



Биол. журн. Армении, 2 (70), 2018

## ИЗУЧЕНИЕ ГИБРИДНЫХ ТРИПЛОИДНЫХ САМЦОВ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA* В СИМПАТРИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ АРМЕНИИ

Փ.Դ. ԴԱՆԻԵԼՅԱՆ<sup>1</sup>, Մ.Ս. ԱՐԱԿԵԼՅԱՆ<sup>1</sup>, Վ.Ե. ՏՊԱՆԳԵՆԲԵՐԴ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Երևանский государственный университет, Ереван, Армения

<sup>2</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия  
fel1938@mail.ru, arakelyanmarine@gmail.com, v.spangenberg@gmail.com

Изучение симпатрической популяции скальных ящериц рода *Darevskia*, расположенной в Иджеванском районе Армении, где совместно с двуполом видом *D. raddei* обитают три партеногенетических вида, *D. rostombekowi*, *D. dahli* и *D. armeniaca*, показало наличие гибридов между видами *D. raddei* и *D. rostombekowi*. Из рассмотренных 104 особей *D. rostombekowi* в районе исследований было обнаружено 18 триплоидных гибридных мужских особей. Сравнительное исследование мазков и гистологических срезов семенников 9 триплоидных самцов показало на их возможную фертильность. Обнаруженные нами триплоидные самцы могут играть важную роль в гибридогенном видообразовании скальных ящериц.

*Партеногенез – гибридогенное видообразование – триплоидный гибрид – D. rostombekowi*

Հայաստանի Զանապատայան իջևանի շրջանում հանդիպող *Darevskia* ցեղին պատկանող ժայռային մողեսների երկսեռ *D. raddei* և կուսածին *D. rostombekowi*, *D. dahli* և *D. armeniaca* տեսակների սիմպատրիկ պոպուլյացիայի ուսումնասիրության ժամանակ պարզվեց, որ այդ պոպուլյացիայում հանդիպում են հիբրիդային ձևերը, որոնք առաջանում են երկսեռ *D. Raddei* և կուսածին *D. rostombekowi* տեսակների միջև խաչասերման արդյունքում: Եզված պոպուլյացիայում 104 ուսումնասիրված կուսածին *D. rostombekowi* տեսակների մեջ հայտնաբերվել են 18 հիբրիդային տրիպլոիդ արու առանձնյակներ: Այդ արու տրիպլոիդ 9 առանձնյակների սերմնարանների կտրվածքների և բուրբների հյուսվածքաբանական համեմատական ուսումնասիրությունը ցույց է տվել դրանց հնարավոր պտղաբերությունը: Ենթադրվում է, որ մեր կողմից հայտնաբերված հիբրիդ տրիպլոիդ արուները կարող են կարևոր դեր խաղալ ժայռային մողեսների հիբրիդոգեն տեսակառաջացման մեջ:

*Կուսածնություն – հիբրիդոգեն տեսակառաջացում – տրիպլոիդ հիբրիդ – D. rostombekowi*

The study of the sympatric population, located in the Ijevan region of Armenia, where the bisexual species *D. raddei* coexists with three partenogenetic species - *D. rostombekovi*, *D. dahli* and *D. armeniaca* has shown that in this population a hybridization process is taking place between the *D. raddei* and *D. rostombekovi* species. Of the captured 104 *D. rostombekovi* in the study area, 18 triploid hybrid males have been found. A comparative study of the smears and histological slides prepared from the testicles of 9 hybrid males has detected their possible fertility. The recorded triploid hybrid males could potentially play important role in hybrid speciation.

*Parthenogenesis – hybridogenous speciation – triploid hybrid – D. rostombekovi*

После открытия однополого размножения среди видов скальных ящериц главной теоретической основой их происхождения стала гипотеза гибридного видообразования одно-

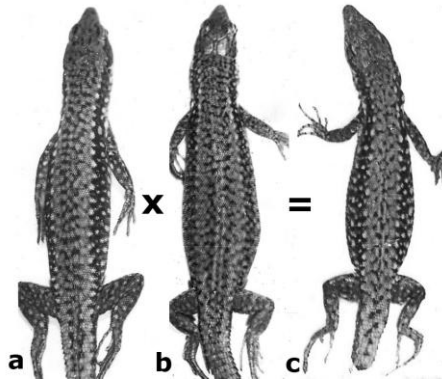
полых видов кавказских скальных ящериц. В последнее время накоплен большой фактический материал об образовании новых видов путем гибридизации среди других видов рептилий [1-3, 5-7, 10, 18, 25, 28 и др.]. Характерное для скальных ящериц частичное перекрытие ареалов разных видов способствует спонтанной гибридизации между двуполовыми и партеногенетическими видами, в результате чего часто образуются гибридные особи. Такие гибриды в большинстве случаев являются стерильными триплоидными самками, бесплодие которых обусловлено значительными аномалиями развития и строения гонад [1, 5, 12-14, 21-23, 26]. Такие зоны гибридизации нами были найдены во многих районах распространения скальных ящериц в Армении [1, 5]. Ранее было показано, что в потомстве партеногенетических самок со следами спаривания, кроме триплоидных стерильных самок, могут развиваться эмбрионы мужского пола [14, 15, 21, 22]. Предпринятое дальнейшее исследование разных зон перекрытия ареалов партеногенетических и двуполовых скальных ящериц в Армении показало, что численность мужских триплоидных особей в природе гораздо более высока, чем предполагалось раньше [21].

Впервые на севере Армении, недалеко от селения Гош, в районе совмещения ареалов двуполовых партеногенетических видов ящериц был обнаружен мужской триплоидный гибрид *D. raddei* x *D. rostombekowi* с вполне развитыми семенниками еще в 1973 году [14, 15]. В дальнейшем в 1994 г. такие мужские гибриды были обнаружены в смешанной популяции между скальными ящерицами двуполого вида *D. valentini* и партеногенетических видов *D. Unisexualis*, *D. armeniaca* в районе Апарана [1, 21]. Изучение частоты появления гибридных самцов и степени их фертильности имеет важное значение для разработки теории сетчатой эволюции. Целью настоящего исследования является изучение гибридов, образующихся в симпатрической популяции скальных ящериц рода *Darevskia* в Иджеванском районе.

**Материал и методика.** Ящерицы были собраны в популяции, расположенной в 12 км к югу от села Севкар в Иджеванском районе в период 1995-2005 г., где совместно обитают три партеногенетических вида *D. rostombekowi*, *D. dahli* и *D. armeniaca* и один двуполовый вид – *D. raddei*. Морфологический анализ 109 особей скальных ящериц проводили по общепринятой методике [8]. Для каждого признака вычислялись средняя арифметическая (Mean) и ее ошибка (SE). За время исследования в данной популяции нами было обнаружено 34 гибридных особей. Кроме изучения морфометрических признаков 17 гибридных самцов, гонады 10 гибридных особей изучались при помощи гистологического и кариологического методов. Для изучения сперматогенеза у гибридов семенники фиксировались в жидкости Буэна с последующим переводом их в 70%-ный спиртовой раствор. Из семенников были приготовлены серийные парафиновые срезы, окрашенные гематоксилином по Гейденгейну. Для изучения кариологии из популяции были исследованы 3 самки партеногенетического вида *D. rostombekowi*, 3 самца *D. raddei*, а также 9 гибридных самцов *D. rostombekowi* x *D. raddei*. Кариология ящериц была изучена методом, представленным в работе Даревского и Куликовой [13]. Кроме этого, проводилось исследование мазков клеток крови и гонад [11]. Была также опробована прижизненная процедура получения метафазных пластинок из клеток регенерирующего хвоста [18, 20]. Кусочек регенерирующего хвоста помещали в среду 15 Leibovitz с 0,03%-ным колхицином на 4-6 ч, затем ткань переносили в 0,4%-ным KCL на 30 мин и фиксировали в смеси метанола и уксусной кислоты. Далее из клеток обработанной таким образом бластемы готовили гомогенную смесь, которую переносили на предметное стекло, высушивали и окрашивали азур-эозином по Романовскому.

**Результаты и обсуждение.** Зона симпатрии между двуполовым видом *D. raddei* и партеногенетическими видами *D. rostombekowi*, *D. dahli*, *D. armeniaca* представляет собой очень узкую полосу, образованную выходами скал в ущелье реки Севкар, покрытом с двух сторон лесом. Все существующие здесь скальные местобитания плотно заселены четырьмя видами скальных ящериц. Подсчет численности этой популяции показал, что 40% встречающихся здесь ящериц относятся к двуполому виду *D. raddei*, тогда как численность однополых видов *D. rostombekowi*, *D. dahli*, *D. armeniaca* составляет соответственно 35,6%, 19,8% и 5,4%. Из пойманных 104 особей *D. rostombekowi* в районе исследований было обнаружено 17 мужских особей. Важно отметить, что несмотря на то что триплоидные гибриды в сме-

шанных популяциях скальных ящериц в основном представлены стерильными гибридными самками, все гибридные особи в популяции Севкар были представлены только самцами. В целом за все время исследования этой популяции с 1995 до 2005 года в этой популяции было отловлено 34 мужских гибридных особей, образовавшихся в результате спаривания самцов *D. raddei* с самками *D. rostombekowi*. Более того, гибридов между *D. raddei* и самками *D. dahli* и *D. armeniaca* здесь не было отмечено, но их возникновение не исключено, поскольку гибриды между двуполыми и однополыми видами *D. dahli* и *D. armeniaca* известны из других районов республики. Однако следует отметить, что характерные следы спаривания, оставляемые челюстями самцов во время спаривания, нами были обнаружены на брюхе и бедрах не только у особей *D. rostombekowi*, но также у *D. dahli*. Так, среди отловленных 104 особей *D. rostombekowi* 12 ящериц имели характерные следы спаривания на бедрах и на брюхе, а среди рассмотренных 42 особей *D. dahli* только две ящерицы оказались со следами спаривания. Возможно, выбор самок среди двух партеногенетических видов самцами *D. raddei* определяется окраской нижней стороны тела ящериц, которая у *D. rostombekowi* оказалась ближе к окраске самок *D. raddei*.



**Рис.1.** Схема образования триплоидного гибридного самца *D. rostombekowi* x *D. raddei*: а) *D. raddei*, б) *D. rostombekowi*, в) гибридный триплоидный самец.

Гибриды между *D. rostombekowi* и *D. raddei* легко определяются визуально по характерным признакам чешуйчатого покрова и окраски, а также благодаря более крупным размерам головы (табл. 1, рис. 1). В целом, в соответствии с присутствием двух наборов хромосом от материнского вида и одного от отцовского, триплоидные гибриды по своим морфологическим признакам больше похожи на материнский партеногенетический вид *D. rostombekowi*, нежели на отцовский двуполый вид (табл. 1).

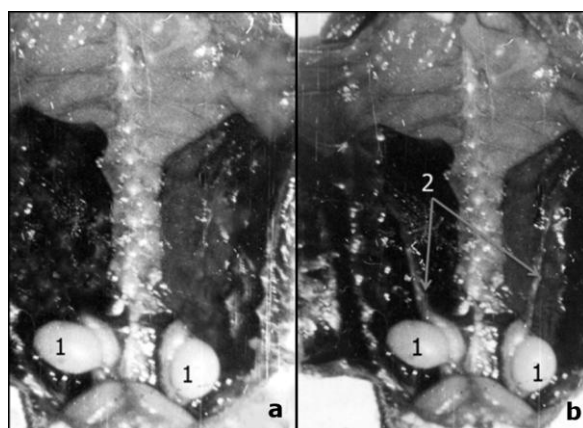
Эти результаты хорошо согласуются с мнением других исследователей [4, 11, 17, 21] о преобладании у триплоидных гибридов материнской наследственной информации. Изученная нами симпатрическая популяция ящериц из окр. Севкара демонстрирует характерную картину так называемого "скопления гибридов", описанную для многих случаев интогрессивной гибридизации [27]. Встречающиеся здесь особи *D. raddei* обладают заметным фенотипическим сдвигом в сторону *D. rostombekowi*, что выражается в количественных признаках фоллидоза и особенностях окраски тела. Сложным промежуточным фенотипом обладают и гибридные полиплоидные самцы *D. rostombekowi* x *D. raddei*. На наш взгляд, фенотип ящериц из смешанной популяции должен в дальнейшем все более усложняться в результате возможных обратных скрещиваний гибридных самцов с самками *D. raddei*, а также партеногенетическими самками *D. rostombekowi* [27].

**Таблица 1.** Изменчивость некоторых признаков фоллидоза скальных ящериц Севкарской популяции, где I- партеногенетический вид *D. rostombekowi* (n=41); II- дуплоидный вид *D. raddei* (n=51); III- триплоидный гибридный самец *D. rostombekowi* (n=17)

Признаки	Виды	Min-Max	Mean±SE
Число чешуй вокруг середины туловища	I	48-50	50,8±0,29
	II	48-56	52,1±0,92
	III	49-52	50,5±0,6
Число бедренных пор	I	14-19	16,50±,2
	II	17-18	16,86±0,61
	III	17-19	18±0,7
Число чешуй по средней линии горла до воротника	I	24-29	25,5±0,24
	II	22-24	23,5±0,41
	III	22-28	25,0±0,5
Число чешуй горловой складки от уха до уха	I	29-44	38,1±0,52
	II	39-44	42,0±0,6
	III	38-46	42,3±0,81
Число мелких чешуй вокруг середины голени	I	15-18	16,8±0,14
	II	15-20	15,8±1,9
	III	17-18	17,5±0,7
Число туловищных чешуй, соприкасающихся с брюшными щитками	I	2-3	2,24±0,09
	II	2-3	2,82±0,06
	III	2-3	2,36±0,16
Число увеличенных прианальных щитков, лежащих непосредственно впереди анального	I	1-3	2,8±0,1
	II	1-3	2,5±1,2
	III	1-3	2,1±0,86

Сложным промежуточным фенотипом обладают и гибридные полиплоидные самцы *D. rostombekowi* x *D. raddei*. На наш взгляд, фенотип ящериц из смешанной популяции должен в дальнейшем все более усложняться в результате возможных обратных скрещиваний гибридных самцов с самками *D. raddei*, а также партеногенетическими самками *D. rostombekowi* [27].

Как уже говорилось, все рассматриваемые гибриды из Севкара являются "самцами". Они обладают внешне хорошо выраженными бедренными порами, вполне развитыми семенниками и гениталиями, которые не отличаются от таковых у одновременно отловленных самцов *D. raddei*. У некоторых гибридов обращает на себя внимание также наличие сильно редуцированных яйцеводов, которые характерны для триплоидных гибридных самок (рис. 2).



**Рис. 2.** Строение половых органов: а) самец *D. raddei* и б) гибридный самец *D. rostombekowi* x *D. raddei*: 1 - семенник, 2-редуцированный яйцевод.

Как было отмечено ранее, гибриды, образующиеся от скрещивания партеногенетических и обоеполых видов ящериц, обычно были представлены стерильными самками [1, 2, 5, 9, 10, 12, 13, 15, 21, 22]. Особый интерес представляет вопрос о возникновении и фертильности исследованных мужских гибридов. Сравнительное исследование срезов семенников гибридных самцов *D. rostombekowi* x *D. raddei* показало, что в семенниках наблюдается обычная картина сперматогенеза (рис 3). У основания базальной мембраны здесь расположены сперматогониальные клетки, за которыми идут несколько рядов делящихся сперматоцитов I и II порядка, и в просвете канальцев находятся многочисленные зрелые сперматиды. На срезах семенных канальцев семенника самцов *D. rostombekowi* x *D. raddei* также наблюдались сперматогонии, сперматоциты и сперматиды. Однако, в отличие *D. raddei*, в просветах канальцев гибридов зрелые сперматиды были в значительно меньшем количестве.

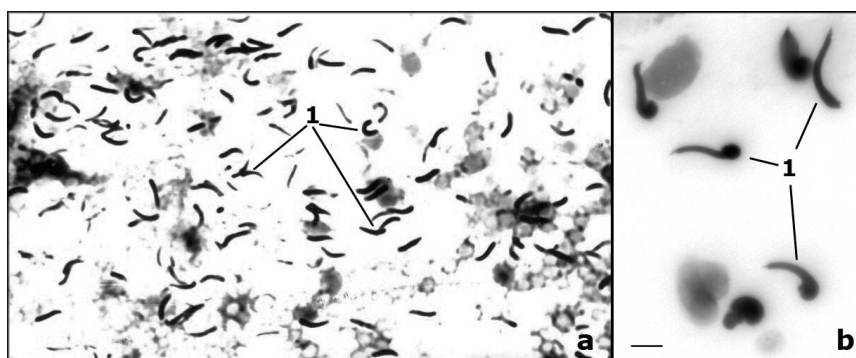


Рис. 3. Картина сперматогенеза у триплоидных самцов: а) *D. rostombekowi* x *D. raddei* (популяция “Севкар”), б) *D. unisexualis* x *D. valentini* (популяция “Кучак”); 1- головки зрелых сперматид. Ваг= 5мкм

Отметим, что сходная картина сперматогенеза наблюдалась у триплоидных самцов скальных ящериц *D. unisexualis* x *D. valentini* [26] (рис. 3), а также у нескольких гибридных триплоидных самцов от скрещивания между партеногенетическим видом североамериканской тейидной ящерицей *Cnemidophorus neomexicanus* и с обоеполым *C. inornatus* [19]. Все стадии сперматогенеза, исключая зрелые спермии, были обнаружены также в семенниках триплоидного гибрида между партеногенетическим видом *Cnemidophorus cozumela* и двуполым *C. angusticeps*. Оказалось, что состояние семенников этих гибридных особей соответствует различным стадиям сперматогенеза в норме, отмеченном для обоеполых видов, вплоть до образования зрелых сперматозоидов. Однако число спермиев по сравнению с таковым в семенниках, отловленных одновременно самцов отцовского вида, было пониженным. Указанные отклонения от нормального хода сперматогенеза, возможно, связаны с нарушениями синапсиса гомеологов и расхождения хромосом в ходе делений мейоза [26]. У 6 исследованных нами триплоидов *D. rostombekowi* x *D. raddei* мы обнаружили четкие признаки интерсексуальности, заключающиеся в одновременном присутствии мужских гениталий и овосеменников (рис. 4).

Полученные результаты кариологического анализа скальных ящериц из Севкарской популяции соответствуют данным предыдущих исследователей [14, 16, 23, 24, 25]. У самцов *D. raddei* изучали хромосомы в делящихся сперматогониях и сперматоцитах на I и II стадиях метафазы мейоза. Самцы отцовского вида имеют сходный состав хромосом с материнским видом. Характер кариотипа отцовского вида *D. raddei* выражается формулой при числе плеч (NF), равном  $38=(2n= 34A+2m+ZZ)$ , содержит ZZ половые акроцентрические хромосомы.

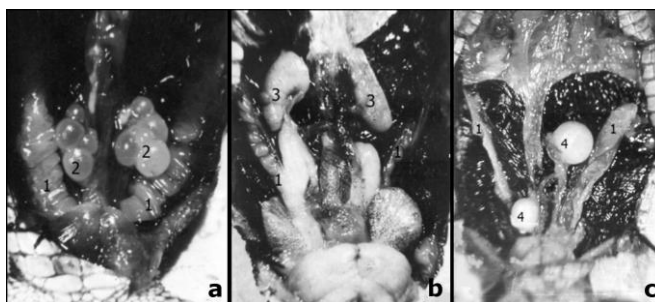


Рис. 4. Строение половых органов: а) партеногенетическая самка *D. rostombekowi*, б) и в) триплоидные интерсексуальные особи *D. rostombekowi*: 1-яйцевод, 2-яичник, 3-овосеменник, 4-семенник

У партеногенетического материнского вида *D. rostombekowi* проводили анализ хромосом клеток с кончика хвоста (бластемы). У трех исследованных особей, как и у отцовского вида, кариотип диплоидный. Число хромосом было равно  $38=(2n=34A+2m+wZ)$ . Материнский партеногенетический вид имеет 18 пар акроцентрических макрохромосом, пару микрохромосом и ( $wZ$ ) гетероморфных половых хромосом, где ( $w$ ) представлена микрохромосомой, а ( $Z$ ) – акроцентричной макрохромосомой. Все макрохромосомы акроцентрические, за исключением одной, и сгруппированы в 18 пар, среди которых одна пара гетероморфная, состоящая из субметацентрической и акроцентрической хромосомы (рис. 5).

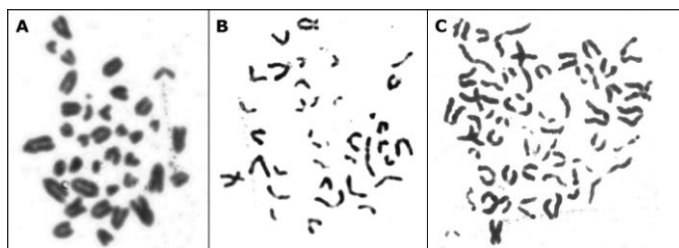


Рис. 5. Сравнительные микрофотографии метафазных пластинок: а) самец *D. raddei*, б) партеногенетическая самка *D. rostombekowi*, в) триплоидный гибрид *D. rostombekowi* x *D. raddei*.

Кариологический анализ 9 гибридных самцов *D. rostombekowi* x *D. raddei* показал, что число хромосом в соматических клетках варьировало от 35 до 57,  $3n=57$  ( $51A+3m+wZZ$ ). Анализ кариотипа не обнаружил существенных различий в морфологии хромосом по сравнению с таковым у родительских форм. Все они распределены в 19 групп по 3 хромосомы в каждой и отнесены к акроцентрическому типу, за исключением заимствованной от материнского вида субметацентрической хромосомы, по размерам соответствующей II-V ( $V$ ) паре макрохромосом. Наличие ее в гибридном кариотипе указывает на участие в гибридизации партеновида *D. rostombekowi*, обладающего описанной выше гетероморфной парой.

Как было показано выше, мужские гибриды характеризуются различной степенью фертильности, включая самцов с нормально развитыми гениталиями и продуцирующими сперматозоиды семенниками. Определенный процент среди гибридов занимают также интерсексуальные особи, у которых развиваются, так называемые “овосеменники”, формирующиеся из морфологических элементов мужских и женских гонад. У исследованных гибридных самцов мы обнаружили вполне развитые единичные

сперматозоиды, что позволяет предполагать возможность их спаривания с самками как обоих родительских, так и двух других, совместно обитающих однополых видов. В связи с этим, значительный интерес представляет вопрос о возможных эволюционных последствиях такого спаривания. Как свидетельствуют примеры исследований некоторых тейидных ящериц рода *Cnemidophorus* и гекконов [18, 19], эволюционную перспективу имеют только триплоидные самки, размножающиеся путем партеногенеза. Что касается триплоидных самцов, то даже при условии их частичной фертильности они представляют собой не более, чем эволюционный тупик. Отметим, что недавно в лабораторных условиях путем гибридизации триплоидной партеногенетической самки ящериц *Aspidoscelis uniparens* и диплоидного бисексуального самца *Aspidoscelis inornatus* была получена тетраплоидная фертильная самка [20]. Тетраплоидный гибридный самец *D. unisexualis* x *D. valentini* также впервые был найден нами в Кучакской популяции, где совместно обитают партеногенетические виды *D. unisexualis*, *D. armeniasa* и двуполовый вид *D. valentini* [1, 21]. Что же касается мужских фертильных триплоидных гибридов, то их эволюционное значение может определяться способностью результативно спариваться как с диплоидными, так и с триплоидными самками [3, 26]. В последнем случае возможно образование тетраплоидных гибридных особей, как это известно у ящериц родов *Cnemidophorus* и *Darevskia* [1, 18, 19, 21]. В случае если тетраплоидные мужские и женские гибриды окажутся плодовиты, может произойти возвращение бисексуальности на аллотетраплоидном уровне. Выяснение этой роли триплоидных фертильных самцов Севкарской популяции в видообразовании скальных ящериц является предметом нашего дальнейшего исследования.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке ГКН МОН РА и РФФИ (РФ) в рамках совместной научной программы №18RF-132 и №18-54-05020 соответственно.*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Аракелян М.С. Микроэволюционные процессы в симпатрических популяциях некоторых видов рептилий Республики Армения и сопредельных территорий. Автореферат док. диссертации, с.1-42, 2011.
2. Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных., Журнал общей биологии, *XLI*, 4, с.485-505, 1980.
3. Васильев В.П. Возможный путь возникновения тетраплоидных форм у позвоночных. Природа, 4, с.112-113, 1981.
4. Даниелян Ф.Д. Искусственная гибридизация двух бисексуальных видов скальных ящериц в природных условиях. Труды ЗИН АН СССР, *158*, с.179-183, 1987.
5. Даниелян Ф.Д. Теория гибридного происхождения партеногенеза в группе Кавказских скальных ящериц. Автореф. докторской диссертации, Киев, с.1-42, 1989.
6. Даревский И.С. Систематика и экология скальных ящериц *Lacerta saxicola* Eversman, распространение в Армении. Зоол. Сб. АН Арм. ССР, вып. 10, с.27-57, 1957.
7. Даревский И.С. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacertam saxicola* Eversmann), распространенных в Армении. Доклады АН СССР, *122*, 4, с.730-732, 1958.
8. Даревский, И.С. Скальные ящерицы Кавказа. Наука, с. 1-209, 1957.
9. Даревский И.С. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся. Труды ЗИН АН СССР., *LIII*, с. 335-349, 1974.
10. Даревский И.С. Эволюция и экология партеногенетического размножения у пресмыкающихся. Современные проблемы теории эволюции. М., Наука: 89-109, 1993.
11. Даревский И.С, Красильников Е.Н. Некоторые особенности клеток крови триплоидных гибридов скальных ящериц Доклады АН СССР., *158*, 1, с. 202-205, 1965.

12. Даревский И.С., Даниелян Ф.Д. Диплоидные и триплоидные особи в потомстве партеногенетических самок скальной ящерицы, естественно спаривающихся с самцами близких бисексуальных видов. Доклады АН СССР, 184, 3, с.72-73, 1969.
13. Даревский И.С., Куликова В.Н. Триплоидия в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) как следствие гибридизации между двуполыми и партеногенетическими формами этого вида. Доклады АН СССР., 158, 1.с. 202-205, 1964.
14. Даревский И.С., Аззелл Т., Куприянова Л.А., Даниелян Ф.Д. Гибридные триплоидные самцы в симпатрических популяциях партеногенетических и обоеполюх видов ящериц рода *Lacerta*. Бюлл. МОИП., сер. биолог., 78, вып.1, с. 48-58, 1973.
15. Даревский И.С., Даниелян Ф.Д., Розанов, Ю.М., Соколова Т.М. Внутриклональное спаривание и его вероятное эволюционное значение в группе партеногенетических видов скальных ящериц рода *Archaeolacerta*. Зоологический журнал, 70, вып. 5, с. 61-73, 1991.
16. Куприянова Л.А. Некоторые цитогенетические закономерности сетчатого (гибридогенного) видообразования у однополюх видов ящериц (*Reptilia, Lacertidae*) и других позвоночных животных. Цитология, 39, 1089-1109, 1997.
17. Шаманский А.М. Анализ изменчивости некоторых бисексуальных, партеногенетических и гибридных форм скальных ящериц Кавказа. Автореферат канд. диссертации. Л., с.1-19, 1970.
18. Cole, C.J., Painter, C.W., Dessauer, H.C., Taylor, H.L. Hybridization between the Endangered Unisexual Gray-Checkered Whiptail Lizard (*Aspidoscelis dixonii*) and the Bisexual Western Whiptail Lizard (*Aspidoscelis tigris*) in Southwestern New Mexico; American Museum of Natural History: New York, NY, USA, No. 3555, pp. 1-31, 2007.
19. Cuellar O. The evolution of partenogenesis. A historical Perspective. In: Meiosis.-p. 43-104, 1987.
20. Charles J. Cole, Harry L. Taylor, Harry L. Taylor, William B. Neaves, Diana P. Baumann, Aracely Newton, Robert Schnittker and Peter Baumann- The Second Known Tetraploid Species of Parthenogenetic Tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae): Description, Reproduction, Comparisons With Ancestral Taxa, And Origins Of Multiple Clones. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 161, 8, p.285-321, 2017.
21. Danielyan, F., Arakelyan, M., Stepanyan, I. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia. Amphibia-Reptilia 29, p. 487-504, 2008.
22. Darevsky I.S., Danielyan F.D. Diploid and triploid progeny arising from natural mating of parthenogenetic *Lacerta armeniaca* and *L. unisexualis* with bisexual *L.sax. valentine*. J. Herpetology, 2, p. 65-69, 1968.
23. Darevsky, I.S., Kupriyanova, L.A., Danielyan, F.D. New evidence of hybrid males of parthenogenetic species. In Studies in Herpetology; Rocek, Z., Ed.; Charles University: Prague, Czech Republic, pp. 207-212, 1985.
24. Kupriyanova, L.A. Concept of hybridogeneous speciation of vertebrate animals: Complex studies of unisexual species of reptilian. Proc. Zool. Inst. 318 p. 382-390, 2014.
25. Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I., Kupriyanova L., Danielyan F.. The maternal ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta: Lacertidae*). Genetica 87, p 53-62, 1992.
26. Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Matveevsky S. , Petrosyan R., Bogdanov Y., Danielyan F., Kolomiets O. Reticulate Evolution of the Rock Lizards: Meiotic Chromosome Dynamics and Spermatogenesis in Diploid and Triploid Males of the Genus *Darevskia*. J. Genes, 8, 149, p.1-17, 2017.
27. Tarkhinshvili D., Murtskhvaladze M., Anderson C. Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation., Biological Journal of the Linnean Society, XX, 1-14. p. 1-14, 2017.
28. Uzzell T.M., Darevski I.S. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria, Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications. Copeia, 2, p. 204-222, 1975.

Поступила 02.02.2018