая система птиц и зверей, вероятно, ориентирована на эволюционные изменения путем переработки полиморфных популяций, а не на использование кратковременных преимуществ клонирования, приводящего к утере полиморфизма. Тем не менее Б.Л. Астауров (1968, 1969, 1971) положительно оценивает возможность экспериментального получения полиплоидных линий высших животных: двуполоых амфидиплоидных пород мулов, зебриндов и др.

И все же жизнеспособные полиплоидные особи среди птиц крайне редки, а среди млекопитающих пока не обнаружены совершенно. Растения легко обращаются к примитивным средствам клонирования, включая полиплоидию, а высшие животные — нет. Причина этого, мне кажется, состоит в том, что ценность особи как носителя индивидуального сочетания генов в популяциях животных выше. Сложно устроенные животные — прежде всего звери и птицы — не смеют пожертвовать уникальностью генотипа. Ведь особей мало, и, если значительная их часть обратится в генетических близнецов, многие 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.в. География полиплоидов

Первые работы в этой области принадлежат, вероятно, Ванделю (Vandel, 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 дискуссии⁵.

Хагеруп обнаружил на Фарерских островах тетраплоидную форму пусты тундровой ягоды вороники (*Empetrum hermaphroditum*, Empetraceae). Это гермафродитное растение весьма близко к раздельнополой диплоидной воронике, *Empetrum nigrum*, 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 Лёве (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

⁵Здесь 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), Лёве (Löve A., Löve D., 1949; Löve D., Löve A., 1957), Мэнтон (Manton, 1950), Л.П. Бреславец (1963), Джонсоном с соавторами (Johnson, Packer, Reese, 1965), Эрендорфером (Ehrendorfer, 1965, 1980), Ханельтом (Hanelt, 1966), А.П. Соколовской (1982) и, конечно, Грантом (1984).

как «более стойкие к суровым климатическим условиям» (Munzing, 1936; Löve, 1944). Холод называли даже в качестве фактора, вызывающего переход многих северных растений в полиплоидное состояние. Как уже упоминалось, термический шок действительно может приводить к нарушению мейоза и повышению плоидности (Струнников, 1987), но это не единственный агент, имеющий такое действие. Позднее внимание исследователей благополучно перешло с механизма возникновения полиплоидных мутантов на причины преимущественного выживания полиплоидов в некоторых, особенных условиях. Разные авторы эти причины 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 и жизненной формой, а связь с широтой 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, b).

Иногда для объяснения ареалов полиплоидных растений привлекались на удивление возвышенные 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 году, 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 наблюдениям 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 измерения плоидности на *Daphnia pulex* были получены интересные данные о преобладании тетраплоидов в высоких широтах Арктики, а диплоидов в умеренных широтах (Beaton, Hebert, 1988).

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 высоких полиплоид-

дов, с оговорками, принятыми в предыдущем разделе, 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. Они 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 (см. работу Б.А. Коротяева об использовании ареалов двуполых и партеногенетических форм жуков-долгоносиков для реконструкции путей расселения и источников обогащения фауны; Коготуаев, 1996).

Прекрасный пример полиплоидного ряда представляет населяющий морские побережья и солончаки засушливых континентальных областей Европы, Азии и Северной Америки триостренник, *Triglochin maritima* (Juncaginaceae). 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, Миняеву, 1969), Б. А. Федченко (1934) и Гультеном (Hulten, 1962, цит. по: Быстрова, Миняев, 1969) объединяют диплоидную и все полиплоидные расы этого растения в один вид.

В то же время Лёве (Löve A., Löve D., 1958a, b) разделяют триостренник 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*, распространенную 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 рисунке 2 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 в Сибири, достигли Японии и тихоокеанского побережья Америки. Еще больший уровень плоидности отмечен на Дальнем Востоке и в Японии.

Не схематично строга, 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 ($5x$, 30 хромосом).

О мейозе *Triglochin maritima* мы ничего не знаем. Но сами числа хромосом, по всей

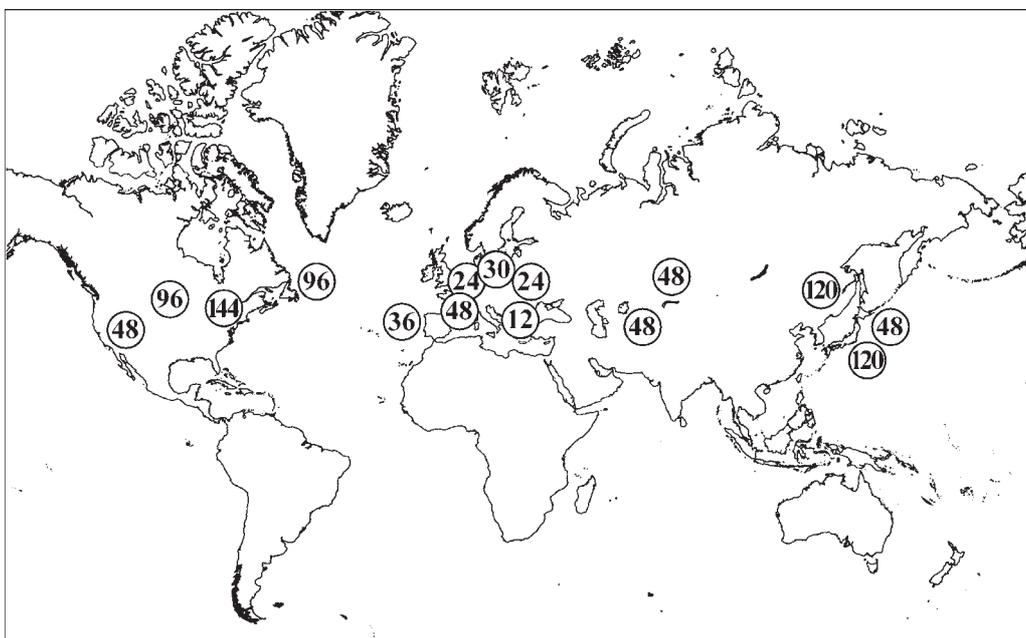


Рис. 2. Географическое распространение *Triglochin maritima*.

Цифры, которыми помечены места обнаружения вида, соответствуют выявленному там соматическому числу хромосом. (По Быстровой и Миняеву, 1969, с дополнениями по Соколовской, 1982).

Fig. 2. Geographical distribution of *Triglochin maritima*.

The numerals correspond to somatic numbers of chromosomes. After Bystrov and Minjaev (1969), with additions after Sokolovskaia (1982).

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.

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

Полная остановка рекомбинации достигается, как мы видели, с помощью простых механизмов, которые возникают в виде нарушений определенных стадий мейоза. Мей-

оз не только сложен и уязвим, он и пластичен. Поэтому отклонения от нормального его хода иногда приводят к полному расстройству гаметогенеза и стерильности особей, иногда — к успешному завершению гаметогенеза и сохранению в 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, она влечет за собой катастрофические последствия. Живой, способный к адаптации, обладающий единым генофондом, отзывчивый на умеренное давление отбора, полиморфный вид превращается в скопище полностью изолированных, неспособных 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 двуполую 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, то есть несколько дискретных форм.

Клональные формы благодаря высокой гетерозиготности (либо благодаря наличию соответствующих условиям гомозиготных, но непременно наследуемых слитно генов) часто оказываются более жизнеспособными. Они получают преимущества в освоении свободных, еще не заселенных участков. В этом смысле можно сказать, что клонирование обеспечивает «биологический прогресс» (по А.Н. Северцову). 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, двуполыми популяциями, эволюционный потен-

циал. 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 большие эволюционные возможности, прозябают в рефугиумах.

В местах, подвергавшихся оледенениям и потеплениям, трансгрессиям и регрессиям моря, 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. Географическое распространение долгоносиков на севере континентальной Европы и в Скандинавии авторы, изучавшие их, определенно связывают с отступлением ледников. Современные ареалы полиплоидных кариоморф *Triglochin maritima* также, очевидно, 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 распашки земли 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*), чёрный паслен (*Solanum nigrum*), спорыш (*Polygonum aviculare*), звездчатка (*Stellaria media*), журавельник (*Erodium cicutarium*), дымянка (*Fumaria officinalis*) (Tischler, 1946).

В группах, способных к размножению без рекомбинации, быстрое наращивание числа «видов» происходит за счет выброса на незаселенные территории (точнее, в свободные географические и экологические ниши) новых, чаще всего высоко гетерозиготных, способных к экспансии клонов.

Напротив, приспособление двуполого вида происходит путем постоянной переработки богатых, полиморфных популяций, генотипически неоднородных по морфологическим, биохимическим и другим признакам. Вероятно, она требует гораздо большего времени и не всегда поспевает за изменениями среды обитания. Только по окончании ландшафтно-географических переворотов и перестроек, когда физические условия стабилизируются, «клональные виды» — эти бледные дубли двуполых видов, утратившие полиморфизм, состоящие из однообразных особей, дружно плодящихся и погибающих в узком интервале условий — постепенно вытесняются «обычными» двуполыми видами. Убедиться в этом позволяет сравнение молодых флор и фаун с более зрелыми, окатанными временем, устоявшимися. Доля клональных видов в устоявшихся сообществах снижается.

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 (Larsen, 1958, 1960; Favarger, 1961, 1964; Favarger, Contandriopoulos, 1961; 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. Еще 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, в которой более трети видов считал эндемичными. Он установил (Larsen, 1958, 1960), что среди эндемиков только 23% составляли полиплоиды, следовательно большинство из них принадлежат к палеоэндемикам. Рис (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, Тихонова, 1973; Соколовская, 1982). Зато доля «неополиплоидов», включая полиплоидные расы диплоидных видов, очень высока. Так утверждают В.В. Петровский и П.Г. Жукова (1983) на основании анализа флоры сосудистых растений острова Врангеля. Они связывают появление многочисленных полиплоидных форм «с крупными климатическими флуктуациями, имевшими место в четвертичное время в северной части Берингийской суши».

Палеоэндемики, или реликты прежних флор, пережившие климатические революции в уединенных оазисах пустыни или в ровном климате океанических островов, конечно, не подвергались столь жестокому испытанию, как многострадальная четвертичная флора северной Европы. Их солидный в масштабах геологического времени возраст свидетельствует об умении приспособляться 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.

Систематикам нет большого смысла спорить о том, хорошо ли называть клонирующиеся формы видами. И обычный, двуполый, 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... Причем экологические потребности, ареалы и другие свойства разных клонов, явно происходящих от одного вида, во многих случаях различаются не хуже видовых.

Однако, в отношении эфемерности клонов и долговечности видов, размножающихся половым путем, по всей видимости, не может быть серьезных сомнений (см. Babcock, Stebbins, 1938; Darlington, 1939; Stebbins, 1950). Перешедшие к клонированию высокие полиплоиды, диплоидные облигатно апомиктические расы и другие нерекombинирующие формы — это не блестящие находки, «озарения» эволюции, а неизбежный брак, грехи поспешности. Это то, чего не может не быть, когда расстроенная климатическими возмущениями 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, двуполым. И это оправдано, они действительно очень резко отличаются от майровских «биологических видов». Кэйн, Ф.Г. Добржанский, Майр 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). Правда, иногда Майр все же упоминает однополые формы (например, партеногенетические расы жука-листоеда *Calligrapha*, Chrysomelidae, см. Майр, 1974, с. 38) в числе видов-двойников.

Но отличая «клональные виды» от «нормальных», не стоит забывать, что полного перемешивания генов нет ни в том, ни в другом случае. Видовой геном всегда подразделен на более или менее устойчивые блоки (Грант, 1984; Хесин, 1984; Жученко, Король, 1985). В ряде специальных работ хорошо показано, что многие признаки организмов наследуются слитно, детерминирующие их гены объединены в группы, не разрушае-

мые кроссинговером. Так называемая «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 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 (ср. выводы Гранта, 1984: с. 391–392, касающиеся форм *Rosa canina* и *Oenothera biennis*, у которых “значительные части генотипа «заперты» [locked up], недоступны для рекомбинации.).

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, то есть черты характерные, как мы видели, для клонов.

Благодарности

Автор глубоко признателен многим коллегам, единомышленникам и оппонентам, принявшим участие в доброжелательном обсуждении текста. Более других я благодарен за поддержку и своевременную критику профессорам Льву Николаевичу Серавину и Николаю Николаевичу Марфенину, а также ныне покойным Киру Назимовичу Несису и Сергею Анатольевичу Подлипаеву, сделавшим особенно много полезных замечаний.

Литература

Астауров Б.Л. 1940. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда (экспериментальное исследование).

- дование). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 240 с.
- Астауров Б.Л. 1968. Цитогенетика развития тутового шелкопряда и ее экспериментальный контроль. М.: Наука. 102 с.
- Астауров Б.Л. 1969. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных // Генетика. Т.5. No.7. С.129–148.
- Астауров Б.Л. 1971. Партеногенез и полиплоидия в эволюции животных // Природа. No.6. С.20–28.
- Бергер Л. 1976. Является ли прудовая лягушка [ошибка, след. читать «съедобная лягушка»] *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом // Экология. No.2. С.37–43.
- Бирштейн В.Я. 1987. Цитогенетические и молекулярные аспекты эволюции позвоночных. М.: Наука. 285 с.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журнал общей биологии. Т.41. No.4. С.485–506.
- Боркин Л.Я., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А. 1987. Полуклональное наследование в гибридном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Доклады Академии наук СССР. Т.295. No.5. С.1261–1264.
- Бреславец Л.П. 1963. Полиплоидия в природе и опыте. М.: Изд-во АН СССР. 364 с.
- Быстрова В.И., Миняев Н.А. 1969. Кариологическое изучение популяций *Trigloch in maritima* L. и некоторых других галофитов северо-запада европейской части СССР в связи с их географическим распространением // Вестник ЛГУ. No.21. С.59–66.
- Васецкий С.Г. 1977. Мейотические деления // Современные проблемы оогенеза. М.: Наука. С.145–173.
- Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука. 300 с.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д., Осинов А.Г. 1993. Эволюция диплоидно-триплоидно-тетраплоидного комплекса рода *Cobitis* (Cobitidae) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т.30. С.6–33.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д. 1982. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Доклады Академии наук СССР. Т.266. No.1. С.250–252.
- Васильев В.П., Соколов Л.И., Серебрякова Е.В. 1980. Кариотип сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены и некоторые вопросы эволюции кариотипов осетрообразных // Вопросы ихтиологии. Т.20. V.6. С.814–822.
- Васильева Е.Д. 1999. Изменчивость черепа костных рыб: эволюционные и таксономические аспекты. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. М.: МГУ. 46 с.
- Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А., Боркин Л.Я. 1988. Элиминация генома одного из родителей до премейотического синтеза ДНК у гибридогенного вида *Rana esculenta* // Цитология. Т.30. No.6. С.691–698.
- Воронцов Н.Н. 1966. Эволюция кариотипа // Руководство по цитологии. М.-Л.: Наука. Т.2. С.359–483.
- Вульф Е.В. 1937. Полиплоидия и географическое распространение растений // Успехи современной биологии. Т.7. No.2. С.161–197.
- Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б. 1965. Однополые и двуполые формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Вопросы ихтиологии. Т.5. Вып.4(37). С.614–629.
- Грант В. 1984. Видообразование у растений. М.: Мир. 528 с.
- Даревский И.С. 1986. Видообразование путем гибридизации у животных // Зыкова Л.Ю., Панова Е.Н. (ред.) Методы исследования в экологии и этологии. Пущино. С.34–75.
- Даревский И.С. 1995. Эпистандартная эволюция и гибридогенное видообразование у пресмыкающихся // Журнал общей биологии. Т.56. No.3. С.310–316.
- Жукова П.Г., Тихонова А.Д. 1973. Хромосомные числа некоторых видов Чукотки // Ботанический журнал. Т.58. No.3. С.395–402.
- Жуковский П.М. 1971. Эволюционные аспекты полиплоидии растений // Природа. No.6. С.29–33.
- Жученко А.А., Король А.Б. 1985. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука. 400 с.
- Инге-Вечтомов С.Г. 1989. Генетика с основами селекции. М.: Высшая школа. 591 с.
- Карпеченко Г.Д. 1927. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т.17. Вып.3. С.306–408.
- Карпеченко Г.Д. 1935. Теория отдаленной гибридизации. М.-Л.: Сельхозгиз. 64 с.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. (2-е изд.) Л.: Наука. 520 с.
- Кэйн А. 1958. Вид и его эволюция. М.: Иностранная литература. 244 с.
- Лада Г.А. 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Колонтаева В.М., Кириченко Л.М., Лада Г.А. (ред.) Флора и фауна Черноземья. Тамбов: Изд-во Тамбовского государственного университета. С.88–109.
- Лобашев М.Е. 1963. Генетика. Л.: Изд-во ЛГУ. 478 с.
- Магешвари П. 1954. Эмбриология покрытосеменных. М.: Иностранная литература. 440 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Маркевич Г.И. 1993. Эволюция коловраток и проблема их положения в системе Metazoa. Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция // Труды института биологии внутренних вод. Вып.68(71). С.3–52.
- Митрофанов Ю.А., Ивановский Ю.А., Лесникова Л.Н., Макарычева А.М. 1982. Числа хромосом и кариотипы некоторых популяций *Artemia salina* // Цитология и генетика. Т.16. No.4. С.11–14.
- Оно С. 1973. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир. 227 с.

- Петровский В.В., Жукова П.Г. 1983. Полиплоиды и диплоиды во флоре сосудистых растений острова Врангеля // Ботанический журнал. Т.68. No.6. С.749–760.
- Побережный Е.С., Островская Р.М., 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.
- Разживин В.Ю. 1984. Анализ нивального флороценологического комплекса Чукотской тундры // Ботанический журнал Т.69. No.8. С.1001–1010.
- Семенов В.И. 1975. Мейоз у автополиплоидов. С.263–291 // Хвостова В.В., Богданов Ю.Ф. (ред.). Цитология и генетика мейоза. М.: Наука. 432 с.
- Скворцов А.К. 1974. Избыточность генетической информации и эволюционный процесс // Природа. No.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). Автореферат диссертации на соиск. ученой степени кандидата биологических наук. СПб.: Изд-во С.-Петербургского государственного университета. 18 с.
- Соколовская А.П. 1982. Полиплоидия среди цветковых растений разных ландшафтов СССР // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. Т.75. Вып.3. 126 с.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С. 1977. О наименьшем числе хромосом ($2N=4$) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (Poaceae) // Ботанический журнал. Т.62. No.2. С.241–245.
- Стрелкова О.С., 1938. Кариосистематический очерк рода *Alopecurus* // Труды Петергофского биологического института. No.16. С.135–153.
- Струнников В.А. 1958. Получение двухотцовских андрогенетических гибридов у тутового шелкопряда // Доклады Академии наук СССР. Т.122. No.3. С.516–519.
- Струнников В.А. 1987. Генетические методы селекции и регуляции пола у тутового шелкопряда. М.: Агропромиздат. 326 с.
- Федченко Б.А. 1934. Семейство Ситниковидные – Juncaginaceae Lindl. // Флора СССР. Т.1. Л.: Изд-во АН СССР. С.275–278.
- Хесин Р.Б. 1984. Непостоянство генома. М.: Наука. 472 с.
- Цауне И.А. 1987. Систематика и распространение гибридогенного комплекса *Rana esculenta* на территории Латвийской ССР. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Л. 16 с.
- Цвелев Н.Н. 1972. О значении гибридационных вопросов в эволюции злаков (Poaceae) // История флоры и растительности Евразии. Л. С.5–16.
- Цвелев Н.Н., Жукова П.Г. 1974. О наименьшем основном числе хромосом в сем. Poaceae // Ботанический журнал. Т.59. No.2. С.265–269.
- Черфас Н.Б., 1987. Гиногенез у рыб. // Кирпичников В.С. (ред.) Генетика и селекция рыб. (2-е изд.) Л.: Наука. С.309–335.
- Шкутина Ф.М. 1975. Мейоз у отдаленных гибридов и амфидиплоидов. С.292–311 // Хвостова В.В., Богданов Ю.Ф. (ред.) Цитология и генетика мейоза. М.: Наука. 432 с.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. 1998. Гаметическая сегрегация геномов у межродовых гибридов карповых рыб // Доклады Академии наук СССР. Т.358. No.5. С.716–718.
- Angus R.A., 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.
- Babcock E.B., Stebbins G.L. 1938. The American species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis // Carnegie Institute Washington Publications. No.504. P.1–199.
- Bauer H. 1947. Karyologische Notizen. I. Über generative Polyploidie bei Dermapteren // Zeitschrift für Naturforschung. Bd.2b. Hft.1/2. S.63–66.
- Beaton M.J., Hebert P.D.N. 1988. Geographical parthenogenesis and polyploidy in *Daphnia pulex* // American Naturalist. Vol.132. P.837–845.
- Beçak M.L., Beçak W., 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., 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., Lavallo D., Schreiber G. 1967b. Further studies on polyploid amphibians (Ceratophryidae). II. DNA content and nuclear volume // Chromosoma. Vol.23. P.14.
- 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_1 generation of various crosses within *Rana esculenta* complex // Acta zoologica cracoviensia (Krakow). Vol.13. P.301–324.
- Berger L., Berger W.A. 1992. Progeny of water frog populations in central Poland // Amphibia–Reptilia. Vol.13. No.2. P.135–146.
- Bertolani R., Manicardi G.C., Rebecchi L., Garagna S., Redi C.A. 1988. Valutazione del “genome size” in *Macrobiotus pseudohufelandi* (Tardigrada) // Bollettino zoologico italiano. T.55. P.43.
- Bogart J.P., Licht L.E. 1986. Reproduction and the origin of polyploids in hybrid salamanders of the genus *Ambystoma* // Canadian Journal of Genetics and Cytology. Vol.28. P.605–617.
- Bogart J.P., Licht L.E., Oldham M.J., 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 // Canadian Journal

- of Zoology. Vol.63. P.340–347.
- Bogart J.P., Lowcock L.A., Zeyl C.W., Mable B.K. 1987. Genome constitution and reproductive biology of hybrid salamanders, genus *Ambystoma*, on Kelleys Island in Lake Erie // Canadian Journal of Zoology. Vol.65. P.2188–2201.
- Boveri Th. 1889. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften // Sitzungsberichte der Gesellschaft Morphologie und Physiologie. München. Bd.5. 73 S.
- Brown D.S., Wright C.A. 1972. On a polyploid complex of freshwater snails (Planorbidae: *Bulinus*) in Ethiopia // Journal of Zoology. Vol.167. P.97–132.
- Bullini L. 1994. Origin and evolution of animal hybrid species // Tree. Vol.9. No.11. P.422–426.
- 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. (American Association for the Advancement of Science, Washington.) P.23–37.
- Carson H.L. 1975. The genetics of speciation at the diploid level // American Naturalist. Vol.109. No.965. P.83–92.
- Christiansen B., O'Connor F.B. 1958. Pseudofertilization in the genus *Lumbricillus* (Enchytraeidae) // Nature. Vol.181. P.1085–1086.
- Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.M. 1945. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopolyploidy, with examples from the Madiinae. Washington: Carnegie Institute Publications. 564 p.
- Cleland R.E. 1923. Chromosome arrangements during meiosis in certain *Oenothera* // American Naturalist. Vol.57. 653. P.562–566.
- Cleland R.E. 1972. *Oenothera*: Cytogenetics and Evolution. New York: Academic Press. 370 p.
- Crosland M.W.J., Crozier R.H. 1986. *Myrmecia pilosula*, an ant with only one pair of chromosomes // Science. Vol.231. P.1278.
- Cuellar O. 1974. The origin of parthenogenesis in vertebrates: the cytogenetic factors // American Naturalist. Vol.108. P.625–648.
- Dahm A. G. 1958. Taxonomy and ecology of five species groups in the family Planariidae. 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., Kupriyanova L.A. 1993. Two new all-female lizard species of the genus *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Thailand and Vietnam (Squamata: Sauria: Uromastycinae) // Herpetozoa. Bd.6. H.1/2. S.3–20.
- Darlington C.D. 1937a. Recent advances in cytology. London: J. & A. Churchill. 671 p.
- Darlington, C.D. 1937b. The biology of crossing-over // Nature. Vol.140. P.759–761.
- Darlington C.D., 1939. The evolution of genetic systems. Cambridge: Cambridge University Press. 151 p.
- Dawley R.M. 1989. An introduction to unisexual vertebrates // Dawley R.M., Bogart J.P. (Eds.) Evolution and ecology of unisexual vertebrates. (Bulletin 466. New York State Museum.) Albany, New York. P.1–18.
- Dawley R.M., Schultz R.V., 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.
- Denis E.S., Peacock W.J., White M.J.D., Appels R., Contreras N. 1981. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* and its bisexual relatives. VII. Evidence from repeated DNA sequences for dual origin of *W. virgo* // Chromosoma. Vol.82. P.453–469.
- Dingercus G., Howell W.M. 1976. Karyotypic analysis and evidence of tetraploidy in the North American paddlefish, *Polyopon spathula* // Science. Vol.194. P.842–844.
- Downs F.L. 1978. Unisexual *Ambystoma* from the Bass Islands of Lake Erie // Occasional Papers of the Museum of Zoology. University of Michigan. No.685. P.1–36.
- Echelle A.A., Echelle A.F., Crozier C.D. 1983. Evolution of an all-female fish, *Menidia clarkhubbsi* (Atherinidae) // Evolution. Vol.37. No.4. P.772–784.
- Echelle A.A., Mosier D.T. 1981. All-female fish: a cryptic species of *Menidia* (Atherinidae) // Science. Vol.212. P.1411–1413.
- Echelle A.A., Mosier D.T. 1982. *Menidia clarkhubbsi* n.sp. (Pisces: Atherinidae) an all-female species // Copeia. No.3. P.533–540.
- Ehrendorfer F. 1965. Dispersal mechanisms, genetic systems, and colonizing abilities in some flowering plant families // Baker H.G., Stebbins G.L. (eds.) The genetics of colonizing species. New York: Academic Press. P.331–352
- Ehrendorfer F. 1980. Polyploidy and distribution // Lewis W.H. (Ed.) Polyploidy; Biological relevance. New York & London: Plenum Press. P.45–60.
- Ernst E. 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena. 606 S.
- Evans W.D., 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., Contandriopoulos J. 1961. Essai sur l'endémisme // Berichte der Schweizerischen botanischen Gesellschaft. Bd.71. P. 384–408.
- Fisher R.A. 1947. The theory of linkage in polysomic inheritance // Philosophical Transactions of the Royal

- Society of London. Ser. B. Vol.233. P.55.
- Fisher R.A., Mather K. 1943. The inheritance of style length in *Lythrum salicaria* // *Annals of Eugenics*. Vol.12. P.1.
- Flovik K. 1938. Cytological studies of arctic grasses // *Hereditas*. Bd.24. S.265–376.
- Flovik K. 1940. Chromosome numbers and polyploidy within the flora of Spitsbergen // *Hereditas*. Bd.26. S.430–440.
- Fuhn I.E., Sova C., Dumitrescu M. 1975. Une population hybridogène *Triturus v. vulgaris T. montandoni* // (Boul du lac Cracurele.) *Studii și comunicări. Muzeul de științele naturii, Bacau*. T.8. P.225–236.
- Gerassimoff J.J. 1891. Einige Bemerkungen über die Function des Zellkerns // *Bulletin de la Société 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 // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. (N. S.) T.15 (Année 1901). P.185–220.
- Godard C., Pimpinelli S. 1986. Cytological analysis of chromosomes in the two species *Parascaris univalens* and *P. equorum* // *Chromosoma*. Bd.94. S.1–10.
- Goddard K.A., Dawley R.M., 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., 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., Giaimo F. 1998. Confirmation of gynogenesis in *Phoxinus eos-neogaeus* (Pisces: Cyprinidae) // *Heredity*. Vol.89. P.151–157.
- Goldman M.A., Lo Verde P.T., 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., 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. P.587–588.
- 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 // *American Naturalist*. Vol.100. No.916. P.591–601.
- Günther R. 1975. Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrosche «*Rana esculenta*» L. in der DDR (Anura, Ranidae) // *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*. Bd.51. H.1. S.145–158.
- Günther R., Plötner J. 1988. Zur Problematik der klonalen Vererbung bei *Rana kl. esculenta* // Günther R., Klewen R. (eds.) *Beiträge zur Biologie und Bibliographie (1960–1987) der Europäischen Wasserfrösche. Ökologie und Faunistik*. Duisburg. S.23–46.
- Gustafsson Å. 1946. Apomixis in higher plants. I. The mechanisms of apomixis // *Acta Universitatis lundensis (Lunds universitets Årsskrift)*. Adv.2. Bd.42. No.3. S.1–68.
- Gustafsson Å. 1947a. Apomixis in higher plants. II. Casual aspects of apomixis // *Acta Universitatis lundensis (Lunds universitets Årsskrift)*. Adv.2. Bd.43. No.2. S.69–180.
- Gustafsson Å. 1947b. Apomixis in higher plants. III. Biotype and species formation // *Acta Universitatis lundensis (Lunds universitets Årsskrift)*. Adv.2. Bd.43. No.12. S.183–370.
- Gustafsson Å. 1948. Polyploidy, life form and vegetative reproduction // *Hereditas*. Bd.34. S.1–22.
- Gustafsson Å., Hakansson A. 1942. Meiosis in some rose hybrids. // *Botaniska notiser*. S.331–343.
- Hagerup O. 1927. *Empetrum hermaphroditum* (Lge) Hagerup a new tetraploid bisexual species // *Dansk botanisk arkiv*. Bd.5. S.1–17.
- Hagerup O. 1928. Morphological and cytological studies of *Bicornes* // *Dansk botanisk arkiv*. Bd.6. S.1–27.
- Hanelt P. 1966. Polyploidie-Frequenz und geographische Verbreitung bei höheren Pflanzen // *Biologische Rundschau*. Bd.4. S.183–196.
- Hasimoto H. 1934. Formation of an individual by the union of two sperm nuclei in the silkworm. // *Bulletin sériciculture expérimentale station. Japan*. Vol.8. No.10. P.455–464.
- Hubbs C.L., Hubbs L.C. 1932. Apparent parthenogenesis in nature in a form of fish of hybrid origin // *Science*. Vol.76. P.628–630.
- Hubbs C.L., Hubbs L.C. 1946. Breeding experiments with the invariably female strictly matroclinous fish, *Mollienesia formosa* // *Genetics*. Vol.31. No.2. P.218.
- Imai H.T., Maruyama T., Gojobori T., Inoue Y., Crozier R.H. 1986. Theoretical basis for karyotype evolution. I. The minimum-interaction hypothesis // *American Naturalist*. Vol.128. No.6. P.900–920.
- Imai H.T., Taylor R.W. 1986. Exceptionally low chromosome number $n=2$ in an Australian Bulldog Ant, *Myrmecia piliventris* Smith (Hymenoptera: Formicidae) // *Annual Report of National Institute of Genetics. Japan*. No.36. P.59–61.
- Imai H.T., Taylor R.W., Crosland M.W.J., Crozier R.H. 1988. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to minimum interaction hypothesis // *Japanese Journal of Genetics*. Vol.63. No.2. P.159–185.
- Imai H.T., Taylor R.W., Kubota M., Ogata K., 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.
- 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) // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. Vol.63. P.341–355.

- Johnson A.W., Packer J.G., Reese G. 1965. Polyploidy, distribution and environment // Wright H.E., Frey D.G. (eds.) The Quaternary of the United States. Princeton (New Jersey): Princeton University Press. P.497–507
- Jokiel P.L., Hildemann W.H., Bigger C.H. 1983. Clonal population structure of two sympatric species of the reef coral *Montipora* // Bulletin of Marine Science. Vol.33. No.1. P.181–187.
- King M. 1993. Species evolution: the role of chromosome change. Cambridge, New York, Melbourne: Cambridge University Press. 336 p.
- Kobel H.R., Loumont C., Tinsley R.C. 1996. The extent species. // Tinsley R.C., Kobel H.R. (eds.) The biology of *Xenopus*. Symposia of the Zoological Society of London. No.68. P.9–33.
- Komaru A., Kawagishi T., Konishi K. 1998. Cytological evidence of spontaneous androgenesis in the freshwater clam *Corbicula leana* Prime // Development Genes and Evolution. Vol.208. P.46–50.
- Komaru A., 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., Kawamura K. 1997. Hermaphroditic freshwater clams in the Genus *Corbicula* produce non-reductional spermatozoa with somatic DNA content // Biological Bulletin. Vol.193. P.320–323.
- Korotyaev B.A. 1996. Use of data on distribution of bisexual and parthenogenetic forms of weevils for faunogenetic reconstructions (Coleoptera, Curculionidae) // Verhandlungen des 14. Internationalen Symposiums über Entomofaunistik in Mitteleuropa (SIEEC). München. S.264–271.
- Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E. 1995. Distribution, population systems and reproductive behaviour 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.
- Larsen K. 1958. Preliminary note on the cytology of the endemic Canarian element // Botanisk tidsskrift. Vol.54. P.167–169.
- Larsen K. 1960. Cytological and experimental studies on flowering plants of the Canary Islands // Konglige danske videnskabers selskabs biologiske skrifter. Vol.11. No.3. P.1–60.
- Levin D.A. 1975. Pest pressure and recombination system in plant // American Naturalist. Vol.109. P.437–451.
- Lokki J., Saura A. 1980. Polyploidy in insect evolution // Lewis W.H. (ed.) Polyploidy: biological relevance. New York & London: Plenum Press. P.277–312.
- Löve A. 1944. Cytogenetic studies on *Rumex* subgenus *Acetosella* // Hereditas. Bd.30. S.1–136.
- Löve A. 1953. Subarctic polyploidy // Hereditas. Bd.39. S.113–124.
- Löve A., Löve D. 1949. The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. // Portugaliae Acta Biologica. (Ser. A.) Supplementary volume. P.273–352.
- Löve A., Löve D. 1958a. An unusual polyploid series in *Triglochin maritima* agg // Proceedings of the Genetic Society of Canada. Vol.3. No.2. P.19–21.
- Löve A., Löve D., 1958b. Biosystematic of *Triglochin maritima* L // Naturalist Canadien. T.5. P.156–165.
- Löve A., Löve D., Pichi-Sermolli R.E.G. 1977. Cytotaxonomical atlas of the Pteridophyta. Vaduz: Cramer. 398 p.
- Löve D., Löve A. 1957. Arctic polyploidy // Proceedings of the Genetic Society of Canada. Vol.2. P.23–27.
- MacGregor H.C., Uzzell Th.M. (Jr.) 1964. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* // Science. Vol.143. P.1043–1045.
- Manton I. 1950. Problems of cytology and evolution in Pteridophyta. Cambridge: Cambridge University Press. 316 p.
- Mantovani B., Scali V. 1992. Hybridogenesis and androgenesis in the stick insect *Bacillus rossius-grandii benazzii* (Insecta, Phasmatodea) // Evolution. Vol.46. P.783–796.
- Mayr E., Ashlock P.D. 1991. The species category // Principles of Systematic Zoology, (2nd edition). New York. P.23–38.
- Mazin A. L., Borkin L. J. 1979. Nuclear DNA content in green frogs of the genus *Rana* // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Bd.55. Nr.1. S.217–224.
- Miller R.R., Schultz R.J. 1959. All-female strains of the teleost fishes of the genus *Poeciliopsis* // Science. Vol.130. P.1956–1957.
- Mockford E.L. 1971. Parthenogenesis in psocids (Insecta: Psocoptera) // American Zoologist. Vol.11. P.327–339.
- Morrison J.W., Raihathy T. 1960. Chromosome behaviour in autotetraploid cereals and grasses // Chromosoma. Bd.11. S.287–309.
- Muldal S. 1952. The chromosomes of the earthworm. I. The evolution of polyploidy // Hereditas. Vol.6. P.55–76.
- Münzing A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy // Hereditas. Bd.21. S.263–378.
- Ó Foighil D., Thiriou-Quévieux C. 1991. Ploidy and pronuclear interaction in north-eastern Pacific *Lasaea* clones (Mollusca: Bivalvia) // Biological Bulletin. Vol.181. P.222–231.
- Ohno S., Kittrell W.A., Christian L.C., Stenius C., Witt G.A. 1963. An adult triploid Chicken (*Gallus domesticus*) with a left ovotestis // Cytogenetics. Vol.2. No.42. P.42–49.
- Okamoto A., Arimoto B. 1986. Chromosomes of *Corbicula japonica*, *C. sandai* and *C. leana* (Bivalvia: Corbiculidae) // Venus. Vol.45. P.194–202.
- Omodeo P. 1952. Cariologia dei Lumbricidae // Caryologia. T.4. P.173–275.
- Pagani M., Ricci C., 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., Redi C.A. 1993. Oogenesis in *Macrotrachela quadricornifera* (Rotifera, Bdelloidea) // *Hydrobiologia*. Vol.255/256. P.225–230.
- Pala M., Casu S., 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.
- Patterson C.M., Burch J.B. 1978. Chromosomes of pulmonate molluscs // Fretter V., Peake J. (eds.) *Pulmonates: systematics, evolution and ecology*. Vol.2a. New York: Academic Press. P.171–217.
- Post A. 1974. Die Chromosomen von drei Arten aus der Familie *Archostomatidae* (Osteichthyes, Stomiatoidei) // *Archiv für Fischereiwissenschaft*. Bd.25, H.1. S.51–55.
- Reese G. 1957. Über die Polyploidiespektren in der nordsacharischen Wüstenflora // *Flora*. Vol.144. P.598–634.
- Renner O. 1925. Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Oenotheren // *Bibliotheca Genetica*. Bd.9. S.1–168.
- Ryabinina N.L., Grechko V.V., Semenova S.K., Darevsky I.S. 1999. On the hybridogenetic origin of the parthenogenetic species *Lacerta dahli* and *Lacerta rostombekovi* revealed by RAPD technique // *Russian Journal of Herpetology*. Vol.6. No.1. P.55–60.
- Salemaa H., Heino T. 1990. Chromosome numbers of Fennoscandian glacial relict Crustacea // *Annales zoologici fennici*. 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 // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. (Serie B – Biology). Vol.67. P.333–350.
- 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* // *Biological Bulletin*. 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 // *American Naturalist*. Vol.108. P.605–619.
- Schultz R.J. 1973. Unisexual fish: laboratory synthesis of a «species» // *Science*. Vol.179. P.180–181.
- Schultz R.J. 1977. Evolution and ecology in unisexual fishes // Hecht K.M., Steere W.C., Wallace B. (eds.) *Evolutionary Biology*. Vol.10. New York: Plenum Press. P.277–331.
- Shimotomai N. 1938. Cytogenetische Untersuchungen über *Chrysanthemum* // *Bibliographia Genetica*. Vol.12. P.161–175.
- Sofradžija A., Berberovic L. 1978. Diploid–triploid sexual dimorphism in *Cobitis taenia taenia* L. (Cobitidae, Pisces) // *Genetica*. Vol.10. No.3. P.389–397.
- Soltis D.E., Soltis P.S. 1993. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy // *Critical Reviews in Plant Sciences*. Vol.12. P.243–273.
- Stalker H.D. 1956a. A case of polyploidy in Diptera // *Proceedings of the National Academy of Sciences (Washington)*. Vol.42. P.194–199.
- Stalker H.D. 1956b. On the evolution of parthenogenesis in Lonchoptera (Diptera) // *Evolution*. Vol.10. P.345–359.
- 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*. New York: Columbia University Press. 643 p.
- Stebbins G.L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. London. 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. P.495–520.
- Stoddart J.A. 1983. Asexual production of planulae in the coral *Pocillopora damicornis* // *Marine Biology*. Vol.76. P.279–284.
- Strelkova O. 1938. Polyploidy and geographosystematic groups in the genus *Alopecurus* L. // *Cytologia*. Vol.8. P.468–480.
- Suomalainen E. 1940a. Polyploidy in parthenogenetic Curculionidae // *Hereditas*. Bd.26. S.51–64.
- Suomalainen E. 1948. Parthenogenesis and polyploidy in the weevils, Curculionidae // *Annales entomologici fennici*. Vol.14 (suppl.). P.206–212.
- Suomalainen E., Saura A., Lokki J. 1976. Evolution of parthenogenetic insects // Hecht M., Steere W., Wallace B. (eds.) *Evolutionary Biology*, New York & London. Vol.9. P.209–257.
- Tinti A., 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. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen // *Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. Bd.67. S.1–36.
- Tischler G. 1946. Über die Siedlungsfähigkeit der Polyploiden // *Zeitschrift für Naturforschung*. Bd.1. S.157–159.
- Tischler G. 1955. Der Grad der Polyploidie bei den Angiospermen in verschiedenen Grossarealen. *Cytologia*. Bd.20. S.101–118.
- Tunner H.G. 1974. Die Klonale Struktur einer Wasserfröschepopulation // *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*. Bd.12. Nr.4. S.309–314.
- Uzzell Th.M. (Jr.) 1970. Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates // *American Naturalist*. Vol.104. No.938. P.433–445.
- Uzzell Th.M. (Jr.), Berger L., Günther R. 1975. Diploid and tripled progeny from a diploid female of *Rana*

- esculenta* (Amphibia Salientia) // Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia. Vol.127. No.11. P.81–91.
- Uzzell Th.M.(Jr.), 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.(Jr.), Günther R., Berger L. 1977. *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic system (Amphibia Salientia) // Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia. Vol.128. P.147–171.
- Uzzell Th.M.(Jr.), Hotz H., Berger L. 1980. Genome exclusion in gametogenesis by an interspecific *Rana* hybrid: evidence from electrophoresis of individual oocytes // *The Journal of Experimental Zoology*. Vol.214. P.251–259.
- Uzzell Th.M.(Jr.). 1963. Natural triploidy in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* // *Science*. Vol.139. P.113–115.
- Vandel A. 1926. Triploïdie et parthénogénèse chez l'Isopode, *Trichoniscus (Spiloniscus) provisorius* Racovitza. // *Comptes rendus hebdomadaires des sciences de l'Académie des sciences*. Paris. (Série D.) T.183. P.158–160.
- Vandel A. 1927. Gigantisme et triploïdie chez l'isopode *Trichoniscus* // *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 // *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*. Paris. T.62. P.164–281.
- Vandel A. 1931. La Parthénogénèse. Paris. 122 p.
- Vandel A. 1934. La parthénogénèse géographique. II. Les mâles triploïdes d'origine parthénogénétique de *Trichoniscus (Spiloniscus) elizabethae* Herold // *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*. Paris. T.68. P.419–463.
- Vandel A. 1940. La parthénogénèse géographique. IV. Polyploïdie et distribution géographique // *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*. T.74. P.94–100.
- 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., Bogart J.P. (eds) *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. (Bulletin 466. New York State Museum.) Albany, New York. P.153–169.
- Vinogradov A.E., Borkin L.J., Gunter R., 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., Günther R., Rosanov J.M. 1991. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal // *Hereditas*. Bd.114. S.245–251.
- Vrijenhoek R.C. 1972. Genetic relationships of unisexual hybrid fishes to their progenitors using lactate dehydrogenase isozymes as gene markers (*Poeciliopsis*, Poeciliidae) // *American Naturalist*. Vol.106. No.952. P.754–766.
- Welch J.L.M., Meselson M. 1998. Karyotypes of bdelloid rotifers from three families // *Hydrobiologia*. Vol.387/388. P.403–407.
- White M.J.D. 1973. *Animal cytology and evolution* (3rd edition). London: Cambridge University Press. 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., Hewitt G.M. (eds.) *Insect cytogenetics: Tenth symposium of the Royal Entomological Society of London*. Oxford: Blackwell. P.119–131.
- White M.J.D., Contreras N. 1981. Chromosome architecture of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* and its bisexual ancestors // *Chromosome Today*. Vol.7. P.165–175.
- White M.J.D., Contreras N. 1982. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba virgo* and its bisexual relatives // *Cytogenetics and Cell Genetics*. Vol.34. P.168–177.
- White M.J.D., Contreras N., Cheney J., Webb G.C. 1977. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba* (formerly *Moraba*) *virgo* and its bisexual relatives. II. Hybridization studies // *Chromosoma*. Bd.61. S.127–148.
- Willis B.L., 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.
- Winge Ö. 1917. The chromosomes. Their numbers and general importance // *Comptes rendus des travaux du Laboratoire Carlsberg*. Vol.13. No.2. P.131–275.
- Winge Ö. 1932. On the origin of constant species hybrids // *Svenska botanisk tidskrift*. Bd. 26. S. 107–122.
- Winkler H. 1934. Fortpflanzung der Gewächse. VII Apomixis // *Handwörterbuch der Naturwissenschaft*, (Zweite Ausgabe). Jena. Bd.4. S.451–461.
- Yakovlev V.N., Slynko Y.V. 1997. Gametic segregation of genomes in hybrids of *Rutilus rutilus* x *Abramis brama* and *R. rutilus* x *A. ballerus* (Cyprinidae) // *Book of Abstracts. IX International Congress of European Ichthyologists «Fish by diversity»*, Napoli-Triest, Italy. P.86–87.
- Zaffagnini F., Trentini M. 1980. The distribution and reproduction of *Triops cancriformis* (Bosc) in Europe (Crustacea Notostraca) // *Monitore zoologico italiano*. (N. S.) Vol.14. P.1–8.