

УДК 577.95

## ОДНОПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ И НАСЛЕДОВАНИЕ ТОЛЬКО ПО МАТЕРИНСКОЙ ИЛИ ПО ОТЦОВСКОЙ ЛИНИИ

© 2009 г. С. Д. Гребельный

Зоологический институт РАН

199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., д.1

E-mail: actinia@zin.ru

Поступила в редакцию 03.11.08 г.

Окончательный вариант получен 08.12.08 г.

*Партеногенез* представляет собой наиболее известный механизм клонирования, т.е. размножение без генетической рекомбинации. Переход к партеногенетическому развитию ведет к появлению однополо-женских популяций, рас и видов. Он наблюдается в природе у многих рептилий и насекомых. У рыб и земноводных клональные и полуклональные виды размножаются с помощью *гиногенеза*, или *гибридогенеза* (= *кредитогенеза*). Менее известны наблюдающиеся у некоторых насекомых и моллюсков случаи *андрогенеза*. В этом случае развитие молоди происходит при использовании только генов самца, внесенных в яйцо спермием. Материнские гены, содержащиеся в ядре яйцеклетки, полностью утрачиваются.

**Ключевые слова:** однополые виды, клонирование, партеногенез, гиногенез, андрогенез, гибридогенетические комплексы, *Bacillus*, *Corbicula*, *Rana*, *Poecilia*, *Poeciliopsis*, *Menidia*, *Cobitis*, *Bombyx*.

Однополое размножение встречается в самых разных ветвях животного царства. Отсутствие второго родителя с неизбежностью приводит к более или менее устойчивому клонированию, т.е. к воспроизведению генотипа особи во многих поколениях. Поскольку самцы без самок размножаться не могут, в большинстве случаев клонирование ведет к появлению однополо-женских видов или рас. Почти во всех группах животных они немногочисленны. Считается, что большинство описанных к настоящему времени однополых видов размножается путем партеногенеза. Однако у немногих видов отмечены иные способы размножения и однополого наследования.

Отказ от полноценного двуполого размножения может приводить к разным генетическим последствиям. В зависимости от механизмов сохранения в потомстве родительского соматического числа хромосом, результаты такого развития могут варьировать от наследования только материнских признаков до полной замены всех материнских признаков отцовскими. Но в любом случае необычное перераспределение генетического материала резко нарушает основные свойства “менделевской популяции”, которые лежат в основе господствующих представлений о видообразовании (Майр, 1947, 1968; Симпсон, 1948; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1973; Воронцов, 1980, 2004; Dobzhansky, 1937; Timoféeff-Ressovsky, 1939).

### ПАРТЕНОГЕНЕЗ

При партеногенетическом размножении молодь развивается из яйца без всякого участия сперматозоидов. Оплодотворения не происходит, поэтому яйцо должно сохранить полный (нередуцированный) диплоидный или полиплоидный набор хромосом, свойственный соматической клетке. В природных популяциях партеногенез всегда связан с глубоким расстройством мейоза, которое ведет к полной остановке генетической рекомбинации, благодаря чему потомство без изменений наследует все материнские признаки.

При обсуждении происхождения партеногенетических форм и их неизбежной конкуренции с ближайшими двуполыми родственниками часто упоминают так называемое “двукратное преимущество” партеногенеза (Мэйнард-Смит, 1981), которое позволяет популяции не тратить на самцов 50% всех жизненных ресурсов, предоставляемых средой обитания. Согласно другой, более убедительной, на наш взгляд, точке зрения, преимущества партеногенетических популяций скорее связаны с их высокой гетерозиготностью и генотипическим сходством особей, а не с большей скоростью размножения (Грант, 1980; Гребельный, 2005, 2006; Suomalainen, 1969; Suomalainen, Saura, 1973; Suomalainen et al., 1976).

По своим генетическим последствиям к партеногенезу примыкают другие вторичные видоизменения полового размножения (*гиногенез*, *ги-*

*бридогенез и андрогенез.* Гиногенетические и гибридогенетические формы также в большинстве случаев образуют однополо-женские популяции, но их воспроизводство осуществляется с участием самцов близких двуполых видов. Андрогенетические популяции, разумеется, можно найти только среди гермафродитных организмов.

### ГИНОГЕНЕЗ

Гиногенез – это развитие неоплодотворенного яйца, которое происходит только после стимуляции спермием. Спермий проникает в яйцо, но вскоре мужской пронуклеус элиминируется. Дальнейшее развитие эмбриона контролируется только материнским геномом и ведет к появлению только женского потомства.

Хорошо известный пример гиногенеза – размножение серебряного караса *Carassius auratus gibelio*. Его ареал простирается от Западной Европы до Японии. В восточной части этого огромного пространства часто встречаются двуполые популяции. В Европе карась почти повсеместно представлен однополой формой и размножается при участии самцов сазана *Cyprinus carpio*, плотвы *Rutilus rutilus*, золотого караса *Carassius carassius* и других карповых рыб (сем. Cyprinidae). Все исследованные гиногенетические самки серебряного караса из европейских и китайских популяций оказались триплоидами. В японских популяциях широко распространены триплоидные, реже тетраплоидные гиногенетические формы (Головинская и др., 1947, 1965; Черфас, 1987; Васильева, Васильев, 2000; Брыков и др., 2005; Zhou et al., 2000; Murakami et al., 2001).

Гиногенез отмечен также у диплоидных и триплоидных мелких живородящих тропических рыбок, относящихся к родам *Poecilia* (= *Mollienesia*) и *Poeciliopsis* (сем. Poeciliidae: Hubbs C., Hubbs L., 1932, 1946; Miller, Schultz, 1959; Schultz, 1961, 1966, 1969), у триплоидных и тетраплоидных щиповок *Cobitis* (сем. Cobitidae: Васильев, Васильева, 1982; Васильев, 1985; Васильев и др., 2007; Лебедева, 2007; Sofradžja, Berberovic, 1978). Он описан у хвостатых земноводных – гибридных триплоидных рас *Ambystoma* (сем. Ambystomatidae: Macgregor, Uzzell, 1964; Cuellar, 1974), у немногих насекомых – у триплоидной расы жука-притворяшки, относящегося к роду *Ptinus*, зависимой в своем размножении от самцов диплоидного вида *Ptinus clavipes* (отр. Coleoptera, сем. Ptinidae: Sanderson, 1960).

### ГИБРИДОГЕНЕЗ

Гибридогенез отличается от гиногенеза тем, что потомство развивается из оплодотворенного яйца. Аллели отца, вносимые спермием, проявляются фенотипически. Потомство в большинстве случаев также состоит только из самок, которые

являются подлинными “соматическими гибридами”, так как их клетки несут хромосомы обоих родителей, что подтверждено скрещиваниями с использованием маркерных генов. Тем не менее, на начальных стадиях оогенеза отцовские хромосомы элиминируются, и в созревающем яйце сохраняются только материнские хромосомы. Таким образом, в каждом поколении один гаплоидный набор (вносимый самцом) должен быть вновь заимствован. На этом основании Боркин и Даревский (1980) предложили именовать такую форму размножения “*кредитогенезом*”.

Лучше всего явление гибридогенеза описано на материале живородящих рыбок рода *Poeciliopsis*, населяющих реки Мексиканского залива. Здесь обитают однополо-женские диплоидные популяции, произошедшие от межвидовых гибридов этого рода. Они “паразитируют” на близких двуполых видах, используя их самцов при размножении (Vrijenhoek, 1972; Schultz, 1977; Angus, Schultz, 1979).

Позднее было показано, что европейская “съедобная” лягушка *Rana esculenta* также размножается путем гибридогенеза. Она может быть названа перманентным гибридом *R. lessonae* и *R. ridibunda* (Боркин и др., 1987; Berger, 1967; Vinogradov et al., 1990; Lada et al., 1995).

### АНДРОГЕНЕЗ

Подобно гиногенезу, андрогенез служит в природе одним из механизмов клонирования или “тиражирования” идентичных генотипов. Он может быть назван зеркальным отражением партеногенеза. Как и при обычном половом размножении, андрогенетическое потомство развивается из яйца, но новому поколению передаются только аллели, внесенные спермием. Гены, содержащиеся в ядре яйцеклетки, полностью утрачиваются.

Возможность андрогенетического развития организмов была для генетиков столь очевидна, что они смогли осуществить его в эксперименте прежде, чем оно было обнаружено в природе. Впервые это было сделано на “шелковичном черве” – тутовом шелкопряде *Bombyx mori* (Астауров, 1936а, б, 1937; Hasimoto, 1934). Путем сильного сублетального нагревания удалось устранить материнское ядро яйцеклетки. Тогда в результате слияния двух гаплоидных ядер, внесенных спермиями, удалось вырастить диплоидных бабочек. Более того, если самка была оплодотворена двумя самцами, которые несли разные генетические маркеры, можно было иногда наблюдать появление “двухотцовских” андрогенетических гибридов (Струнников, 1958; Астауров, 1968).

Гораздо позднее случаи андрогенетического развития были обнаружены в природных популяциях и

правильно объяснены. Пресноводный моллюск *Corbicula sandai* (тип Mollusca, кл. Bivalvia, сем. Corbiculidae) принадлежит к обычным диплоидным раздельно-полым видам и встречается в Японии в озере Бива (Lake Biwa). Поскольку этот вид имеет обычные гаплоидные спермии, содержащие вдвое меньше ДНК, чем соматические клетки, полагают, что он размножается обычным образом. Два другие вида этого рода, *C. leana* и *C. fluminea*, весьма близкие к *C. sandai*, оказались гермафродитами (Miyazaki, 1936; Kraemer, Galloway, 1986). Было показано, что особи этих видов, содержащиеся поодиночке, все же способны приносить потомство, что было проверено в двух поколениях (Ikematsu, Yamane, 1977). Отсюда японские исследователи заключили, что гермафродитные моллюски способны к самооплодотворению или гиногенезу (Okamoto, Arimoto, 1986).

Позже было установлено, что одна из японских популяций *C. leana* состоит из триплоидных особей. Особи *C. fluminea* на Тайване в одном и том же водоеме могут быть диплоидными и триплоидными (Komaru, Konishi, 1999). Кроме того, нужно подчеркнуть, что диплоидные и триплоидные моллюски рода *Corbicula* из нескольких изученных местообитаний в Восточной Азии дают нередуцированные сперматозоиды с таким же количеством ДНК, как и в соматических клетках (Okamoto, Arimoto, 1986; Komaru et al., 1997; Komaru, Konishi, 1999).

Лишь детальные цитологические наблюдения и цитофотометрические измерения количества ДНК у *C. leana* позволили показать, что развивающиеся эмбрионы содержат только те хромосомы, которые внесены спермиями, в то время как продукты деления ядра яйцеклетки оттесняются к поверхности клетки и затем удаляются из нее (Komaru et al., 1998). Таким образом, отличить андрогенетическое развитие от партеногенетического оказывается не всегда легко.

Андрогенез был обнаружен и у насекомых. Сравнительно недавно в Северо-Западной Сибири обнаружены однополо-женские популяции палочников (сем. Phasmatodea). Они возникают в результате скрещивания двух видов (*Bacillus rossius* и *B. grandii benazzii*). Их особи несут по одному гаплоидному набору хромосом каждого вида. Гибридные популяции и родительские виды обитают совместно. Один из них, *Bacillus rossius*, – двуполый вид (самки имеют  $2n = 36$ , XX; самцы  $2n = 35$ , XO), который включает факультативно-партеногенетические группы особей. Другой вид, *B. grandii*, – строго двуполый (самки  $2n = 34$ , XX; самцы  $2n = 33$ , XO), он включает три подвида (Mantovani et al., 1991; Scali, 1991).

В лаборатории взрослых гибридных самок (*B. rossius–grandii benazzii*) скрещивали с самцами *B. grandii benazzii*, *B. grandii grandii*, *B. grandii maretimi* и *B. rossius*. Яйца, отложенные до спаривания, никогда не развивались, что доказывает отсутствие партеногенеза. Был проведен аллозимный анализ родителей и их потомства. С помощью генетических маркеров были выявлены гены, унаследованные от самки и от самца (Mantovani, Scali, 1992). На основании аллозимного анализа потомства выделены три генотипических класса.

1. Самый большой класс потомков, происходящих от всех скрещиваний, представлен особями, унаследовавшими один полный гаплоидный набор хромосом от матери, а другой – от отца. Это пример полуклонального наследования, обычного при гибридогенетическом размножении у лягушек и рыб, осуществляющегося при участии самцов близкого вида.

2. Второй класс включает потомков мужского и женского пола, у которых проявляются только отцовские гены. Это – чисто андрогенетические потомки. Цитологический анализ подтверждает, что их кариотип полностью состоит из отцовских хромосом (при том, что скрещивавшиеся формы отличались по числу и строению хромосом).

3. Третий класс самый редкий (только две самки). Он включает потомство, наследующее только материнские гены. Одна самка была полностью гомозиготна, насколько можно заключить из анализа немногих генов; в ее генотипе один из материнских гаплоидных наборов был просто удвоен. Вторая самка полностью повторила материнский генотип по всем трем исследованным локусам. Как пишут Мантовани и Скали (Mantovani, Scali, 1992. Р. 788): “Эти самки должны были развиваться в результате реализации разных гиногенетических механизмов”.

На основании этих данных можно сказать, что гибкие и нестабильные у гибридных форм механизмы, участвующие в реорганизации генотипа в ходе мейоза и кариогамии, допускают разные способы сохранения или восстановления соматического числа хромосом в яйце. У большинства животных к моменту проникновения сперматозоида в яйцо женский мейоз еще далек от завершения. Поэтому яйцо, будучи уже готовым к развитию, все еще содержит полный набор материнских хромосом (Васецкий, 1977). Как показано на шелкопряде и многих других организмах, если мужской пронуклеус не принимает участия в развитии особи, то у нее проявятся исключительно материнские признаки. С другой стороны, если

потомство развивается без участия женского протонуклеуса, возможно клонирование по отцовской линии за счет хромосом, внесенных только спермиями (андрогенез у шелкопряда, моллюсков и палочников). Наконец, слияние женского протонуклеуса с одним из полярных телец, образовавшихся в яйце в результате мейоза, будучи вполне аналогичным самооплодотворению, ведет к полной или частичной гомозиготности потомства.

Чтобы отличить чисто материнское наследование от строго отцовского, необходимо использовать маркерные аллели или в деталях проследить течение мейоза, но это нелегко. Поэтому все известные к настоящему времени однополо-женские виды рептилий считаются партеногенетическими на том только основании, что среди рептилий ни гиногенеза, ни иных механизмов однополого размножения не наблюдалось. В то же время среди рыб все однополые формы считаются гиноили гибридогенетическими (= кредитогенетическими), так как во всех изученных случаях успешное развитие икры наблюдается только после ее контакта со спермой. Принимая во внимание, что наши знания о течении мейоза у клональных форм остаются весьма неполными, можно предполагать, что некоторые виды, ныне принимаемые за партеногенетические, на самом деле размножаются с помощью гиногенеза или андрогенеза.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л. Новые данные по искусственному партеногенезу у тутового шелкопряда // Докл. АН СССР. 1936а. Т. 2. № 7. С. 277–280.
- Астауров Б.Л. Искусственный партеногенез и андрогенез у шелкопряда // Бюл. ВАСХНИЛ. 1936б. № 12. С. 47–52.
- Астауров Б.Л. Опыты по экспериментальному андрогенезу и гиногенезу у тутового шелкопряда // Биол. журн. 1937. Т. 6. № 1. С. 1–50.
- Астауров Б.Л. Цитогенетика развития тутового шелкопряда и ее экспериментальный контроль. М.: Наука, 1968. 102 с.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 4. С. 485–506.
- Боркин Л.Я., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М. и др. Полуклональное наследование в гибридном комплексе *Rana esculenta* (доказательство методом проточной ДНК-цитометрии) // Докл. АН СССР. 1987. Т. 295. № 5. С. 1261–1264.
- Брыков В.А., Апаликова О.В., Елисейкина М.Г. и др. Изменчивость митохондриальной ДНК у диплоидной и триплоидной форм серебряного караса *Carassius auratus gibelio* // Генетика. 2005. Т. 41. № 6. С. 811–816.
- Васецкий С.Г. Мейотические деления // Современные проблемы оогенеза. М.: Наука, 1977. С. 145–173.
- Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Докл. АН СССР. 1982. Т. 266. № 1. С. 250–252.
- Васильев В.П., Лебедева Е.Б., Васильева Е.Д. и др. Моклональные и возникающие *de novo* тетраплоидные формы рыб рода *Cobitis* (Cobitidae) из различных клонально-бисексуальных комплексов // Там же. 2007. Т. 416. № 4. С. 559–562.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного караса *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. С. 581–592.
- Воронцов Н.Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва. 1980. Т. 25. № 3. С. 295–314.
- Головинская К.А., Ромашов Д.Д. (при участии Мусселиус В.А.) Исследование по гиногенезу у серебряного караса // Тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. 1947. Т. 4. С. 73–113.
- Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б. Однополые и двуполые формы серебряного караса (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. С. 614–629.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Гребельный С.Д. Много ли на свете клональных видов. I. Отличие клональных форм от обычных двуполых видов // Журн. зоологии беспозвоночных. 2005. Т. 2. № 1. С. 79–102.
- Гребельный С.Д. II. Клонирование в природе, его роль в формировании разнообразия фауны и флоры // Там же. 2006. Т. 3. № 1. С. 77–109.
- Лебедева Е.Б. Структура и распространение клонально-бисексуальных комплексов рыб р. *Cobitis* (Cobitidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 2007. 25 с.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Гос. изд-во иностр. лит-ры, 1947. 504 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Мэйнард-Смит Дж. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 271 с.
- Симпсон Дж.Г. Темпы и формы эволюции. М.: Гос. изд-во иностр. лит-ры, 1948. 358 с.
- Струнников В.А. Получение двухотцовских андрогенетических гибридов у тутового шелкопряда // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122. № 3. С. 516–519.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

- Черфас Н.Б. Гиногенез у рыб // Курпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. С. 309–335.
- Angus R.A., Schultz R.J. Clonal diversity in the unisexual fish *Poeciliopsis monacha-lucida*: a tissue graft analysis // Evolution. 1979. V. 33. № 1. P. 27–40.
- Berger L. Embryonic and larval development of  $F_1$  generation of green frogs different combinations // Acta Zool. Cracoviensia, Kracow. 1967. V. 12. № 7. P. 123–160.
- Cuellar O. The origin of parthenogenesis in vertebrates: the cytogenetic factors // Am. Natur. 1974. V. 108. P. 625–648.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
- Grant V. Organismic evolution. San Francisco: Freeman, 1977.
- Hasimoto H. Formation of an individual by the union of two sperm nuclei in the silkworm // Bull. Sericult. Exp. Stat. Jpn. 1934. V. 8. № 10. P. 455–464.
- Hubbs C.L., Hubbs L.C. Apparent parthenogenesis in nature in a form of fish of hybrid origin // Science. 1932. V. 76. P. 628–630.
- Hubbs C.L., Hubbs L.C. Breeding experiments with the invariably female strictly matroclinous fish, *Mollienesis formosa* // Genetics. 1946. V. 31. № 2. P. 218.
- Ikematsu W., Yamane S. Ecological studies of *Corbicula leana* Prime. III // Bull. Jpn. Soc. Fish. 1977. V. 43. P. 1139–1146.
- Komaru A., Konishi K. Non-reductional spermatozoa in three shell color types of the freshwater clam *Corbicula fluminea* // Zool. Sci. (Jpn.) 1999. V. 16. № 1. P. 105–108.
- Komaru A., Konishi K., Nakayama I. et al. Hermaphroditic freshwater clams in the Genus *Corbicula* produce non-reductional spermatozoa with somatic DNA content // Biol. Bull. 1997. V. 193. P. 320–323.
- Komaru A., Kawagishi T., Konishi K. Cytological evidence of spontaneous androgenesis in the freshwater clam *Corbicula leana* Prime // Devel. Genes Evol. 1998. V. 208. P. 46–50.
- Kraemer L.R., Galloway M.L. Larval development of *Corbicula fluminea* (Müller): An appraisal of its heterochrony // Am. Malac. Bull. 1986. V. 4. P. 61–79.
- Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem Territory of Russia // Russ. J. Herpetol. 1995. V. 2. № 1. P. 46–57.
- Macgregor H.C., Uzzell Th.M. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* // Science. 1964. V. 143. P. 1043–1045.
- Mantovani B., Scali V. Hybridogenesis and androgenesis in the stick insect *Bacillus rossius-grandii benazzii* (Insecta, Phasmatodea) // Evolution. 1992. V. 46. P. 783–796.
- Mantovani B., Scali V., Tinti F. Allozyme analysis and phylogenetic relationships of two new stick-insects from north-west Sicily (*Bacillus grandii benazzii* and *B. rossius-grandii benazzii* (Insecta Phasmatodea) // J. Evol. Biol. 1991. V. 4. P. 279–290.
- Maynard-Smith J. The evolution of sex. Cambridge: Univ. Press, 1978.
- Miller R.R., Schultz R.J. All-female strains of the teleost fishes of the genus *Poeciliopsis* // Science. 1959. V. 130. № 3389. P. 1956–1957.
- Miyazaki I. On the development of bivalves belonging to the genus *Corbicula* // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 1936. V. 5. P. 249–254.
- Murakami M., Matsuba C., Fujitani H. The maternal origins of the triploid ginsu *Carassius auratus langsdorfi*: Phylogenetic relationships with the *Carassius auratus* taxa by partial mitochondrial D-loop sequencing // Genes Genet. Syst. 2001. V. 76. P. 25–32.
- Okamoto A., Arimoto B. Chromosomes of *Corbicula japonica*, *C. sandai* and *C. leana* (Bivalvia: Corbiculidae) // Venus. 1986. V. 45. P. 194–202.
- Sanderson A.R. The cytology of a diploid bisexual spider beetle *Ptinus clavipes* Panzer and its triploid gynogenetic form *mobilis* Moor // Proc. Roy. Soc. Edinburgh (Ser. B, Biology). 1960. V. 67. P. 333–350.
- Scali V. Un nuovo insetto stecco (Phasmatodea) della Sicilia: *Bacillus grandii benazzii* (n. subsp.) // Frustula Entomol. (New ser.) 1991. V. 12. P. 397–408.
- Schultz R.J. Reproductive mechanism of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish *Poeciliopsis* // Evolution. 1961. V. 15. № 2. P. 302–325.
- Schultz R.J. Hybridization experiments with an all-female fish of the genus *Poeciliopsis* // Biol. Bull. 1966. V. 130. № 3. P. 415–429.
- Schultz R.J. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates // Am. Natur. 1969. V. 108. P. 605–619.
- Schultz R.J. Evolution and ecology in unisexual fishes. V. 10. Evolutionary biology / Eds Hecht K.M. et al. N.Y.: Plenum Press, 1977. P. 277–331.
- Sofradžija A., Berberović L. Diploid–triploid sexual dimorphism in *Cobitis taenia taenia* L. (Cobitidae, Pisces) // Genetica (Ned.). 1978. V. 10. № 3. P. 389–397.
- Suomalainen E. Evolution in parthenogenetic Curculionidae. V. 3. Evolutionary biology / Eds Dobzhansky T. et al. Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 1969. P. 261–296.
- Suomalainen E., Saura A. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. I. Polyploid Curculionidae // Genetics. 1973. V. 74. P. 489–508.
- Suomalainen E., Saura A., Lokki J. Evolution of parthenogenetic insects. V. 9. Evolutionary biology / Eds Hecht M. et al. N.Y.; L.: Plenum Press, 1976. P. 209–257.
- Timoféeff-Ressovsky N.W. Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) // Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1939. Bd. 76. S. 158–218.
- Vinogradov A.E., Borkin L.J., Gunter R. et al. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // Genome. 1990. V. 33. P. 619–627.
- Vrijenhoek R.C. Genetic relationships of unisexual hybrid fishes to their progenitors using lactate dehydrogenase isozymes as gene markers (*Poeciliopsis*, Poeciliidae) // Am. Natur. 1972. V. 106. № 952. P. 754–766.

Zhou L., Wang Y., Gui J.-F. Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays // J. Mol. Evol. 2000. V. 51. P. 498–506.

## Unisexual Reproduction: Either Maternal or Paternal Inheritance

S. D. Grebelnyi

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaja nab. 1, St-Petersburg, 199034 Russia  
e-mail: actinia@zin.ru

**Abstract**—*Parthenogenesis* is usually recognized as the most accepted mechanism of cloning, i.e., reproduction without genetic recombination. Transfer from bisexual to parthenogenetic propagation causes the appearance of all-female populations, races, and species. It was ascertained in natural populations of numerous of reptile and insect species. Clonal and hemiclinal species of fishes and amphibians propagate by means of *gynogenesis* and *hybridogenesis*. Less known are instances of *androgenesis* found in some insects and mollusks. In this case offspring develops only under control of male genes supplied by spermatozoa. Mother's genes included into the egg nucleus have to be entirely lost. Androgenesis may be called mirroring of parthenogenesis.

**Key words:** unisexual species, cloning, parthenogenesis, gynogenesis, androgenesis, hybridogenic complexes, *Bacillus*, *Corbicula*, *Rana*, *Poecilia*, *Poeciliopsis*, *Menidia*, *Cobitis*, *Bombyx*.