

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE



**PARTENOGENEZE U PLAZŮ A SOUVISEJÍCÍ JEVY:
PŘÍKLAD JEŠTĚREK Z RODU *DAREVSKIA***

Bakalářská práce

Andran Abramjan

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha 2008

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně a s použitím uvedené literatury.

V Praze dne 22. 4. 2008

Andran Abramjan

OBSAH

1. ABSTRAKT	2
2. ÚVOD	3
3. PARTENOGENEZE – UVEDENÍ K PROBLEMATICE	4
3.1. Partenogeneze u plazů	5
3.2. Rod <i>Darevskia</i> a první důkaz partenogeneze u plazů	6
4. SPECIFIKA PARTENOGENETICKÝCH DRUHŮ RODU <i>DAREVSKIA</i>	9
4.1. Karyologie	9
4.2. Meiotické mechanismy partenogeneze	9
4.3. Teratologie	10
4.4. Ekologie	10
5. JAKÝ JE PŮVOD JEŠTĚREK RODU <i>DAREVSKIA</i> ?	11
5.1. Fylogeneze rodu <i>Darevskia</i>	11
5.2. Jaký je původ partenogenetických druhů rodu <i>Darevskia</i> ?	14
5.3. Kdy partenogenetické druhy vznikly?	15
5.4. Kolikrát partenogenetické druhy vznikly?	16
6. JAK SOUVISÍ HYBRIDIZACE SE VZNIKEM PARTENOGENEZE?	19
6.1. Hybridizace bisexuálních druhů	19
6.2. Hybridizace bisexuálních a partenogenetických druhů	20
6.3. Otázka občasných samců	21
6.4. Experimentální křížení	23
6.5. Mají ještěrky rodu <i>Darevskia</i> sklon k tvorbě samic?	24
6.6. Hraje při vzniku partenogeneze roli fylogeneze?	25
7. PROBÍHÁ V PARTENOGENETICKÝCH LINIÍCH NĚJAKÁ EVOLUCE?	26
7.1. Fenotypová variabilita	26
7.2. Genetická variabilita	27
7.3. Jaký je evoluční potenciál partenogenetických druhů?	30
8. ZÁVĚR	33
9. PODĚKOVÁNÍ	34
10. LITERATURA	35

1. ABSTRAKT

Partenogeneze u plazů byla poprvé prokázána u kavkazských ještěrek rodu *Darevskia* (čeleď *Lacertidae*). Je známo 7 partenogenetických diploidních druhů obývajících skalnatá stanoviště v oblasti Arménské vysočiny. Všechny jsou podobně jako i mnohé další partenogenetické organismy (hlavně plazi) hybridního původu a jeví vysokou míru heterozygotnosti. K hybridizačním událostem s největší pravděpodobností došlo po poslední době ledové. Bylo zjištěno, že maternální, resp. paternální rodičovské druhy jsou si fylogeneticky příbuzné a vznik partenogeneze u těchto ještěrek patrně souvisí s fylogenetickými faktory. Jsou probrány i další možnosti, potenciálně související se vznikem partenogeneze, včetně role pohlavních chromozomů a určení pohlaví. Partenogenetické ještěrky rodu *Darevskia* spojuje s jinými partenogenetickými plazy relativně malé stáří a velmi nízká genetická variabilita. Byly však u nich také nalezeny hypervariabilní lokusy (mikrosatelity) s vysokou mutační rychlostí. Z evolučního hlediska se nejeví perspektiva partenogenetických linií jako dlouhodobá, avšak u byly u nich také pozorovány některé zvláštnosti související s jejich adaptabilitou. Některé otázky, například meiotické mechanismy, udržení heterozygotnosti nebo vliv epigenetických faktorů na klonální organismy, nejsou ještě plně objasněny.

Parthenogenesis in reptiles was for the first time discovered in the Caucasian rock lizards of the genus Darevskia (family Lacertidae). There are recognized 7 all-female diploid species occupying rocky habitats of the Armenian Highland. All of them (as well as other parthenogenetic reptiles) originated from hybridisation between bisexual species and display high levels of heterozygosity. The hybridisations most probably occurred after the last glaciations period. It was found out that maternal, respectively paternal species are phylogenetically related and that most probably the origin of parthenogenesis is phylogenetically constrained in these lizards. The role of sex chromosomes, determination of sex and other possible factors determining the origin of parthenogenesis are also discussed. The parthenogenetic Darevskia and other unisexual reptiles have in common relatively young age and very little genetic variability. However, some hyperunstable microsatellite loci were also detected. The evolutionary perspective of parthenogens doesn't seem to be long-termed, but there have been observed also peculiarities concerning adaptability of these species. Some questions like the meiotic mechanisms, maintenance of high heterozygosity or effects of epigenetic factors on clonal species aren't yet fully resolved.

2. ÚVOD

Partenogeneze¹, tedy schopnost množit se neoploďnými vajíčky, je z evolučního hlediska fenomén, který dosud není plně pochopen. Schopnost asexuálního rozmnožování není v přírodě omezena jen na tzv. nižší organismy, ale objevuje se naopak v různých skupinách organismů, které se primárně rozmnožují sexuálně, včetně obratlovců. Existují tak celé linie jedinců tvořené pouze samicemi.

Šupinatí plazi (*Squamata*) jsou dnes jedinou známou skupinou amniotických obratlovců, u nichž se v přírodě partenogeneze vyskytuje (Vrijenhoek et al. 1989). Byla u nich poprvé objevena v 50. letech 20. století u kavkazských skalních ještěrek, dnes řazených do rodu *Darevskia*. Kavkazské skalní ještěrky se tak od té doby staly jedním z nejvíce zkoumaných partenogenetických taxonů a modelovým organismem zejména pro evoluční biologii. Dodnes nejsou některé záležitosti plně vysvětleny, jako příčiny vedoucí ke vzniku partenogeneze nebo udržení partenogeneze v přírodě. Kromě vírníků ze skupiny *Bdelloidea* totiž nejsou známy žádné větší či starší partenogenetické linie. S tím také souvisí další aspekt, jímž je udržení genetické variability, která by druhu usnadňovala dlouhodobé přežívání. K variabilitě se vztahují otázky rekombinace a reprodukčních mechanismů které, minimálně u rodu *Darevskia* také nejsou spokojivě objasněny. Navíc se v partenogenetických taxonech vyskytují určité anomálie, jako například občasný výskyt samců, což nás zase přivádí k otázkám determinace a diferenciaci pohlaví.

Celá problematika je tedy značně komplexní. Cílem této práce je zmapovat dosavadní znalosti o partenogenezi a jevech s ní souvisejících na příkladu jednoho z nejlépe prozkoumaných amniotických taxonů v tomto směru. Zejména pak poznatky o jejich původu, podstatě a vzniku partenogenetického způsobu reprodukce a jejího vlivu na evoluční potenciál takovýchto druhů.

Poznámka: Přestože mezi taxonomy panuje určitá neshoda v tom, zda partenogenetické linie považovat za plnohodnotné biologické druhy (Darevsky et al. 1985, Darevsky 1992), budu v této práci pro zjednodušení užívat výrazu druh i pro ně.

¹ Z řeckého parthenos (= panna) a genesis (= původ, vznik).

3. PARTENOGENEZE – UVEDENÍ K PROBLEMATICE

Přestože se naprostá většina známých organismů množí pohlavní cestou (výměnou genetické informace na úrovni samčích a samičích pohlavních buněk), vyskytují se mezi nimi i druhy, které jsou jim blízce příbuzné, ale množí se de facto klonováním sebe sama. Je jistý spor, zda považovat partenogenezi za rozmnožování nepohlavní – všichni potomci jsou geneticky identičtí s matkou, či pohlavní – množení probíhá přes pohlavní buňky. To je však spíše otázka terminologie.

Množení unisexuálních organismů může probíhat na různých principech, z nichž lze jmenovat především gynogenezi, hybridogenezi a automixii. První dva jmenované se vyskytují například u živorodek rodu *Poecilia* a *Poeciliopsis* a vyžadují pro spuštění vývoje vajíčka přítomnost spermií od samců cizího druhu. Cizí genetická informace však do vajíčka buď nevstupuje, nebo vstupuje, avšak v další generaci je nahrazena jinou, tj. od jiného samce. Automixie je pak případ pravé partenogeneze, kdy samice přítomnost cizí spermií nepotřebuje a produkuje klony sebe sama v důsledku pozmeněného chodu meiózy. Tento typ partenogeneze se vyskytuje také u obratlovců, včetně partenogenetických plazů (Dawley 1989, Simon et al. 2003).

Co mají partenogenetické skupiny společného? Přestože partenogeneze může vzniknout v rámci druhu spontánně, zejména u bezobratlých, značná část partenogenetických skupin je hybridního původu (Simon et al. 2003). Dosud není přesně známo, jakým způsobem hybridizace přivozuje vznik partenogeneze, nicméně úzkou souvislost nelze popřít. S hybridizací souvisí i další aspekt, jímž je častá polyploidie. Triploidní partenogenetické druhy se často vyskytují i mezi plazy, například u gekonů, agam nebo ještěřů rodu *Cnemidophorus*. V tomto bodě se ještěřky rodu *Darevskia* liší, neboť všechny jsou zásadně diploidní. Důležitým společným znakem také je, že partenogeny jsou relativně mladé (Moritz et al. 1989, 1992a, Moritz 1991, Fu 1999), pro což svědčí fakt, že v mnohých fylogenetických studiích vyšly partenogenetické skupiny jako terminální linie (Simon et al. 2003).

Z evolučního hlediska je partenogeneze zajímavá hned z několika důvodů, jimiž jsou "dvojnásobná cena sexu", "teorie červené královny" a "Müllerova rohatka".

Dvojnásobná cena sexu (někdy též označovaná jako cena samců) vyjadřuje, že biparentální druhy se množí pomaleji, protože polovinu energie vynaloží na produkci samců. Kdyby se množily partenogeneticky, při stejném úsilí by namísto samců mohly vyprodukovat

samice, které by se takto množily dále a množivost druhu by značně vzrostla (Maynard Smith 1978, ex Ridley 1993). Přesto je většina druhů biparentálních. Přináší tedy s sebou partenogeneze tak značné nevýhody, že je lepší se množit sexuálně?

S touto otázkou souvisí teorie červení královny (Van Valen 1973, ex Ridley 1993). Podle ní má vliv na přežívání druhu, konkurence mezi ním a ostatními organismy, jimiž mohou být příslušníci podobného druhu, predátoři či paraziti. V souvislosti s partenogenezí se nejčastěji zdůrazňuje právě aspekt parazitů. Podle teorie by partenogenetický druh měl být náchylný k rychlému vymření, protože jsou-li všichni jedinci geneticky stejní, chybí jim i patričná variabilita, kterou by mohli čelit rychleji evolujícími parazity.

Partenogenetický druh by byl zkrátka méně odolný vůči změnám prostředí než bisexuální. O tom, že partenogenetické druhy by měly být evolučními slepými uličkami vypovídá i třetí model, tzv. Müllerova rohatka (Müller 1964, ex Ridley 1993). Jedná se o princip, kdy se v genomu postupně akumulují škodlivé mutace (například delece), které však mohou být sexuálním rozmnožováním eliminovány pomocí genetické rekombinace. U asexuálního druhu, kde efektivní rekombinace chybí, by tento proces byl nevratný a druh by mu časem podlehl.

Partenogenetické organismy tak představují jedinečný model pro studium z hlediska evoluční i reprodukční biologie.

3.1. Partenogeneze u plazů

V současnosti je známo asi 70 druhů partenogenetických obratlovců (ryb, obojživelníků a plazů), z nichž na plazy připadá zhruba polovina. Navíc je u nich partenogeneze omezena pouze na šupinaté (*Squamata*). Naprostá většina, pokud ne všechny druhy partenogenetických obratlovců, jsou hybridního původu (Vrijenhoek et al. 1989). Ojedinele však byly zaznamenány i případy fakultativní partenogeneze, kdy se u normálních samic vylíhla mláďata z neoplozených vajec. Konkrétně u varanů *Varanus panoptes* (Lenk et al. 2005) a *Varanus comodoensis* (Watts et al. 2006) nebo u krajty tygrovitě (*Python molurus*, Groot et al. 2003).

Mezi nejlépe prozkoumané partenogenetické skupiny plazů patří vedle rodu *Darevskia* také američtí ještěři rodu *Cnemidophorus* z čeledi *Teiidae* (nověji rozdělení na rody *Cnemidophorus* a *Aspidocelis*, Reeder et al. 2002) nebo australské gekony *Heteronotia binoei*. V boxu 1 je uveden přehled partenogenetických skupin plazů.

Box 1: Výskyt partenogeneze u plazů			
Čeleď	Rod	Počet partenogenetických linií	Ploidie
<i>Teiidae</i>	<i>Cnemidophorus</i> (vč. <i>Aspidocelis</i>)	cca 15	2n i 3n
	<i>Gymnophthalmus</i>	1	2n
	<i>Kentropyx</i>	1	2n
	<i>Leposoma</i>	1	2n
	<i>Teius</i>	1	2n?
<i>Iguanidae</i>	<i>Liolaemus</i>	1	2n
<i>Xanthusiidae</i>	<i>Lepidophyma</i>	1	2n
<i>Lacertidae</i>	<i>Darevskia</i>	7	2n
<i>Gekkonidae</i>	<i>Hemidactylus</i>	4	3n
	<i>Lepidodactylus</i>	2	2n i 3n
	<i>Heteronotia</i>	2	2n i 3n
	<i>Heteronota</i>	1	2n
	<i>Hemiphyllodactylus</i>	1	?
<i>Agamidae</i>	<i>Leiolepis</i>	3	2n i 3n
<i>Chamaeleonidae</i>	<i>Brookesia</i>	1	?
<i>Typhlopidae</i>	<i>Ramphotyphlops</i>	1	3n
	<i>Typhlops</i>	2	?

Podle Vrijenhoek et al. (1989), Darevsky (1992) a Reeder et al. (2002).

3.2. Rod *Darevskia* a první důkaz partenogeneze u plazů

Rod *Darevskia* (Arribas 1997, ex Arnold et al. 2007) je monofyletická skupina asi 25 druhů ještěrek (box 2), pojmenovaných po ruském zoologovi Iljovi Darevském, který se jimi celý život zabýval a jako první na nich prokázal existenci přirozené partenogeneze u amniotických obratlovců. Dosahují malé až střední velikosti s délkou těla 55-80 mm a hlavu mají relativně zploštělou. Jejich areál sahá od Balkánského poloostrova přes Krym a Anatolii až po severní Írán (obr. 1).

Naprostou většinu rodu *Darevskia* (dříve řazeného k rodu *Lacerta*), tvoří druhy obývající zejména skalnatá a kamenitá stanoviště na Kavkaze a v Malé Asii, z nichž mnohé jsou zde endemické. Dříve byly považovány za poddruhy ještěrky skalní a souhrnně označovány jako "*Lacerta saxicola* komplex". V současnosti se rozlišuje sedm partenogenetických druhů rozšířených na Arménské vysočině (obr. 1; box 2).

V roce 1957 popsal Ilja Darevskij dva druhy ještěrek ze severní Arménie, *D. dahli* a *D. rostombekovi* (Darevskij 1957), u nichž si všiml, že všechny nalezené exempláře byly samice, stejně jako i u dříve popsané *D. armeniaca*. Že se jedná skutečně o partenogenetické organismy, bylo potvrzeno na základě několika zjištění (Darevskij 1958, ex 1966):

- 1) Samice bisexuálních druhů mají během období rozmnožování na břicho zřetelné otisky po čelistech samců, kteří si je během páření přidrží. U partenogenetických samic tyto otisky v období páření chybějí.
- 2) U partenogenetických samic chybějí v období páření i spermie v kloace a oviduktech.
- 3) Neoplozené samice nakladly vejce, z nichž se vylíhly opět samice.

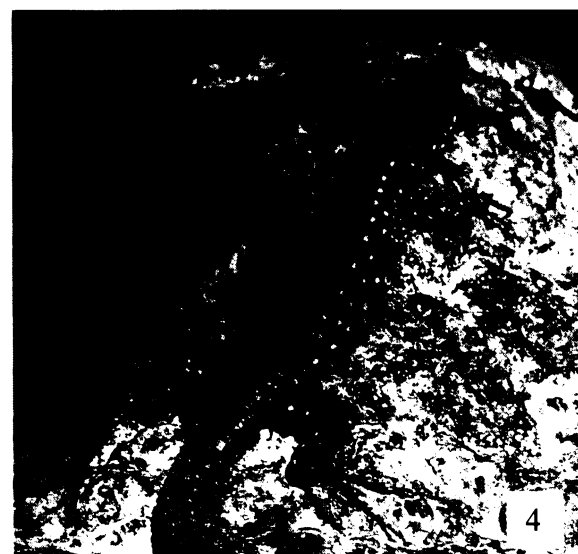
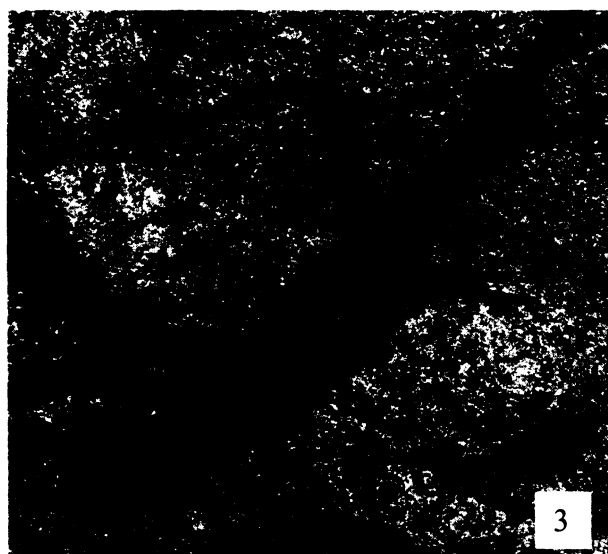
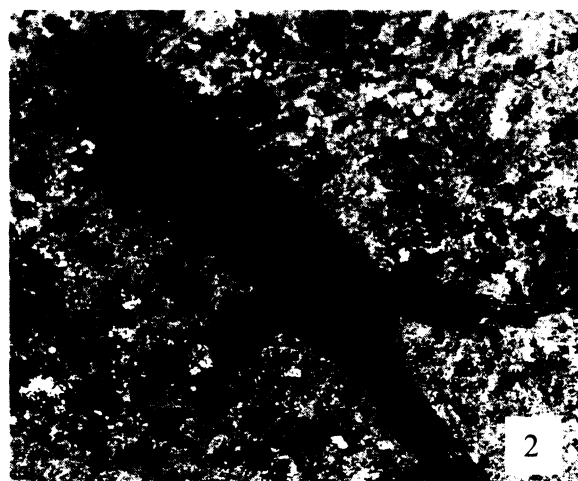
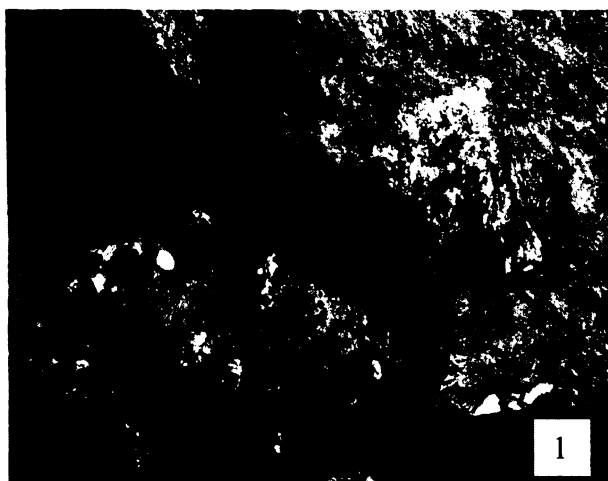
I další experimenty vypovídají o tomtéž. Kupříkladu vysazení samic *D. armeniaca* na Ukrajinu, kde se úspěšně rozmnožily a ani v dalších generacích zde nebyl nalezen žádný samec (Darevsky 1966). Také transplantace kožních štěpů poukazuje na klonální množení; všichni partenogenetičtí jedinci by měli mít identickou genetickou výbavu, a tedy i imunitní systém. Ze štěpů, transplantovaných mezi jedinci *D. unisexualis*, se ujaly takřka všechny (Danielyan 1989).

Postupně byly popsány ještě další partenogenetické druhy. *D. unisexualis* ze střední Arménie (Darevsky 1966) (obr. 2) a pak 3 druhy z východního Turecka: *D. uzzelli* (Darevsky & Danielyan 1977), *D. bendimahiensis* a *D. sapphirina* (Schmidtler et al. 1994).

Box 2: Druhy a poddruhy řazené do rodu <i>Darevskia</i>		
Bisexuální druhy		Partenogenetické druhy
<i>D. alpina</i>	<i>D. portschinskii</i>	<i>D. armeniaca</i>
<i>D. brauneri</i>	<i>D. portschinskii nigrita</i>	<i>D. bendimahiensis</i>
<i>D. brauneri brauneri</i>	<i>D. portschinskii portschinskii</i>	<i>D. dahli</i>
<i>D. brauneri darevskii</i>	<i>D. praticola</i>	<i>D. rostombekovi</i>
<i>D. brauneri szczerbaki</i>	<i>D. praticola pontica</i>	<i>D. sapphirina</i>
<i>D. caucasica</i>	<i>D. praticola praticola</i>	<i>D. unisexualis</i>
<i>D. caucasica caucasica</i>	<i>D. raddei*</i>	<i>D. uzzelli</i>
<i>D. caucasica vedenica</i>	<i>D. raddei nairensis</i>	
<i>D. chlorogaster</i>	<i>D. raddei raddei</i>	
<i>D. clarkorum</i>	<i>D. raddei vanensis</i>	
<i>D. daghestanica</i>	<i>D. rudis</i>	
<i>D. defilippi</i>	<i>D. rudis bischoffi</i>	
<i>D. derjugini</i>	<i>D. rudis bithynica</i>	
<i>D. derjugini abchasica</i>	<i>D. rudis chechenica</i>	* = <i>Lacerta saxicola defilippi</i>
<i>D. derjugini barani</i>	<i>D. rudis macromaculata</i>	** = <i>Lacerta saxicola terentjevi</i>
<i>D. derjugini boehmei</i>	<i>D. rudis obscura</i>	
<i>D. derjugini derjugini</i>	<i>D. rudis rudis</i>	
<i>D. derjugini orlowae</i>	<i>D. rudis svanetica</i>	
<i>D. derjugini silvatica</i>	<i>D. rudis tristis</i>	Pozn.: Hvězdičky značí odkaz na synonymní jména, se kterými se lze setkat ve starší literatuře.
<i>D. dryada</i>	<i>D. saxicola</i>	
<i>D. lindholmi</i>	<i>D. steineri</i>	
<i>D. mixta</i>	<i>D. valentini**</i>	
<i>D. parvula</i>	<i>D. valentini lantziyreni</i>	Podle Ananjeva et al. (2006),
<i>D. parvula parvula</i>	<i>D. valentini spitzenbergerae</i>	Arnold et al. (2007)
<i>D. parvula adjarica</i>	<i>D. valentini valentini</i>	a www.reptile-database.org



Obr. 1. Rozšíření rodu *Darevskia*. Tmavé oblasti značí výskyt partenogenetických druhů. (Podle Darevsky 1967, 1985, Gasc et al. 1997, Sindaco et al. 2000, Arnold et al. 2007).



Obr. 2: 1) *D. armeniaca*, 2) *D. unisexualis*, 3) *D. rostombekovi*, tři ze sedmi druhů partenogenetických ještěrek rozšířených na Arménské vysočině. 4) *D. raddei*. Běžný bisexuální druh, široce rozšířený v Zakavkazsku, severozápadním Íránu a východní Anatolii. Na obrázku poddruh *nairensis*, žijící na středu a západě Arménie a v přilehlém Turecku.

4. SPECIFIKA PARTENOGENETICKÝCH DRUHŮ RODU *DAREVSKIA*

Předtím, než se dostaneme k jednotlivým problematikám ještěrek rodu *Darevskia*, je třeba zmínit několik obecných charakteristik a specifíků, kterými se bisexuální a unisexuální druhy tohoto rodu vyznačují.

4.1. Karyologie

Všechny ještěrky rodu *Darevskia*, včetně partenogenetických, jsou evolučně diploidní ($2n = 38$), z čehož bývá 36 akrocentrických makrochromozomů (a) a 2 mikrochromozomy (m). Výjimkou je *D. rostombekovi*, která má 3. pár chromozomů heteromorfní – jeden makrochromozom je submetacentrický (sm), nebyl nalezen u žádného dalšího druhu rodu *Darevskia* a pravděpodobně vznikl pericentrickou inverzí (Kupriyanova 1981, ex 1989). Určení pohlaví je typu *Abraxas*; samice jsou heterogametické – ZW, samci ZZ.

4.2. Meiotické mechanismy partenogeneze

I přes značnou dobu, která uplynula od prvních pozorování meiózy u druhu *D. armeniaca*, není dosud uspokojivě vysvětleno, jakým mechanismem se zachovává diploidní počet chromozomů ve vajíčku. Je známo, že meióza probíhá normálně až do metafáze II, kdy se tvoří dělicí vřeténko, avšak druhé pólové tělísko již nikoli. Počet bivalentů v metafázi I, stejně jako počet chromozomů v metafázi II, je 19, tj. haploidní (Darevsky & Kulikova 1961). Bylo navrženo několik vysvětlení obnovy diploidního počtu chromozomů, žádné však není v plném souladu s pozorováními (reviewed in Darevsky et al. 1985):

- 1) Splynutí druhého pólového tělíska s oocytem,
- 2) potlačení druhého meiotického dělení (neefektivní anafáze. Darevsky & Kulikova 1961).
- 3) Premeiotická endoduplikace (neefektivní cytokineze během posledního mitotického dělení před meiózou. Uzzell 1970, Uzzell & Darevsky 1975).
- 4) Splynutí prvojádra s jedním z produktů dělení první pólové buňky (Uzzell & Darevsky 1975).

První dvě možnosti jsou v rozporu s vysokou heterozygotností partenogenetických ještěrek a také s přítomností heteromorfního páru chromozomů u *D. rostombekovi*. Obě varianty by totiž rychle vedly k homozygotnosti a v případě *D. rostombekovi* ke karyotypu se dvěma a, nebo dvěma sm chromozomy (Darevsky et al. 1985). Premeiotickou endoduplikací, která probíhá například u partenogeneticky se množících triploidních ještěrů *Cnemidophorus uniparens* (Cuellar 1971), by se heterozygotnost při absenci crossing-overu zachovala (vytvoří se pouze tzv. pseudobivalenty). Avšak počet bivalentů a chromozomů v metafázích I a II by musel být $4n$, což neodpovídá pozorování (Kupriyanova 1989). Čtvrtá možnost se jeví jako nejpravděpodobnější, je v souladu s udržení heterozygotnosti i s pozorovaným počtem bivalentů a somatických chromozomů (Darevsky et al. 1985). Nicméně nebylo pozorováno ani rozdělení první pólové buňky, ani vyloučení druhé, což však mohlo být ovlivněno různými podmínkami (úhel pod kterým bylo vajíčko pozorováno, malý počet vzorků, přerušení procesu vnějšími faktory...).

4.3. Teratologie

Ve srovnání s bisexuálními druhy se u partenogenetických vyskytuje o několik procent více zrůdných embryí (kolem 5% všech zkoumaných vajec), která zahynou ještě ve vajíčku v důsledku letálních poruch nebo neschopnosti vyklubat se. Nejčastěji se jedná o deformace hlavy, zdvojení částí těl, chybění spodní čelisti nebo o otevřené tělní dutiny (Darevsky 1966). Zvláštní je, že v závislosti na partenogenetický druh převažuje určitý typ postižení, což může mít souvislost s pohlavím; zatímco u *D. armeniaca* a *D. unisexualis* jsou zrůdná embrya zpravidla samice, u *D. dahli* a *D. rostombekovi* převažují samci. Zvláštností samčích embryí také je, že mají hemipenisy obrácené ven. (Darevsky 1966, Darevsky et al. 1985).

4.4. Ekologie

Obecně vzato žijí partenogenetické druhy v o něco chladnějších či sušších podmínkách a často vítězí v kompetici s bisexuálními druhy v zónách sympatrie. Obecně také dosahují vyšších populačních hustot, např. u *D. armeniaca* bylo pozorováno až 10 jedinců na 1m^2 skály (Darevsky et al. 1985). Při zjišťování abundance na 1km úseku cesty byly hodnoty u partenogenetických druhů znatelně vyšší než u bisexuálních, někdy dokonce řádově (Darevsky 1967).

5. JAKÝ JE PŮVOD JEŠTĚREK RODU *DAREVSKIA*?

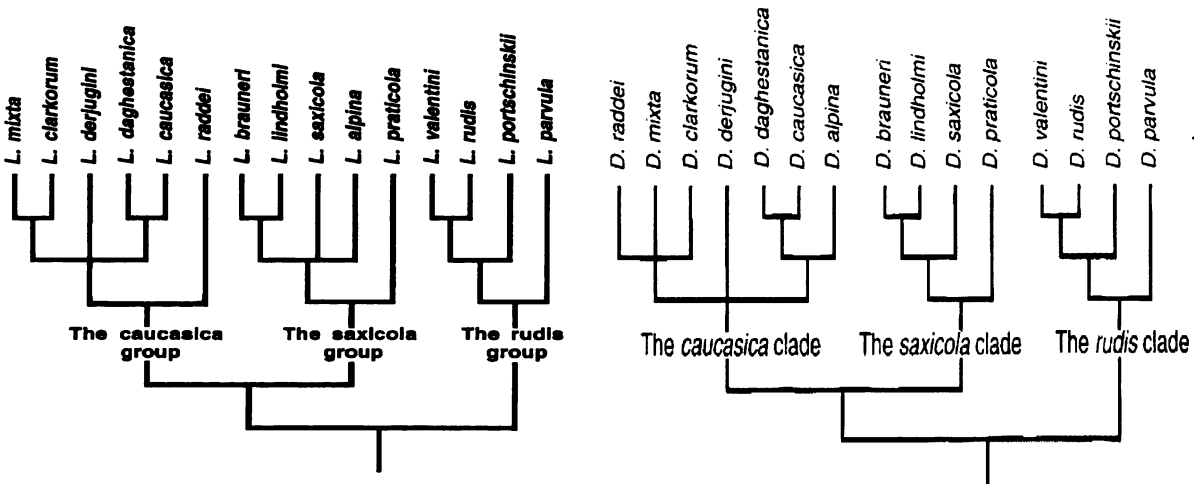
5.1. Fylogeneze rodu *Darevskia*

Z celé čeledi *Lacertidae* (asi 300 druhů) je rod *Darevskia* jediným známým, v němž se v současnosti partenogeneze vyskytuje. Jeho postavení v rámci čeledi je však stejně nejasné jako u dalších rodů. Analýzy mtDNA (Fu 1998, Harris et al. 1998, Arnold et al. 2007) i jaderné DNA (Mayer & Pavlicev 2007) došly k závěru, že v krátkém časovém období došlo k masivní radiaci, kdy se od sebe odštěpily prakticky všechny dnes známé rody pravých ještěrek. Patrně se tak stalo někdy během středního miocénu (před 16 – 12 miliony let) (Arnold et al. 2007). Za poměrně jisté však můžeme považovat, že dřívější řazení těchto ještěrek k rodu *Lacerta*, respektive *Archaeolacerta* bylo mylné. Rod *Archaeolacerta s.l.*, kam se zahrnovaly středomořské skalní ještěrky, je ve skutečnosti polyfyletický, a tudíž se jedná o podobné ekomorfy vzájemně nepříbuzných linií ještěrek (Carranza et al. 2004).

O fylogenezi samotného rodu *Darevskia* panuje lepší představa. Všechny studie založené na alozymech (Murphy et al. 1996), mtDNA (Fu et al. 1997, Fu 1999) nebo obojím (Murphy et al. 2000) se shodly na rozdělení rodu *Darevskia* do tří kladů, geneticky od sebe vzdálených takřka stejně, které byly označeny podle jejich charakteristických příslušníků: (*caucasica*, *saxicola*) *rudis*) (obr. 3). I přes nejisté postavení několika druhů jsou obecně jednotlivé klady poměrně dobře podložené, nejvíce pak klad '*rudis*', resp. blízká příbuznost druhů *D. valentini*, *D. rudis* a *D. portschinskii* (MacCulloch et al. 1995, Fu 1999, Murphy et al. 2000, Ciobanu et al. 2003b). Postavení druhu *D. raddei* v kladu '*caucasica*' vychází v závislosti na metodě buď do korunové skupiny, nebo naopak jako bazální větev, nicméně uvnitř kladu zůstává (Murphy et al. 2000). Klad '*saxicola*' pak zahrnuje zejména druhy žijící severně, hlavně na Velkém Kavkazu. Studie fylogeneze podle mtDNA však nezpracovaly všechny druhy rodu *Darevskia*, jejichž začlenění do kladogramů by teoreticky mohlo strukturu stromu změnit.

Zajímavým objevem bylo zjištění satelitních sekvencí, které se ukázaly být specifické pro rod *Darevskia* a byly nazvány CLsat (Caucasian Lacerta satellites) (Roudykh et al. 1999, ex 2002). Jednotlivé monomery jsou dlouhé kolem 150 párů bází a dosud byly identifikovány 4 podskupiny těchto satelitů (označované CLsatI-IV), přičemž podskupina CLsatI byla nalezena prakticky u všech zkoumaných druhů (Grechko et al. 2006), zatímco CLsatIV naopak u jediného druhu, krymské *D. lindholmi* (Ciobanu et al. 2003a). Většina druhů však obsahuje více než

jednu podskupinu a vzájemně se liší jak jejich poměrným zastoupením, tak i vlastní nukleotidovou sekvencí. Jednotlivé CL satelity jsou druhově specifické a jejich změna tedy nějak souvisí se speciální událostí (Ciobanu et al. 2003b, Grechko et al. 2006).

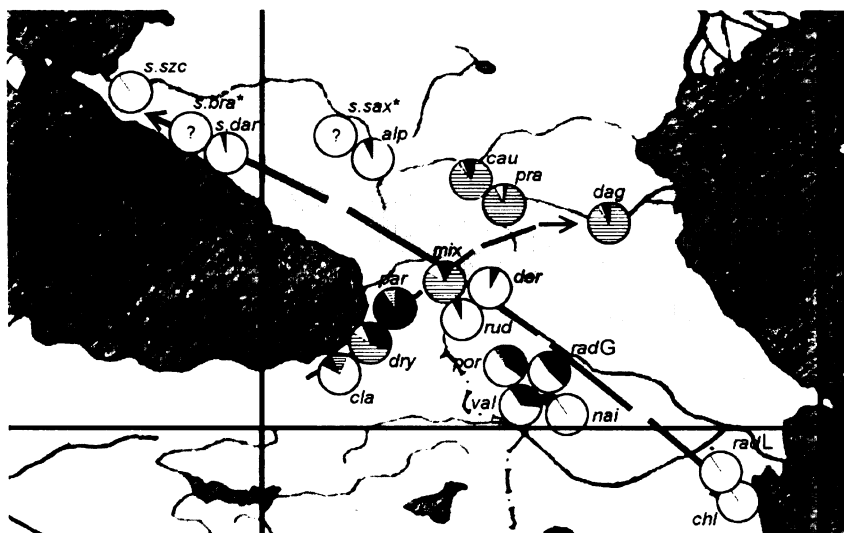


Obr. 3. Kladogramy vybraných druhů rodu *Darevskia*. Vlevo podle mtDNA. (převzato z Fu 1999), vpravo podle mtDNA a alozymových dat (převzato z Murphy et al. 2000).

Jak lze na základě CLsat interpretovat fylogenezi rodu *Darevskia*? Problémem je, že podskupiny satelitů jsou mezi druhy promíchané a nevíme tedy kdy, kde a v které linii vznikaly. Takže není jisté, zda všechny byly zděděné od společného předka a jejich relativní zastoupení v rámci druhů se časem měnilo (například kvůli efektu zakladatele), nebo zda podskupiny vznikaly až během kladogeneze a rozšířily se napříč druhy pomocí mezidruhové hybridizace a zpětného křížení. Ciobanu et al. (2003b) vzali v úvahu všechny tři podskupiny CLsat zároveň a podle charakteristik v jejich zastoupení rozdělili druhy ještěrek do skupin s výrazným podílem CLsatI, CLsatII a CLsatIII. Toto rozdělení značně odpovídá "mitochondriálním" kladům '*saxicola*', '*caucasica*' (= '*mixta*') a '*rudis*' (Grechko et al. 2006). Nejasného postavení zůstávají druhy pozemní (*D. praticola*, *D. derjugini*) nebo široce rozšířené, jako *D. raddei*, která podle mtDNA patří do kladu '*caucasica*', ale podle satelitů může náležet i ke zbylým dvěma kladům.

Na základě geografického rozmístění podskupin satelitů lze vyvozovat možné cesty vývoje dnešních druhů (obr. 4, Grechko et al. 2006). Rozmístění naznačuje minimálně dvě možné hlavní cesty migrace. Jednu tvoří pás s dominantní CLsatI, od Kaspického moře na jihovýchodě po severozápadní výběžky Velkého Kavkazu, a druhá, s dominantní CLsatII, se táhne ve víceméně kolmém směru na předchozí, od Pontu po Dagestán. CLsatIII se drží zhruba uprostřed. Samotné rozmístění sice přímo neodráží směry šíření, ale odpovídá ve své podstatě

tomu, co navrhl Darevsky (1967). A sice že místa, odkud se ještěrky šířily na Kavkaz, odpovídají refugiím z doby ledové, konkrétně Kolchidské nížině u Černého a Lenkoranské u Kaspického moře, což jsou lokality, které se nacházejí právě na jižních koncích předpokládaných migračních cest (obr. 4) (Ciobanu et al. 2003b). Dá se tedy předpokládat, že speciace vedoucí ke vzniku většiny dnešních druhů nastala po rozšíření ještěrek z těchto refugií, a že druhy obývající tato refugia (*D. dryada*, *D. chlorogaster*) jsou ancestrálním formám nejpodobnější (Darevsky 1967, Ciobanu et al. 2003b). Pravděpodobně se tak stalo po posledním zalednění Kavkazu před 10-15 000 lety (Ciobanu et al. 2003b, Grechko et al. 2006).



Obr. 4. Korelace mezi rozšířením druhů a podskupin CLsat. CLsatI bíle, CLsatII proužkovaně, CLsatIII černě. Přerušované šipky reprezentují pravděpodobné cesty migrace ještěrek. Převzato z Grechko et al. (2006).

Box 3: Problém *raddei-nairensis*

Původně byly rozlišované dvě bisexuální formy *Lacerta saxicola raddei* a *Lacerta saxicola nairensis*. Později byl značné části taxonů dříve řazených jako *Lacerta saxicola ssp.* přiřazen status samostatného druhu, a obě tyto formy tak byly také často pojímány. Vzájemně se liší jistými detaily v morfologii, zbarvení, jejich areály jsou takřka alopatické a samci vykazují rozdílné chování při páření. Zatímco u formy *nairensis* si samci přidržují samičku za stehno, u formy *raddei* ji naopak uchopují za bok nebo za kořen ocasu (Darevsky 1967).

Takto důsledné odlišování na dva rozdílné taxony však zkomplikovalo výzkum fylogeneze bisexuálních a partenogenetických druhů, jelikož biochemicky byly formy *raddei* a *nairensis* v podstatě neodlišitelné (absence fixních alelických znaků), ať už na základě alozymů (Bobyň et al. 1996) nebo taxonprintu (Grechko et al. 1997). Podle studií mtDNA jsou taxony *raddei* a *nairensis* parafyletické (Moritz et al. 1992a, Fu et al. 1997, 2000c). Zřejmě mezi nimi tedy docházelo k toku genů. Na druhou stranu vyšly obě formy na metody inter-SINE PCR jako monofyla (Grechko et al. 2007). Celý problém tak zůstává otevřený.

Dnes jsou nejčastěji uváděny jako *Darevskia raddei raddei* a *Darevskia raddei nairensis*. Společně s třetím poddruhem *Darevskia raddei vanensis*, popsáným od jezera Van ve východním Turecku (Eiselt et al. 1993), pak bývají souhrnně označovány jako "*Darevskia raddei* komplex".

Některé druhy zřejmě nemají ukončenou speciaci dodnes, jak naznačuje množství poddruhů, tak i značná genetická podobnost satelitů, zejména mezi *D. clarkorum* a *D. dryada*, případně *D. mixta* (Ciobanu et al. 2003b, Grechko et al. 2006), nebo uvnitř komplexu *D. raddei* (Grechko et al. 2007). Problematická role tohoto komplexu v systematice a fylogenetice je podrobněji probrána v boxu 3.

5.2. Jaký je původ partenogenetických druhů rodu *Darevskia*?

První důkazy o hybridním původu partenogenetických druhů kavkazských ještěrek podali Uzzell & Darevsky (1975). Na základě elektroforézy vybraných proteinů nezjistili u partenogenetických druhů žádný unikátní znak, který by se zároveň nenašel i u některého z bisexuálních druhů. Jelikož byly vlastnosti proteinů druhově specifické, bylo možné rozpoznat znaky bisexuálních druhů na elektroforetogramu partenogenetických. Zároveň byla u partenogenetických druhů prokázána vysoká míra heterozygotnosti (typická vlastnost F₁ generace hybridů). Průměrná heterozygotnost na alozymových lokusech je u bisexuálních druhů rodu *Darevskia* maximálně několik procent, zatímco u partenogenetických se pohybuje kolem 40% a více (MacCulloch et al. 1995, 1997a, Bobyn et al. 1996, Fu et al. 2000b).

Uzzell & Darevsky (1975) určili následující rodičovské druhy, jež později potvrdily i studie mtDNA, alozymů (Moritz et al. 1992a, Murphy et al. 2000), RAPD (Ryabinina et al. 1999, Chiobanu et al. 2002) či mikrosatelitů (Korchagin et al. 2007, Malysheva et al. 2007b):

<i>D. mixta</i>	×	<i>D. valentini</i>	→	<i>D. armeniaca</i>
<i>D. mixta</i>	×	<i>D. portschinskii</i>	→	<i>D. dahli</i>
<i>D. raddei</i>	×	<i>D. portschinskii</i>	→	<i>D. rostombekovi</i>
<i>D. raddei</i>	×	<i>D. valentini</i>	→	<i>D. unisexualis</i>

Otázku které druhy figurovaly jako maternální a které jako paternální předci, zkoumali Moritz et al. (1992a). Na základě restričních map mtDNA určili jako maternální předky *D. mixta* a *D. raddei*; druhy *D. valentini* a *D. portschinskii* tedy připadly v úvahu jako paternální. Do studie byla zahrnuta i *D. uzzelli* z východního Turecka, u níž Darevsky & Danielyan (1977, ex Murphy et al. 2000) na základě morfologie a rozšíření předpokládali vznik hybridizací *D. raddei nairensis* s *D. parvula*. Jako maternální předek však byla identifikována *D. valentini*, čímž *D. raddei* připadla jako paternální. K témuž výsledku došla i cytogenetická analýza (Kupriyanova 1997), avšak analýzy cytochromu b (Fu et al. 2000c) a alozymů (Fu et al.

2000b) tomu naopak odporují. Podle Fu et al. (2000c) je v případě *D. uzzelli*, jakož i *D. unisexualis*, *D. bendimahiensis* a *D. sapphirina*, maternálním předkem *D. raddei* a paternálním *D. valentini*. (Pro *D. unisexualis* došla ke stejnému závěru cytogenetickou analýzou již Kupriyanova, 1989). Fu et al. (2000c) uvádějí, že jedinci využití v jejich studii byli z jiných populací, než ti ze studie Moritze et al. (1992a). Jsou-li obě studie správné, pak bude druh *D. uzzelli* vícečetného původu. V současnosti je (zřejmě kvůli většímu příklonu k sekvencím nukleotidů než k restričním mapám) však upřednostňován názor, že *D. raddei* je ve všech případech maternálním předkem (Murphy et al. 2000):

<i>D. raddei</i>	×	<i>D. valentini</i>	→	<i>D. unisexualis</i>
<i>D. raddei</i>	×	<i>D. valentini</i>	→	<i>D. uzzelli</i>
<i>D. raddei</i>	×	<i>D. valentini</i>	→	<i>D. bendimahiensis</i>
<i>D. raddei</i>	×	<i>D. valentini</i>	→	<i>D. sapphirina</i>

Hybridizační teorii lze zpětně ověřit i podle dalších ukazatelů. U partenogenetických hybridů se dá předpokládat, že se jejich kvantitativní znaky budou nacházet někde mezi hodnotami znaků rodičovských druhů. Což skutečně platí pro mnoho znaků morfologických (velikost, ošupení) i ekologických (doba kladení vajec, velikost snůšky, nadmořská výška) (Darevsky, 1967, Uzzell & Darevsky 1975).

Míra spřízněnosti mezi partenogenetickými a potenciálními rodičovskými druhy byla experimentálně zjišťována též pomocí transplantace kožních štěpů (Danielyan 1989). Zatímco rodičovské druhy odvrhly štěpy od svých partenogenetických potomků dost brzy (nekompatibilita s genomem druhého rodičovského druhu), partenogenetické druhy se ukázaly velice tolerantní, nehledě na to od kterého rodičovského druhu jim byla tkáň transplantována. Což opět poukazuje na správnost určení parentálních druhů a vysokou míru heterozygotnosti u F_1 hybridů.

5.3. Kdy partenogenetické druhy vznikly?

Jak již bylo zmíněno, doba divergence dnešních bisexuálních druhů zřejmě nastala po posledním zalednění Kavkazu. A tak i vznik partenogenetických druhů by musel následovat krátce potom, což je v souladu s nejčastěji uváděnými odhady hovořícími o době před 5 000-10 000 lety (Darevsky & Uzzell 1975, Darevsky et al. 1985, Moritz et al 1992a). Pro přesnější kalibraci molekulárních hodin není známé žádné vodítko (Fu 1999). Pokud by se užilo měřítko pro savčí

cytochrom b, pak by se například stáří *D. rostombekovi* posunulo až na 200 000 let (Fu et al. 2000c).

Pro nedávný vznik unisexuálních linií svědčí takřka nulová vnitrodruhová variabilita v mtDNA, podobně jako malé rozdíly mezi mtDNA partenogenů a jim nejpříbuznějších populací maternálních druhů (Moritz et al. 1992a, Fu et al. 1999, 2000c). Podobné hodnoty byly zjištěny i u partenogenů z rodů *Cnemidophorus* a *Heteronotia* (Moritz et al. 1992a). P-distance vyjádřené z těchto rozdílů pak napovídají relativní pořadí vzniku partenogenů. *D. rostombekovi*, *D. unisexualis* a *D. uzzelli* jsou zřejmě nejstarší, zatímco *D. armeniaca* s *D. dahli* budou nejmladší (Fu et al. 2000c). Obě mají totiž mtDNA shodnou s jedním ze tří zjištěných haplotypů *D. mixta*. To může být způsobeno velmi nízkou genetickou variabilitou *D. mixta*, která nejspíš prošla vlivem zalednění vícero bottleneck efekty, ale také nelze vyloučit vznik obou partenogenů ve stejné populaci a době (Fu et al. 1999).

5.4. Kolikrát partenogenetické druhy vznikly?

Další otázkou je, zdali je partenogenetický druh monoklonální, nebo polyklonální. Množství genetické variability (resp. geneticky odlišných klonů) může naznačovat, jestli partenogen vznikl z jedné či více hybridizačních událostí (Parker et al. 1989, Dessauer & Cole 1989). U rodu *Darevskia* byla klonalita zkoumána zejména metodou elektroforézy alozymů (box 4).

Box 4: Klonalita u partenogenetických druhů rodu <i>Darevskia</i>				
Druh	K	VL	OL	Citace
<i>D. armeniaca</i>	4 (3)	3	1-2	Fu et al. (2000a)
<i>D. dahli</i>	5 (4)	2	1	Murphy et al. (1997)
<i>D. rostombekovi</i>	1	0	0	MacCulloch et al. (1997b)
<i>D. unisexualis</i>	4 (3)	3	1-2	Fu et al. (1998, 2000b)
<i>D. uzzelli</i>	2 (1)	1	1	Fu et al. (2000b)
<i>D. bendimahiensis</i>	2 (1)	1	1	Fu et al. (2000b)
<i>D. sapphirina</i>	1	0	0	Fu et al. (2000b)

K = Počet klonů, (z toho vzácných) VL = Celkový počet variabilních lokusů
 OL = Počet lokusů, jimiž se vzácné klony odlišovaly od běžného klonu

U partenogenetických plazů je polyklonalita jako důsledek vícečetného původu obvyklá (Moritz et al. 1989). Proto bylo překvapující, že u *D. rostombekovi* byl zjištěn jen jediný klon

(MacCulloch et al. 1997b). Problémem je, že v této studii nebyli použiti jedinci z izolované (patrně reliktní) populace od jihovýchodního břehu jezera Sevan, ale pouze ze souvislého areálu *D. rostombekovi* na severu Arménie (box 5), což nezaručuje správnost výsledku. Studie mtDNA odhalila u této populace rozdíl jednoho páru basí (Malysheva et al. 2006). Vzhledem k unikátnímu submetacentrickému chromozomu u *D. rostombekovi* lze ale předpokládat místně a početně omezený vznik (MacCulloch et al. 1997b).

V ostatních případech byl nalezen jeden universální, široce rozšířený klon a pak několik vzácných. Každý vzácný klon byl omezen početně (na pár jedinců), místně (1-2 lokality) a také malým počtem odlišných lokusů. Výjimkou byla *D. armeniaca*, kde jeden vzácný klon tvořil většinu ve dvou populacích (Fu et al. 2000a).

U partenogenů se stejnými rodičovskými druhy je situace o něco složitější. Na základě mtDNA (cyt b) byly zjištěny dvě linie: *unisexualis-uzzelli* (stejná mtDNA) a *bendimahiensis-sapphirina* (rozdíl v 1 páru basí). Přesto *D. unisexualis* a *D. uzzelli* vznikly spíše ze dvou nezávislých hybridizací, zatímco *D. bendimahiensis* a *D. sapphirina* z jedné. Jednak se majoritní klon *D. uzzelli* liší jedním lokusem od majoritního klonu *D. unisexualis* (Fu et al. 2000b). A dále se u *D. unisexualis* rostrální a frontonasální štítek vždy dotýkají, kdežto u *D. uzzelli* jsou naopak odděleny nasálními štítky. Rodičovské druhy mohou mít obě varianty znaku (Darevsky 1966, 1967, Fu et al. 2000c), proto se na vzniku *D. unisexualis* a *D. uzzelli* pravděpodobně podíleli různí, ale blízce příbuzní jedinci (respektive samice *D. raddei* se shodnou mtDNA). Naopak *D. bendimahiensis* a *D. sapphirina* jsou rozeznatelné jen na základě zbarvení, které je navíc dosti proměnlivé (Schmidtler et al. 1994, Fu et al. 2000c). Na základě alozymů se nepodařilo obě formy odlišit (Fu et al. 2000b), tudíž vznikly nejspíše ze stejné hybridizace a rozdíl v mtDNA je způsoben bodovou mutací (Fu et al. 2000c). Problém by mohl osvětlit větší počet exemplářů z východního Turecka. Vzorek ve studii Fu et al. (2000c) byl bohužel velmi malý.

Každopádně lze říct, že linie *unisexualis-uzzelli* a *bendimahiensis-sapphirina* jsou dokladem vícečetného původu, kdy se na vzniku každé z nich podílely vzájemně nepřibuzné populace *D. raddei*, resp. *D. valentini*, (srv. též areály obou linií s areálem *D. raddei*, box 5). V ostatních známých případech u partenogenetických plazů (v rodech *Cnemidophorus*, *Heteronotia*...) se naopak jednalo vždy o blízce příbuzné jedince, kteří participovaly na vícečetném původu partenogenů (Fu et al. 2000c, Moritz et al. 1989).

V rodě *Darevskia* tedy každý partenogenetický druh (budeme-li *D. bendimahiensis* a *D. sapphirina* brát za jeden) nejspíše vznikl z jedné hybridizace a jednotlivé klony jsou mutacemi majoritního klonu. (Včetně lokálně převažujícího vzácného klonu *D. armeniaca*; pokud není

nositelem vyloženě škodlivých mutací, není důvodu, aby se nemnožil podobnou dynamikou jako majoritní klon). Rodičovské druhy jsou alelicky poměrně polymorfni, takže pokud vznikaly klony častěji, z více hybridizací, dalo by se očekávat, že budou v přírodě nalézány mnohem více (Murphy et al. 1997, Fu et al. 2000b). Vznik de novo není možný vzhledem k alopatrii většiny rodičovských druhů (box 5).

Box 5: Areály bisexuálních druhů ještěrek a jejich partenogenetických hybridů



Geografie Zakavkazska



Červeně *D. mixta*, fialově *D. valentini*,
obrys *D. armeniaca*



Červeně *D. mixta*, fialově *D. portschinskii*,
obrys *D. dahli*



Červeně *D. raddei*, fialově *D. portschinskii*,
obrys *D. rostombekovi*



Červeně *D. raddei*, fialově *D. valentini*,
obrys *D. unisexualis*



Červeně *D. raddei*, fialově *D. valentini*,
obrys *D. uzzelli* (u), *D. sapphirina* (s) a
D. bendimahiensis (b)

Pozn.: Zobrazené rozšíření druhů ve východním Turecku je spíše orientační, jelikož není známo tak detailně jako v Zakavkazsku. Červeně maternální druh, fialově paternální, obrysem partenogenetický.
Podle Darevsky (1967), Sindaco et al. (2000) a Anajeva et al. (2006).

6. JAK SOUVISÍ HYBRIDIZACE SE VZNIKEM PARTENOGENEZE?

Mezidruhová hybridizace sehrála ve vzniku partenogenetických forem podstatnou roli. I v současnosti dochází v přírodě poměrně běžně ke křížení jak mezi bisexuálními, tak i bisexuálními a partenogenetickými druhy. Otázka je, co mohou prozradit tyto hybridizační události v současnosti a zda je zkřížení dvou druhů postačující podmínkou pro vznik partenogeneze, nebo zde hrají roli i jiné faktory.

6.1. Hybridizace bisexuálních druhů

V boxu 6 je přehled zaznamenaných případů hybridizace mezi bisexuálními druhy. V hybridních zónách jeví jedinci vysokou variabilitu a kříženci mohou převládat nebo dokonce asimilovat své rodičovské druhy (Orlova 1978, ex Grechko et al. 2006). Potomstvo, které vzniká, je však ve všech známých případech bisexuální, plodné a schopné se zpětně s rodičovskými druhy křížit (Murphy et al. 2000). Na základě zastoupení vícero podskupin CLsat u některých druhů je možná i hypotéza, že mezi jednotlivými druhy docházelo k toku genů a že případně nelze vyloučit ani hybridní původ některých bisexuálních druhů (Ciobanu et al. 2003b, Grechko et al. 2006). Například u *D. mixta* se na základě morfologie předpokládá hybridní původ z *D. parvula* a *D. derjugini*, čemuž nasvědčovala jak folidosa, tak i zbarvení, které je u některých jedinců *D. mixta* takřka neodlišitelné od *D. derjugini* (Darevsky 1967). Analýzy CL satelitů s tím v rozporu nejsou (Grechko et al. 2006), i když studie proteinů toto podezření vyvracují (Uzzell & Darevsky, 1973). Je však znám i ojedinělý případ shody mtDNA mezi *D. mixta* a *D. alpina* (Fu et al. 1997), které v současnosti žijí alopatricky.

Box 6: Známé případy hybridizace bisexuálních druhů

<i>D. alpina</i> × <i>D. caucasica</i>	Darevsky (1967)
<i>D. alpina</i> × <i>D. brauneri</i>	Darevsky (1967)
<i>D. brauneri</i> × <i>D. saxicola</i>	Darevsky (1967)
<i>D. caucasica</i> × <i>D. daghestanica</i>	Darevsky (1967)
<i>D. caucasica</i> × <i>D. saxicola</i>	Darevsky (1967)
<i>D. derjugini</i> × <i>D. parvula</i>	Darevsky (1967)
<i>D. derjugini</i> × <i>D. saxicola</i>	Orlova (1978), ex Grechko et al. (2006)
<i>D. derjugini</i> × <i>D. caucasica</i>	Orlova (1978), ex Grechko et al. (2006)
<i>D. mixta</i> × <i>D. derjugini</i>	Darevsky (1967)
<i>D. mixta</i> × <i>D. alpina</i>	Fu et al. (1997)
<i>D. parvula</i> × <i>D. rudis</i>	Darevsky (1967)
<i>D. raddei</i> × <i>D. portschinskii</i>	Darevsky (1967), Murphy et al. (2000)
<i>D. rudis</i> × <i>D. clarkorum</i>	Darevsky & Tuniyev (1997)
<i>D. rudis</i> × <i>D. dryada</i>	Darevsky & Tuniyev (1997)

Z tabulky je patrné, že z rodičovských druhů partenogenetických forem se v přírodě kříží pouze *D. raddei* a *D. portschinskii*, které žijí sympatricky v severní Arménii. Areály ostatních rodičovských druhů jsou totiž v současnosti alopatrické (box 5). Výjimkou jsou *D. raddei* a *D. valentini*, které by se teoreticky v přírodě křížit mohly, avšak jejich hybridy nejsou známy, stejně jako i u řady dalších sympatrických druhů (Murphy et al. 2000).

6.2. Hybridizace bisexuálních a partenogenetických druhů

V místech sympatrie partenogenetických samic se samci bisexuálních druhů dochází také k jejich páření. Triploidní potomstvo ($3n = 57$) dědí $2n$ od partenogenetické samice a n od samce a má tedy pohlavní konstituci WZZ. Ovšem ne ze všech možných kombinací jsou triploidi známy (box 7). Stejně tak nemusí být oplodněna všechna vejce, a v jedné snůšce se tak mohou nacházet diploidní i triploidní jedinci zároveň (Darevsky & Danielyan 1968).

Za zmínku stojí, že partenogenetické samice reagují na přítomnost samců stejným sexuálním chováním, jako samice normální; rychlými pohyby zvednutých předních končetin a pohupováním hlavou (Darevsky 1966). Na experimentálním křížení *D. valentini* s *D. armeniaca* a *D. unisexualis* bylo zjištěno, že samci *D. valentini* si vybírají v případě *D. armeniaca* samice s nejjasněji žlutým břichem, tedy nejpodobnější vlastnímu druhu. Paradoxně se pářili o něco více s *D. unisexualis*, jejichž břicha jsou naopak bílá. Na druhou stranu jsou *D. unisexualis* velikostně bližší *D. valentini* (Darevsky & Danielyan 1968). Spárené partenogenetické samice pak jde poznat podle otisků čelistí, které zanechávají samci na jejich břiších, když si je během páření přidržují (Darevsky 1966). Triploidi mohou místy tvořit až několik procent smíšené populace, (poměrně častí jsou kříženci *D. armeniaca* × *D. valentini* z hor při jezeru Sevan), ale obvykle samci bisexuálních druhů přece jen upřednostňují samičky vlastního druhu. Například samci *D. portschinskii* se páří s vlastními samicemi, i když samic *D. armeniaca* žije v sympatrii 50krát více (Darevsky & Kulikova 1961, Darevsky 1966).

Triploidní hybridy jsou o něco větší a robustnější než normální ještěrky a obecně u rodu *Darevskia* to bývají samice (Darevsky 1966), což je zvláštní vzhledem k tomu, že mají dva samčí pohlavní chromozomy Z a jeden samičí W. Tyto samice jsou sterilní, se zdegenerovanými pohlavními orgány. Vejcovody mají rovné, bez záhybů, vaječníky zakrnělé, připomínající na pohled spíše nevyvinutá varlata, které se jim v období rozmnožování nezvětšují. Obsahují velice málo pohlavních buněk, které nejsou schopny normální meiózy, zřejmě kvůli inkonsistenci chromozomů v rámci triploidního genomu. Na povrchu vaječníků se tvoří jen jakési

"pseudofolikuly" s četnými pyknotickými tělisky indikujícími buněčnou smrt (Darevsky & Kulikova 1961, Darevsky 1966).

Box 7: Známé případy triploidních hybridů

Bisexuální druhy	Partenogenetické druhy			
	<i>D. armeniaca</i>	<i>D. dahli</i>	<i>D. rostombekovi</i>	<i>D. unisexualis</i>
<i>D. valentini</i>	3n			3n
<i>D. portschinskii</i>	3n	3n	3n	
<i>D. raddei raddei</i>	+	+	3n	+
<i>D. r. nairensis</i>	3n	+	+	3n
<i>D. mixta</i>	+			
<i>D. rudis macromaculata</i>	3n			
<i>D. r. obscura</i>	3n	+		

+ kontakt mezi druhy 3n nález triploidních hybridů

Podle Darevsky et al. (1985) a Danielyan (1989)

6.3. Otázka občasných samců

Zvláštním faktem je, že se čas od času uvnitř partenogenetického druhu objeví jedinec samčího pohlaví, s vyvinutými varlaty a hemipenisem. Samci byli zaznamenáni například u partenogenetických druhů rodu *Cnemidophorus* nebo *Lepidodactylus* (reviewed in Darevsky et al. 1985). Vzácně se také objevují u partenogenetických ještěrek rodu *Darevskia*. Od každého druhu je dosud známo jen několik exemplářů a v přírodě jejich početnost nepřesahuje 0,1%, většinou totiž zahynou již během embryogeneze (Darevsky et al. 1978).

Ve skutečnosti je celá záležitost těchto samců složitější, hlavně v otázkách jejich původu a určení pohlaví. Mohou a nemusí to totiž být hybridy. Zaznamenáni byli jak diploidi a triploidi, tak i 2n/3n mozaikovití jedinci. Častá byla také intersexualita. Vzhledem ke komplikovanosti této problematiky bude lepší probrat jednotlivé případy:

D. armeniaca a *D. dahli*. U těchto dvou druhů byly opakovaně nalezeni diploidní samci (Darevsky 1966, Darevsky et al. 1978, 1985). Často se však u nich našly také rudimentární vejcovody, podobné těm u triploidních sterilních samic (Darevsky 1966, Darevsky et al. 1985). V některých případech bylo přítomné i tzv. ovotestis – varle spojené s několika oocyty. Darevsky et al. (1978) uvádějí případ dvou jedinců *D. armeniaca* z různých populací; jednoho pravého samce, u nějž bylo dokonce zjištěno malé množství zralých spermií, a jednoho

intersexu se zmíněným ovotestis. U obou pozorovali ve varlatech buňky v různých stadiích spermatogeneze, které však byly rozmístěny neuspořádaně, namísto typického seřazení do řad. Poněkud atypický byl karyotyp (35a + 3m). Jak jej interpretovat, není příliš jasné.

Křížením *D. armeniaca* × *D. valentini* mohou také vzácně vzniknout triploidní samci (Darevsky et al. 1973 ex 1985).

D. rostombekovi. O samcích tohoto druhu se nejvíc píše v souvislosti s triploidními hybridy *D. rostombekovi* × *raddei*. Také tito samci mají často vejcovody (Darevsky et al. 1973 ex 1978; 1986; Danielyan 1989) a někteří též sklon k mozaikovitosti tělních buněk. Počet chromozomů může kolísat jak kolem 2n a 3n (někteří jedinci mohou mít oba typy buněk), tak mezi nimi (35-57). Ke ztrátám chromozomů, ale také celé chromozomové sady, patrně dochází při mitóze, v důsledku čehož jsou podobně postižené i buňky během meiózy. Ta probíhá víceméně normálně, ale ve výsledku je převážná většina gamet aneuploidních (n = 12-32) a jen malé procento je čistě haploidní (n = 19) (Darevsky et al. 1986). U několika samců (s počtem chromozomů blízkým 2n) ovšem bylo pozorováno malé množství zralých spermií (Darevsky et al. 1973 ex 1978; 1986).

D. unisexualis. Zaznamenání samci tohoto druhu byli triploidní, jenže morfologicky nejevili známky zkřížení s jiným druhem. Na jejich lokalitě (údolí řeky Marmarik ve střední Arménii) se bisexuální druhy ani nevyskytují, nemohli tedy vzniknout mezidruhovou hybridizací. Nalezení jedinci byli samci (většinou s vejcovody) i intersexy (s vejcovody a ovotestes). Zatímco intersexy byly sterilní, u samců byly pozorovány spermatidy a malé množství zralých spermií (Darevsky et al. 1989).

Z výše uvedených faktů vyplývá několik otázek: 1) kde se "partenogenetičtí" samci berou? 2) jeví nějaké známky pohlavního dimorfismu? 3) mají nějaký význam, nebo jsou jen evoluční "slepou uličkou"?

Pohlavní dimorfismus u ještěrek rodu *Darevskia* není příliš výrazný a vztahuje se spíše na tělesné proporce a ošupení, než na zbarvení (Darevsky 1967). Zřejmě proto podle Darevského et al. (1985) samci *D. armeniaca* a *D. dahli* pohlavní dvojtvárnost obecně vzato nejeví. Přesto je v Darevsky et al. (1978) uvedeno, že se samci *D. armeniaca* odlišovali od běžných samic širšími hlavami a zelenějším hřbetem. Stejně vlastnosti měli i triploidní samci *D. unisexualis*, zatímco intersexy byly takřka stejné jako samice (Darevsky et al. 1989).

Původ samců může mít několik příčin. U diploidních samců (*D. armeniaca* a *D. dahli*) se zřejmě bude jednat o hormonální reversi nebo poruchu v mechanismu určení pohlaví (Darevsky et al. 1978). Překvapivé je samčí pohlaví triploidů *D. rostombekovi* × *raddei*, protože obvykle při křížení partenogenetických druhů s bisexuálními vznikají samice. Zřejmě tu bude souvislost s dominancí pohlavních chromozomů (Darevsky et al. 1986). U triploidních samců *D. unisexualis* navrhli Darevsky et al. (1989) alternativu, jak mohli vzniknout jinak, než mezidruhovým křížením: Jak je výše uvedeno, u každého partenogenetického druhu se vždy našel aspoň nějaký samec, který měl ve varlatech malé množství zralých spermií. I v populaci *D. unisexualis* se takový, pravděpodobně diploidní, samec mohl objevit a spářit se s partenogenetickou samicí. Potomstvo by pak tvořili triploidní samci. Pokud by spermie triploidů byly aneuploidní (po způsobu *D. rostombekovi* × *raddei*), spáření se samicemi by mohlo vést ke vzniku sterilních intersexů. Podle autorů se rozdílným původem samců a intersexů vysvětluje i fenotypový rozdíl mezi nimi.

Důkazy pro takovéto páření uvnitř druhu *D. unisexualis* přineslo jak pozorování sexuálního chování 3n samců, jenž se snažili se samicemi spářit, tak i otisky čelistí samců na břiších mnoha samic (Darevsky et al. 1989).

Unikátním nálezem byla diploidní samice jevící znaky *D. unisexualis* i *D. armeniaca*. Elektroforetická analýza proteinů ukázala, že musela vzniknout zkřížením obou těchto partenogenetických druhů, patrně samce *D. unisexualis* se samicí *D. armeniaca* – ta však musela vyprodukovat haploidní vajíčko, aby potomci byli diploidní. Hybridní samice snesla v zajetí 7 neoploďných vajec, ve kterých nedošlo k embryogenezi. Nejspíše tedy byly také haploidní (Darevsky et al. 1989).

6.4. Experimentální křížení

Jak známo, samotná hybridizace, pokud vůbec vede k produkci životaschopného potomstva, má obvykle za následek vznik sterilních kříženců nebo plodných bisexuálních jedinců. Bylo tedy provedeno několik pokusů s křížením předpokládaných rodičovských druhů partenogenetických forem rodu *Darevskia*.

Danielyan (1981, ex Murphy et al. 2000) křížil samice *D. mixta* se samci *D. valentini*, což je přesně kombinace parentálních druhů *D. armeniaca*. Potomci se sice *D. armeniaca* podobali, ale byli slabí a brzy zahynuli. Později zopakoval Danielyan (1987) tentýž pokus, ale tentokrát opačně – se samci *D. mixta* a samicemi *D. valentini*. Ze všech nakladených vajec se vylíhla asi jen čtvrtina, ve které však byl značný posun k samičímu pohlaví. Mezi 48 mládřaty

byli jen 4 samci. Zbylá vejce se ukázala buď jako neoplodněná, nebo v menší míře s mrtvými zárodky. Víc jak polovinu z nich tvořila zrůdná embrya, typická pro snůšky partenogenetických druhů. Obdobné byly i výsledky spáření několika málo jedinců F_1 generace, kteří se dožili pohlavní dospělosti. I zde jevíli kříženci F_1 i F_2 generace jisté morfologické podobnosti s *D. armeniaca*. Není bohužel uvedeno, jakého pohlaví byla mrtvá embrya, ani všech pět F_2 hybridů.

Podobně se pokoušel Darevskij (ex Murphy et al. 2000) o hybridizaci *D. raddei* a *D. portschinskii*, čili rodičovských druhů *D. rostombekovi*, ovšem nepodařilo se získat životaschopné unisexuální potomstvo. Někteří kříženci *D. raddei* × *portschinskii* měli ovšem typické znaky *D. rostombekovi*. Danielyan (1989) uvádí, že asi z třetiny vajec nakladených těmito kříženci, se vylíhlo potomstvo, které mělo nejen typické znaky *D. rostombekovi*, ale navíc to všechno byly samice.

Při umělém křížení samců *D. raddei nairensis* a samic *D. valentini* (pohlaví rodičovských druhů *D. unisexualis* jsou opačná) byli získáni pouze 4 hybridi. Zřejmě proto, že v přírodě se reprodukční doby obou taxonů nepřekrývají (Darevsky 1967). Všichni však měli folidosu shodnou s *D. unisexualis* (Danielyan 1989).

6.5. Mají ještěrky rodu *Darevskia* sklon k tvorbě samic?

Určitá shoda mezi fenotypem partenogenetických druhů a uměle získaných hybridů tedy existuje. Také se ale zdá, že alespoň u některých druhů rodu *Darevskia* existuje tendence, která za určitých podmínek vychyluje poměr pohlaví ve prospěch samic. Zpravidla totiž samci vždy převyšují množstvím samice, což je dáno již při líhnutí (Darevsky 1958, ex 1966). Darevsky (1966) udává, že počet samců nikdy neklesá pod 55-60% (například u *D. valentini*, *D. raddei* či *D. portschinskii*). Tomuto pravidlu se ale vymyká *D. mixta* s 60% podílem samic. V některých snůškách byly dokonce pouze samice. Pokud toto zjištění platí, je otázka, jaké může mít příčiny. Také je však možné, že poměr pohlaví je ve skutečnosti 1 : 1, vzhledem k relativně malému množství zkoumaných jedinců.

Triploidní hybridi jsou také téměř vždy samicemi, přestože mají o jeden chromozom Z navíc. Darevsky & Kupriyanova (1982, ex Darevsky et al. 1986) se proto domnívají, že dominantní v určení pohlaví je chromosom W.

Podobně "partenogenetičtí" samci (včetně intersexů), ať už spontánního nebo hybridního původu, měli až příliš často rudimentární vejcovody. U hormonálně způsobené reverse by se diploidní samec vyvinul z původně samičího embrya a vejcovody by byly zbylou připomínkou

na ně. Triploidní samci *D. rostombekovi* × *raddei* a *D. unisexualis* na druhou stranu nevznikají náhodně, což zřejmě souvisí s interakcemi pohlavních chromozomů.

Z vysvětlení, která nabízejí Darevsky et al. (1986) pro samčí pohlaví hybridů *D. rostombekovi* × *raddei*, bude zřejmě nejpravděpodobnější specifická interakce jejich konkrétních tří genomů: samčím od *D. portschinskii* a samičím od *D. raddei* (u *D. rostombekovi*) se samčím od *D. raddei*. Například by vazba mezi oběma Z chromozomy mohla být natolik silná, že by potlačila funkci chromozomu W (Kupriyanova 1989).

Pokud existuje vztah mezi přirozeným sklonem k tvorbě samic a ke vzniku partenogeneze, pak by jej teoreticky mohly tyto genomové interakce (obecně vzato) vysvětlit.

6.6. Hraje při vzniku partenogeneze roli fylogeneze?

Jelikož je vznik partenogenetické linie v přírodě poměrně sporadický, Darevsky et al. (1985) navrhli vysvětlení, že i geny podmiňující vznik partenogeneze musejí vznikat vzácně, a tudíž budou fylogeneticky omezené. Podle Murphy et al. (2000) jsou klíčové právě pohlavní chromozomy. Z fylogenetického stromu rodu *Darevskia* (obr. 3) vyplývá, že maternální rodičovské druhy (*D. mixta* a *D. raddei*) jsou z jednoho kladu, zatímco paternální (*D. portschinskii* a *D. valentini*) z druhého. Vznik unisexuální linie, alespoň u rodu *Darevskia*, je tudíž pravděpodobně závislý na genetických a fylogenetických faktorech zároveň.

Je otázka, zdali je tato hypotéza platná pro vznik partenogeneze i u jiných taxonů. Například pro partenogenetické ještěry rodu *Cnemidophorus* zcela jistě neplatí striktní rozdělení na maternální a paternální klady, i když rodičovské druhy jsou si spíše vzdálenější než bližší (Moritz et al. 1992b, Reeder et al. 2002). Moritz et al. (1989) se domnívají, že vznik partenogeneze závisí spíše na obecnějších faktorech a navrhli tzv. 'hypotézu rovnováhy' (Balance hypothesis). Podle ní je založení unisexuální linie možné jen v úzkém rozmezí, kdy je genetický rozdíl mezi rodičovskými druhy dost velký na narušení normálního meiotického procesu, ale ještě ne tak velký, aby potomci byli neživotaschopní. Hypotéza rovnováhy sice může platit pro rod *Cnemidophorus*, ale nedokáže vysvětlit, proč jsou u rodu *Darevskia* maternální a paternální druhy rozděleny zvlášť (Murphy et al. 2000).

7. PROBÍHÁ V PARTENOGENETICKÝCH LINIÍCH NĚJAKÁ EVOLUCE?

U klonálně se množících druhů by v zásadě mělo platit, že jednotlivci jsou geneticky identičtí. Tudíž by takovému druhu měla chybět patřičná variabilita, která by mu umožňovala se adaptovat vůči změnám prostředí. Navíc by se podle principu Müllerovy rohatky nenápravně hromadily škodlivé mutace a partenogenetický druh by vyhynul. Gabriel et al. (1993) dokonce navrhli model, podle něhož by průměrná asexuální linie měla vymřít maximálně do několika tisíc generací. Budeme-li počítat stáří partenogenů rodu *Darevskia* od posledního zalednění, při pohlavní dospělosti ve 3 letech (Darevsky 1967) by se od té doby muselo vystřídat přes 3000 generací.

Jak moc jsou tedy partenogenetické druhy proměnlivé nebo evolučně plastické?

7.1. Fenotypová variabilita

Obecně platí, že u partenogenetických druhů je fenotypová variabilita nižší, než u bisexuálních, což lze vypožorovat již na čerstvě vylíhlých mláďatech: například variační koeficienty různých počtů šupin byly u bisexuálních druhů (*D. raddei*, *D. valentini*) zhruba 1,5 – 3krát vyšší než u partenogenetických (Darevsky 1966). Nicméně i mezi jednotlivými partenogenetickými druhy jsou rozdíly v míře variability, která se celkově podobá té u bisexuálních druhů (Darevsky et al. 1985). Také mezi populacemi uvnitř partenogenetického druhu mohou být zřetelné rozdíly (v počtu šupin, ve velikosti těla...), například v závislosti na nadmořské výšce: ve vyšších polohách dorůstají ještěrky obvykle větších rozměrů než v nižších, i když tato závislost není lineární (Darevsky 1967, Darevsky et al. 1985).

U triploidních hybridů je index variability o něco vyšší než u partenogenetického rodiče, a nižší než u bisexuálního (Darevsky et al. 1985).

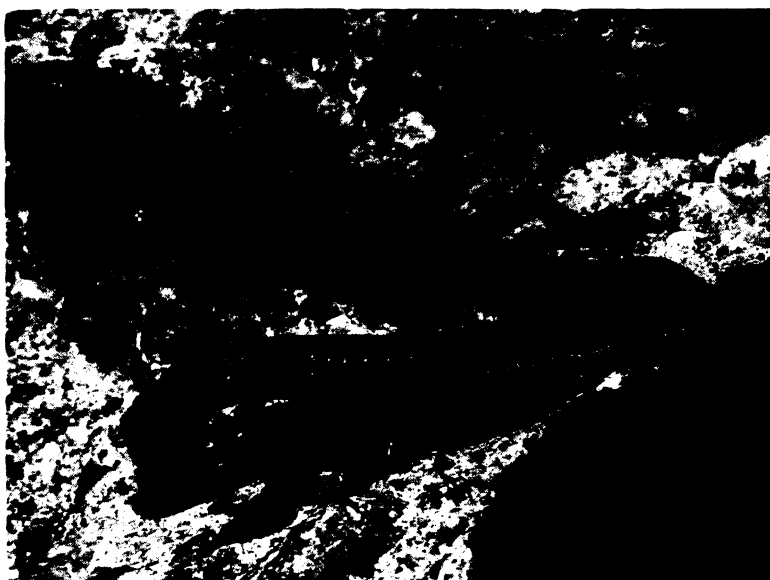
Jistá specifika pak existují v rámci jednotlivých partenogenetických druhů:

D. armeniaca. V údolí řeky Marmarik ve střední Arménii se vyskytuje odlišně zbarvený klon se vzorem slitým do podélných pruhů a s absencí typické skvrnitosti hřbetu (obr. 5). Tato barevná odchylka je zcela dědičná (Darevsky 1992) a poprvé byla pozorována až v 70. letech, přestože lokalita byla intenzivně zkoumána i dříve (Fu et al. 2000a).

D. dahli. Také zde existuje barevně odlišný klon. Vyskytuje se v okolí vsi Papanino v severní Arménii a vyznačuje se jasně žlutou spodinou těla. Běžné *D. dahli* mají oproti tomu břicho zbarvené bledě.

D. rostombekovi. Přestože studie alozymů označily tento druh za monoklonální, vyskytuje se u něj napříč populacemi poměrně zdatelná morfologická variabilita, a to i ve srovnání s ostatními partenogeny (Darevsky 1967, Darevsky et al. 1985).

D. unisexualis. Jak již bylo zmíněno v části 5.5., pravidlem u tohoto druhu je kontakt mezi rostrálním a frontonasálním štítkem a variabilita zde prakticky chybí (Darevsky 1966), což naznačuje, že tento znak by mohl být kontrolován geneticky, a nikoli epigenetickými faktory (Fu et al. 2000c).



Obr. 5: Barevně odlišný klon *D. armeniaca* (ještěrka v popředí na obrázku vlevo. V pozadí jsou normálně zbarvené varianty).

7.2. Genetická variabilita

Hlavními příčinami genetické variability u partenogenetických druhů mohou být vícečetný původ z hybridizací geneticky různorodých jedinců, mutace a rekombinace (Parker & Selander 1976). Polyklonalita a vícečetný původ byly z většiny probrány v části 5.5.

Jednou z otázek je, zdali je detekovatelný vztah mezi fenotypovou a genetickou variabilitou. Jistá odlišnost na genetické úrovni by se dala očekávat u barevných variant *D. armeniaca* a *D. dahli*. Avšak žádné ze studií, ať už zaměřené na alozymy (Murphy et al. 1997) či DNA fingerprinting (Tokarskaya et al. 2001, Petrosyan et al. 2003, Martirosyan et al. 2003, Malysheva et al. 2007b), se ji nepodařilo prokázat. Jistá odlišnost sice byla pozorována u *D. armeniaca* na úrovni alozymů (Fu et al. 2000a) i mini- a mikrosatelitů (Tokarskaya et al. 2001), ale zkoumaný počet těchto jedinců ($n = 2$) byl až příliš malý, než aby se dal zobecnit na celou barevnou varietu.

Pozorování jsou v podstatě v souladu s předpokládanou genetickou uniformitou partenogenů, zvláště pak ve srovnání s bisexuálními druhy. Například podle jedné studie DNA fingerprintingu, tam kde jsou vzory všech *D. dahli* stejné, lze na vzoru bisexuálních *D. raddei* rozpoznat jednotlivé jedince (Kan et al. 1998). V současnosti je intenzivně zkoumaná variabilita minisatelitů (M13) a mikrosatelitů (TCC/TCT)_n, (GATA)_n, (GACA)_n, (CAC)_n.

Obecně lze říct, že mezidruhovú variabilita je dobře patrná na M13 minisatelitech, které mají také nejvyšší indexy podobnosti (Petrosyan et al. 2003) a na DNA fingerprintu vytvářejí druhově specifické vzory (Tokarskaya et al. 2001, Martirosyan et al. 2002). Jemnější fingerprintové profily, odrážející mezi- a vnitropopulační rozdíly, se projevují spíše na mikrosatelitech, u nichž byla také pozorována větší mutační rychlost než u minisatelitů (Martirosyan et al. 2003). Výsledky však ukazují, že mezi jednotlivými partenogeny má variabilita poměrně různorodý charakter. Satelitních sekvence se u každého partenogenu shodují zhruba z 95% a více, avšak jisté populace nebo variabilní lokusy index podobnosti výrazně snižují (Martirosyan et al. 2002, Petrosyan et al. 2003).

D. rostombekovi. Mezipopulační variabilitu u tohoto druhu značně ovlivňuje izolovaná populace od jezera Sevan, která byla odlišena na základě satelitních sekvencí (Martirosyan et al. 2002), mtDNA a metody RAPD (Malysheva et al. 2006). Podle autorů může být variabilita způsobena různými chromosomovými přeskupeními a mutacemi, které se v této populaci postupem času nahromadily. Jako možnou příčinu uvádějí nestabilitu hybridního genomu. Jelikož tato populace nebyla zahrnuta do alozymových studií, je otázka, zda je oprávněné považovat *D. rostombekovi* za jediný klon, obzvláště má-li tak nízký index vnitrodruhovú genetické podobnosti (87%). Možným vysvětlením je, že nekódující sekvence mutují mnohem více než strukturní geny (Martirosyan et al. 2002).

D. unisexualis. I u tohoto druhu byla zjištěna překvapivě vysoká míra variability, a to na hypervariabilních lokusech (TCC)_n a (TCT)_n. Analýzy jejich dědičnosti ukázaly, že prakticky každý jedinec má individuálně specifický profil. Somatický mosaicismus byl vyloučen, tudíž tyto mutace vznikají již v zárodečné linii (Tokarskaya et al. 2001, Ryskov et al. 2003). U mikrosatelitů (GATA)_n byla zas zjištěna jistá mezipopulační variabilita (Petrosyan et al. 2003, Korchagin et al. 2004b) a v jejich rámci byly popsány dva velmi variabilní lokusy. Také zde se potomstvo od matky liší, ale jen v části případů. Sourozenci však mají stejný profil. Mutace opět vznikají v zárodečné linii, ale byl pozorován též somatický mosaicismus (Tokarskaya et al. 2004, Badaeva et al. 2006).

D. dahli. Metodou multilokusového fingerprintingu a analýzou lokusů homologických s $(GATA)_n$ u *D. unisexualis*, byl nalezen jistý rozdíl mezi populací v severozápadní Arménii a ostatními populacemi (Petrosyan et al. 2003, Davoyan et al. 2007). Jako možné vysvětlení této odlišnosti navrhují autoři větší stáří populace nebo vliv přírodních podmínek, které by vedly k nahromadění příslušných mutací.

D. armeniaca. I zde byly v menší míře pozorovány mutace $(GACA)_n$ a $(CAC)_n$ mikrosatelitů odlišujících potomstvo od matky. Jejich původ je patrně shodný s *D. unisexualis* – mutace v zárodečné linii a případné somatické mutace. Malysheva et al. (2005, 2007a) uvádějí, že míry mutací u *D. armeniaca* jsou srovnatelné s hodnotami u bisexuálních druhů.

Jaké mohou být příčiny této variability? Jednak se autoři shodují na bodových mutacích v oblastech kolem mikrosatelitů, což by vedlo k polymorfismu délky restrikčních fragmentů (RFLP mutace) (Tokarskaya et al. 2001, Martirosyan et al. 2003, Malysheva et al. 2005, Korchagin et al. 2007, Vergun et al. 2007), a na sklouznutí DNA polymerázy během replikace vedoucím k různým délkám mikrosatelitních shluků (Korchagin et al. 2004, Badaeva et al. 2006). Vysokou nestabilitu $(TCC/TCT)_n$ může zase způsobovat přítomnost mobilních elementů v jejich blízkosti (Tokarskaya et al. 2001, Ryskov et al. 2003). Tato možnost je podpořena nálezem LINE retroelementu u ještěrek rodu *Darevskia*, zejména pak v blízkosti $(GATA)_n$ lokusů u *D. unisexualis* (Martirosyan et al. 2006, Davoyan et al. 2007).

V případě alozymových lokusů byla variabilita téměř vždy založena na přechodu od heterozygotnosti k homozygotnosti (Fu et al. 2000b). Nejpravděpodobnější vysvětlení jsou mutace či případná rekombinace (Murphy et al. 1997, Fu et al. 2000a, 2000b). Konkrétně by se mohlo jednat o genovou konverzi, kdy se jedna alela přepíše podle odpovídající alely na homologním chromozomu. Asi ve dvou případech (Fu et al. 2000a, 2000b) však byl zaznamenán heterozygotní stav namísto homozygotního. Při vyloučení možnosti vícečetného vzniku připadá v úvahu jen mutace.

Odlišnost některých populací ze studií satelitních sekvencí však znovu poukazuje na možnost vzniku některých partenogenů z více hybridizací. Pokud celý druh vznikl z jediné hybridizace, od společného předka ke všem následujícím generacím by uplynula stejná doba. Rychlost molekulární evoluce by tak měla být u všech populací stejná, tudíž by neměl být důvod aby se jedna nebo dvě populace lišily od ostatních více než zbylé populace mezi sebou (pakliže nehrají roli přírodní podmínky). Vysvětlení větším stářím těchto populací (Davoyan 2007), tedy

příliš nedává smysl. To by platilo v případě, že by tyto "starší" populace skutečně vznikly z jiné hybridizace, než ostatní. Na alozymové úrovni by rozdíl vůbec nemusel být nalezen. Majoritní alozymový klon *D. unisexualis* se ničím nelišil od majoritního klonu *D. bendimahiensis*, přestože se oba vznikly z příbuzensky, místně i časově vzdálených populací stejných rodičovských druhů (Fu et al. 2000b).

Malysheva et al. (2006) se domnívají, že odlišnosti satelitních sekvencí na úrovni populací značí počáteční fáze vnitrodruhové diferenciace.

7.3. Jaký je evoluční potenciál partenogenetických druhů?

Vzhledem k tomu, že partenogenetické linie obecně spojuje to, že nejsou staré a že jim chybí dostatečná genetická diverzita, zdálo by se, že takovéto druhy nemají šanci na dlouhodobé setrvání. Náhodné mutace se podílejí jen nepatrnou měrou na tvorbě variability, jejímž hlavním zdrojem přinejlepším zůstává vícečetný původ (Dawley, 1989).

Noví mutanti, které uvnitř partenogenů vznikají, zřejmě také nebudou o nic více lepší než běžní příslušníci stejného druhu. Všechny vzácné alozymové klony *D. dahli* jevíly na několika lokusech defektní enzymy. Také žlutobřichá varieta *D. dahli* je relativně početně omezená a snáší méně vajec, která jsou navíc méně odolná vůči vysušení (Darevsky 1992, Murphy et al. 1997). Na druhou stranu barevný klon *D. armeniaca*, který v 70. letech tvořil jen 1-2% populace, zvýšil během 15 let svou početnost až na 20% (Darevsky 1992). Ovšem je dost dobře možné, že například jeho odolnost vůči parazitům bude ve srovnání s běžným klonem snížena (obr. 6, pers. obs.).



Obr. 6: Barevný klon *D. armeniaca* ze střední Arménie a detail ocasu s červenými parazitujícími roztoči.

Malá odolnost vůči parazitaci je jedním z nejčastěji udávaných příkladů, který má potvrzovat sníženou vitalitu partenogenetických druhů, a tedy i teorii červené královny. Ve

chvíli, kdy patogen zvládne překonat imunitní zábrany, nebude moct imunitní systém partenogenenů během následujících generací vyvinout úspěšný obranný mechanismus, protože všichni jedinci budou geneticky stejní.

Tento jev byl skutečně mnohokrát zaznamenán. Například u partenogenetických gekonů *Heteronotia binoei* byla zjištěna větší nákaza parazitickými roztoči než u příbuzných bisexuálních druhů (Moritz et al. 1991). Stejně tak i u partenogenetických živorodek rodu *Poeciliopsis* (Lively et al. 1990). Také Darevsky (1995) uvádí, že v některých letech byl lokálně pozorován pokles početnosti partenogenetických druhů, patrně vlivem virových infekcí. Podle jedné studie však ještěrky rodu *Darevskia* teorii červené královny odporují. Partenogenetické druhy jsou údajně parazitovány zhruba 2-6krát méně než bisexuální druhy ze sympatrických populací (Arakelyan 2004). Otázka je, zda se studované druhy vyskytovaly skutečně syntopicky.

O jisté imunitní odolnosti partenogenetických ještěrek rodu *Darevskia* nicméně svědčí i jejich úspěšná adaptace v cizím prostředí, kde se nutně musely setkat se zcela jinými patogeny, než na které byly zvyklé. V 60. letech byli vysazeni jedinci *D. armeniaca* do údolí řeky Teterev na střední Ukrajině, na místo ležící od jejich původní domoviny 1600 km severozápadně a o 1400 m níže (200 m n.m.). Jedná se tedy o dosti odlišné prostředí. Nejenže se zde partenogenetické ještěrky uchytily, ale začaly také dosahovat větších tělesných velikostí a populačních hustot. Také se začaly rozmnožovat o dva týdny dříve (zřejmě aby se vejce stihla vyvinout před dříve nastupujícím podzimem) a snášet více vajec (Darevsky 1992, Darevsky et al. 2001). Nedávno byla v ukrajinské populaci zjištěna i *D. dahli*, která musela být nezáměrně vysazena spolu s *D. armeniaca* (Docenko & Darevsky 2005).

Relativně rychlé množení partenogenů, zbavené dvojnásobné ceny sexu, je nespornou výhodou v kompetici s bisexuálními druhy. K osídlení vhodného prostředí v zásadě postačuje jediná samice. Je známo, že v místech sympatrie převládají partenogenetické druhy nad bisexuálními (Darevsky et al. 1985). Také areály rodičovských druhů, které se nutně musely kdysi překrývat, jsou z naprosté většiny alopatrické (box 5). (*D. portschinskii* a *D. raddei* sice žijí na severu Arménie v sympatrii, ale jejich partenogenetický hybrid *D. rostombekovi* má geneticky nejblíže k populaci *D. raddei* žijící v naprosté alopatrii, jižně od jezera Sevan, Moritz et al. 1992a, Fu et al. 2000c). Místa kontaktu partenogenetických a bisexuálních druhů jsou rovněž sporadická (Darevsky et al. 1985) a při bližším pohledu na jednotlivá stanoviště je patrné, že partenogenetické druhy obecně obývají o něco sušší habitaty, kde často žijí i s dalšími partenogeny, ale v absenci bisexuálních druhů (Darevsky 1992). Fu (1999) uvádí případ, kdy po

omezení vodních zdrojů na lokalitě obývané společně *D. dahli* a *D. rudis*, *D. dahli* přetrvala, kdežto bisexuální *D. rudis* vymizela. To může mít souvislost s větší odolností vajec partenogenetických druhů rodu *Darevskia* vůči vysušení (Danielyan 1971, ex Fu 1999). Zdá se tedy, že partenogeni jsou skutečně úspěšnější kompetitoři, i když změny rozšíření jejich rodičovských druhů mohly být stejně tak způsobeny klimatickými změnami, které se v oblasti Zakavkazska odehrály od dob posledního glaciálu.

Wright & Lowe (1968) přirovnávají partenogenetické druhy k plevelu (weed theory), na základě pozorování ještěřů rodu *Cnemidophorus*. Partenogenetické druhy se údajně chovají jako plevel, rychle obsazují habitaty, které jsou svým způsobem narušené a bisexuálními druhy neobydlené. Přítomnost těchto habitatů tak ovlivňuje evoluční úspěch nově vznikajících partenogenů. Podle Darevsky et al. (1985) se tento model dá aplikovat i na rod *Darevskia*, ale možná je i jiná alternativa, a sice že habitaty obývané partenogenetickými druhy mohou být reliktní povahy, tedy že se partenogeni po celou dobu své existence drží v prostředí nejvíce odpovídajícímu tomu, na něž byli zvyklí v době svého vzniku. Ostrůvkovité rozšíření druhů jako *D. unisexualis* nebo *D. bendimahiensis* tomu nasvědčuje (Darevsky 2005).

Jsou tedy partenogenetické druhy úspěšnější, nebo jsou naopak vytlačeny bisexuálními druhy do suboptimálních míst? To nejspíše záleží na fázi, v jaké se partenogenetický druh právě nachází. Z dlouhodobějšího hlediska jsou úspěchy partenogenů zřejmě jen dočasné (Vrijenhoek 1989). Jisté případy, kdy se bisexuálním druhům daří vítězit nad partenogenetickými, jsou také známé. Například gekoni *Hemidactylus frenatus* úspěšně vítězí v kompetici s asexuálními *H. garnotii* v Tichomoří (Dame & Petren 2006) a u rodu *Darevskia* bylo pozorováno, jak během 20 let vytlačila bisexuální *D. portschinskii* na některých místech *D. armeniaca* a *D. dahli* (Darevsky 1995).

Existují úvahy o možném úniku partenogenů z evoluční pasti přechodem k pohlavnímu rozmnožování (například skrze tetraploidizaci a následný přechod k diploidii, reviewed in Darevsky et al. 1985). V případě partenogenetických ještěrek rodu *Darevskia* se jako nejschůdnější varianta jeví cesta skrze haploidní gamety, které by mohly být vyprodukovány podobnými jedinci, jakými byli diploidní samice a samec *D. unisexualis*, zmínění ve studii Darevsky et al. (1989). Nelze také vyloučit, že počet partenogenetických linií je relativně malý právě proto, že „u dostatečně starých asexuálů se může systém převátit do bisexuálního rozmnožování“ (Ráb, pers. comm.).

8. ZÁVĚR

Celá záležitost partenogeneze u plazů (obratlovců) a s ní souvisejících jevů je značně komplikovaná. Partenogenetické organismy mají velký potenciál pro nejrůznější studie již kvůli samotnému faktu, že se množí klonálně a všichni jedinci jsou geneticky identičtí.

Ještěrky rodu *Darevskia* navíc představují optimální organismy v tom, že na jednu stranu sdílejí s ostatními partenogenetickými plazy (*Cnemidophorus*, *Heteronotia*...) mnohé společné prvky, jako hybridní původ a vysokou míru heterozygotnosti, nízkou genetickou variabilitu v jednotlivých liniích a údajně i relativně mladý věk (Darevsky et al. 1985, Parker & Selander 1976, Dessauer & Cole 1989, Moritz et al. 1992a). Na druhou stranu jsou "úsporné" ve smyslu, že jsou pouze diploidní, jejich počet v rámci rodu není ani příliš velký (jako u rodu *Cnemidophorus*) ani příliš malý jako u jiných rodů plazů a z větší části i monoklonální původ. Přesto vytvářejí v rámci svého rodu poměrně různorodou škálu fenoménů, v závislosti na konkrétním partenogenetickém druhu (například vznikl jak ze stejných, tak i různých rodičovských druhů, různá pohlaví mrtvých embryí, různé variabilní části genomu atd.).

Co se týče evolučního úspěchu partenogenetických druhů, je nejspíše krátkodobý. Jedním z možných důvodů relativní úspěšnosti partenogenů může být vysoká míra jejich heterozygotnosti (Darevsky et al. 1975). Avšak je otázka, zda případná heteroze může dostatečně vyvážit degeneraci vyplývající z genetické jednotvárnosti partenogenů.

Také mnohé otázky dosud nejsou uspokojivě objasněny, například vztah mechanismů vedoucích k partenogenezi a pohlavních chromozomů. Vztah pohlavních chromozomů a určení pohlaví triploidních hybridů. Vztah udržení vysoké heterozygotnosti a případného meiotického tahu. Vliv epigenetických faktorů na proměnlivost partenogenů. Ověření hypotézy červené královny (parazitace).

Problémem je, že značná část poznatků je neúplná, mimo jiné i kvůli tomu, že byla studována hlavně na druzích z území bývalého Sovětského svazu, zatímco pro ostatní partenogeny z východní Anatólie velká část odpovídajících údajů chybí. Jejich doplnění by tak mohlo alespoň částečně upravit některé pohledy na věc.

Do jaké míry však lze zjištěné skutečnosti zobecňovat celkově na partenogenetické organismy, když různé skupiny partenogenů vlastně vznikaly ve fylogeneticky vzdálených liniích, v nejrůznějších kontextech a místech a leckdy mohou mít i zcela odlišnou podstatu reprodukčních dějů?

9. PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych rád poděkoval doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D. za rady při psaní bakalářské práce a za poskytnutí některých článků, doc. Ing. Petru Rábovi, DrSc. za věcné připomínky k částem týkajícím se cytogenetiky, dále dr. Tigranu Tadevosyanovi, Ph.D. a Marině Arakelyanové, Ph.D. rovněž za poskytnutí některých článků a také svému otci za pomoc při překladu ruských textů.

10. LITERATURA

Nepřímé citace jsou označeny hvězdičkou *

Ananjeva NB, Orlov NL, Khalikov RG, Darevsky IS, Ryabov SA, Barabanov AV (2006) The Reptiles of Northern Eurasia: taxonomic diversity, distribution, conservation status. Pensoft, Sofia.

Arakelyan M (2004) Comparison of parasitic infestation in parthenogenetic and bisexual species of rock lizards. In: Corti C & Lo Cascio P (eds) Fifth International Symposium on the Lacertids, Abstracts. Firenze university press, 2004, p. 3

***Arribas, OJ (1997)** Morfologia, filogenia y bibliografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos. Ph.D. Thesis - Universitat Autònoma de Barcelona. Publicaciones de la Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra (Barcelona), 353 pp. (8 pp and microfiche. Pub. U.A.B.). Citováno podle **Arnold et al. (2007)**

Badaeva TN, Korchagin VI, Tokarskaya ON, Ryskov AP (2006) Identification and molecular characteristics of mutant alleles at the Du281 locus in parthenogenetic progeny of *Darevskia unisexualis*. Doklady Biochemistry and Biophysics 409:197-199

Bobyn ML, Darevsky IS, Kupriyanova LA, MacCulloch RD, Upton DE, Danielyan FD, Murphy RW (1996) Allozyme variation in populations of *Lacerta raddei* and *Lacerta nairensis* (Sauria: Lacertidae) from Armenia. Amphibia-Reptilia 17:233-246

Carranza S, Arnold EN, Amat F (2004) DNA phylogeny of *Lacerta* (Iberolacerta) and other lacertine lizards (Reptilia: Lacertidae): did competition cause long-term mountain restriction? Systematics and Biodiversity 2(1):57-77

Chiobanu D, Roudykh IA, Ryabinina NI, Grechko VV, Kramerov DA, Darevsky IS (2002) Reticulate evolution of parthenospecies of the Lacertidae Rock Lizards: Inheritance of CLsat tandem repeats and anonymous RAPD markers. Molecular Biology 36(2):223-231

Ciobanu DG, Grechko VV, Darevsky IS (2003b) Molecular evolution of satellite DNA CLsat in lizards from genus *Darevskia* (Sauria: Lacertidae): Correlations with species diversity. Russian Journal of Genetics 39(11):1292-1305

Ciobanu DG, Grechko VV, Kramerov DA, Darevsky IS (2003a) A new subfamily of the satellite DNA CLsatIV, of the lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria: Lacertidae): Structure and evolution. Doklady Biochemistry and Biophysics 392:263-267

Dame EA, Petren K (2006) Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific island geckos (*Hemidactylus*). Animal Behaviour 71:1165-1173

***Danielyan FD (1971)** The influence of unfavourable aspects of surroundings of eggs of unisexual and bisexual forms of Armenian rock-lizards during incubation. Armenian biol. Žur., 34:118-126 (in Russian). Citováno podle **Darevsky (1992)** a **Fu (1999)**

Danielyan FD (1987) Iskustvennaja gibrizacija dvuch biseksual'nych vidov skal'nych jaščeric v prirodnyh uslovijach. Trudy zoologičeskogo instituta AN SSSR 158:179-183

Danielyan FD (1989) Teorija gibridnogo proischožđenija partenogeneza v gruppe kavkazskich skal'nych jaščeric. Experimental'no-teoretičeskoje issledovanije. Avtoreferat. Akademija Nauk Ukrainskoj SSR, Institut zoologii, Kiev 1989, 43 pp

***Darevskij IS (1958)** Jestěstvennyj partenogenez u někotorych podvidov skal'noj jaščericy (*Lacerta saxicola* Eversmann), rasprostraněnyh v Armenii. Dokl. Akad. Nauk SSSR 122(4):730-732 Citováno podle **Darevsky (1966)**

Darevsky IS (1957) Sistematika i ekologija skal'nych jaščeric *Lacerta saxicola* Eversmann, rasprostraněnyh v Armenii. Zool. Sb. AN ArmSSR 10:27-57

Darevsky IS (1966) Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann. J. of the Ohio Herpetological Society 5(4):115-152

Darevsky IS (1967) Skal'nyje jaščericy Kavkaza: sistematika, ekologija i filogenija polimorfnoj grupy kavkazskich jaščeric podroda *Archaeolacerta*. AN SSSR, Zool. Inst., Nauka, Leningrad

Darevsky IS (1992) Evolution and ecology of parthenogenesis in reptiles. In: Adler K (ed), Herpetology. Current research on the biology of Amphibians and Reptiles, pp 21-39

Darevsky IS (1995) Epistandartnaja evolucija i gibridogennoje vidoobrazovanie u presmykajuščichsja. Žurnal obščej biologii 56(3):310-316

Darevsky IS (2005) Relict areas of some lizard species located near the waterfalls as evidence of their formerly larger distribution over the Caucasus. 13th Ordinary General Meeting of Societas Europea Herpetologica (SEH), Bonn, Germany, p. 42

Darevsky IS, Danielyan FD (1968) Diploid and triploid progeny arising from natural mating of parthenogenetic *Lacerta armeniaca* and *Lacerta unisexualis* with bisexual *Lacerta saxicola valentini*. J. Herpetol. 2:65-69

***Darevsky IS, Danielyan FD (1977)** *Lacerta uzzelli* sp.nov. (Sauria, Lacertidae) – a new parthenogenetic species of rock lizard from eastern Turkey. Trudy Zool. Inst., Leningrad 76:55-59 Citováno podle **Murphy et al. (2000)**

Darevsky IS, Danielyan FD, Pysanets EM (2001) The experience of a successful introduction of the Caucasian parthenogenetic rock-lizard species *Darevskia armeniaca* from Armenia to the central Ukraine. Proceedings of the 11th Ordinary General Meeting of Societas Europea Herpetologica (SEH), Zalec, Slovenia. Biota 3 [číslo strany není známé, ale text je uveden na www.zalec.si/radoziv/ogmseh/anglesko/adefault.htm]

Darevsky IS, Danielyan FD, Sokolova TM, Rozanov YM (1989) Intraclonal mating in the parthenogenetic lizard species *Lacerta unisexualis* Darevsky. In: Dawley RM, Bogart JP (eds), Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates, New York State Museum Bull. 466, Albany, New York, pp 228-235

Darevsky IS, Kulikova VN (1961) Natürliche Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Eversmann). Zool. Jb. Syst. 89:119-176

***Darevsky IS, Kupriyanova LA (1982)** Rare males in parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Méhely. Vertebr. Hung. 21:69-75 Citováno podle **Darevsky et al. (1986)**

Darevsky IS, Kupriyanova LA, Bakradze MA (1978) Occasional males and intersexes in parthenogenetic species of Caucasian Rock Lizards (genus *Lacerta*). Copeia 1978(2):201-207

Darevsky IS, Kupriyanova LA, Danielyan FD (1986) New evidence of hybrid males of parthenogenetic lizards. In: Roček Z (ed), Studies in Herpetology, Prague, pp 207-212

Darevsky IS, Kupriyanova LA, Uzzell T (1985) Parthenogenesis in reptiles. In: Gans C, Billet F (eds), Biology of the Reptilia, vol 15, Wiley, New York, pp 411-526

Darevsky IS, Tuniev BS (1997) A New Lizard Species from the *Lacerta saxicola* Group, *Lacerta dryada* sp. nov. (Sauria, Lacertidae), and some comments relative to *Lacerta clarkorum* Darevsky et Vedmederja, 1977. Russ. J. Herpetol. 4(1):1-7

***Darevsky IS, Uzzell T, Kupriyanova LA, Danielyan FD (1973)** Gibridnyje triploidnyje samcy v simpatričeskich populjacijach partenogenetičeskich odnopolych vidov skal'nych jaščeric roda *Lacerta*. Bjull. MOIP ser.biol.vyp. 1:48-58 Citováno podle **Darevsky et al. (1985)**

Davoyan AG, Aslanyan AV, Danielyan FD, Darevsky IS, Martirosyan IA (2007) Revealing of allele polymorphism in the populations of parthenogenetic lizards *Darevskia dahli* (Lacertidae) using locus-specific PCR. *Russian Journal of Genetics* 43(1):20-23

Dawley RM (1989) An introduction to unisexual vertebrates. In: Dawley RM, Bogart JP (eds), *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, New York State Museum Bull. 466, Albany, New York, pp 1-18

Dessauer HC & Cole CJ (1989) Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. In: Dawley RM, Bogart JP (eds), *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, New York State Museum Bull. 466, Albany, New York, pp 49-71

Docenko IB, Darevskij IS (2005) O nachodke skal'noj jaščericy Dalja Darevskia dahli v sostave populjácii armjanskoj skal'noj jaščericy *Darevskia armeniaca*, introducirovannoj na territoriju Ukrainy. In: Pysanec E (ed.), *Materialy peršoji konferenciji ukrajinskoho herpetolohičnogo tovarystva, Zoomuzej NNPM NAN Ukrainy*, Kiev, pp 47-50

Eiselt J, Schmidler JF, Darevsky IS (1993) Untersuchungen an Felseidechsen (*Lacerta saxicola*-Komplex) in der östlichen Türkei: 2. Eine neue Unterart der *Lacerta raddei* Boettger, 1892 (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* 6(1/2):65-70

Fu J (1998) Toward the phylogeny of the family Lacertidae: implications from mitochondrial DNA 12S and 16S gene sequences (Reptilia: Squamata). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9:118-130

Fu J (1999) Phylogeny of lacertid lizards (Squamata: Lacertidae) and the evolution of unisexuality. PhD Thesis, Department of Zoology, University of Toronto, 168 pp

Fu J (2000) Toward the phylogeny of the family Lacertidae – Why 4708 base pairs of mtDNA sequences cannot draw the picture. *Biological Journal of the Linnean Society* 71:203-217

Fu J, MacCulloch RD, Murphy RW, Darevsky IS (2000a) Clonal variation in the Caucasian rock lizard *Lacerta armeniaca* and its origin. *Amphibia-Reptilia* 21:83-89

Fu J, MacCulloch RD, Murphy RW, Darevsky IS, Kupriyanova LA, Danielyan F (1998) The parthenogenetic Rock Lizard *Lacerta unisexualis*: An example of limited genetic polymorphism. *Journal of Molecular Evolution* 46:127-130

Fu J, MacCulloch RD, Murphy RW, Darevsky IS, Tuniyev BS (2000b) Allozyme variation patterns and multiple hybridization origins: Clonal variation among four sibling parthenogenetic Caucasian rock lizards. *Genetica* 108:107-112

Fu J, Murphy RW, Darevsky IS (1997) Toward the phylogeny of Caucasian rock lizards: Implications from mitochondrial DNA gene sequences (Reptilia: Lacertidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 121:463-477

Fu J, Murphy RW, Darevsky IS (1999) Limited genetic variation in *Lacerta mixta* and its parthenogenetic daughter species: evidence from cytochrome b and ATPase 6 gene DNA sequences. *Genetica* 105:227-231

Fu J, Murphy RW, Darevsky IS (2000c) Divergence of the cytochrome b gene in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: Evidence for recent multiple origins. *Copeia* 2000(2):432-440

Gabriel W, Lynch M, Burger R (1993) Muller's Ratchet and Mutational Meltdowns. *Evolution* 47(6):1744-1757

Gasc JP, Cabela A, Crnobrnja-Isailovic J, Dolmen D, Grossenbacher K, Haffner P, Lescure J, Martens H, Martínez Rica JP, Maurin H, Oliveira ME, Sofianidou TS, Veith M & Zuiderwijk A (eds) (1997) Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Collection Patrimoine Naturels, 29, Societas Europaea Herpetologica, Muséum National d'Histoire Naturelle & Service du Patrimoine Naturel, Paris, 496 pp

- Grechko VV, Bannikova AA, Kosushkin SA, Ryabinina NL, Milto KD, Darevsky IS, Kramerov DA (2007)** Molecular genetic diversification of the lizard complex *Darevskia raddei* (Sauria: Lacertidae): Early stages of speciation. *Molecular Biology* 41(5):764-775
- Grechko VV, Ciobanu DG, Darevsky IS, Kosushkin SA, Kramerov DA (2006)** Molecular evolution of satellite DNA repeats and speciation of lizards of the genus *Darevskia* (Sauria: Lacertidae). *Genome* 49:1297-1307
- Grechko VV, Ryabinin DM, Fedorova LV, Fedorov AN, Ryskov AP, Darevsky IS (1997)** Parentage of Caucasian parthenogenetic rock lizard species (*Lacerta*) as revealed by restriction endonuclease analysis of highly repetitive DNA. *Amphibia-Reptilia* 18(4):407-418
- Groot TVM, Bruins E, Breeuwer JAJ (2003)** Molecular genetic evidence in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*. *Heredity* 90:130-135
- Harris DJ, Arnold EN, Thomas RH (1998)** Relationships of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial DNA sequences and morphology. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265:1939-1948
- Kan NG, Petrosyan VG, Martirosyan IA, Ryskov AP, Darevsky IS, Danielyan FD, Ryabinin DM, Grechko VV, Tokarskaya ON (1998)** Genomic polymorphism of mini- and microsatellite loci of the parthenogenic *Lacerta dahli* revealed by DNA fingerprinting. *Molecular Biology* 32:672-678
- Korchagin VI, Badaeva TN, Tokarskaya ON, Martirosyan IA, Darevsky IS, Ryskov AP (2007)** Molecular characterization of allelic variants of (GATA)_n microsatellite loci in parthenogenetic lizards *Darevskia unisexualis* (Lacertidae). *Gene* 392:126-133
- Korchagin VI, Churikov NA, Tokarskaya ON, Sevast'yanova GA, Filippovich YB, Ryskov AP (2004a)** Molecular cloning and characteristics of allele variants (GATA)_n the microsatellite locus Du281 of the parthenogenetic Caucasian Rock Lizard (*Darevskia unisexualis*) genome. *Doklady Biochemistry and Biophysics* 394:46-48
- Korchagin VI, Martirosyan IA, Omelchenko AV, Darevsky IS, Ryskov AP, Tokarskaya ON (2004b)** Study of allelic polymorphism of (GATA)_n-containing loci in parthenogenetic lizard *Darevskia unisexualis* (Lacertidae). *Russian Journal of Genetics* 40(10):1095-1101
- *Kupriyanova LA (1981)** Peculiarities of female's and rare male's karyotype of unisexual species (*Lacerta rostombekovi* Dar.). In: *Problems in Herpetology, 5th Herpetological Conference. Abstracts*, Leningrad, pp 79-80 [in Russian] Citováno podle **Kupriyanova (1989)**
- Kupriyanova LA (1989)** Cytogenetic evidence for genome interaction in hybrid lacertid lizards. In: Dawley RM, Bogart JP (eds), *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, New York State Museum Bull. 466, Albany, New York, pp 236-240
- Kupriyanova LA (1997)** First information on the cytogenetics of parthenogenetic species *Lacerta uzzelli* and some rare hybrids (Sauria: Lacertidae): Origin, diversity and evolutionary implications. In: Roček Z, Hart S (eds), *Herpetology '97, Third World Congress of Herpetology*, Prague, p.120
- Lenk P, Eidenmueller B, Staudter H, Wicker R, Wink M (2005)** A parthenogenetic *Varanus*. *Amphibia-Reptilia* 26:507-514
- Lively CM, Craddock C, Vrijenhoek RC (1990)** Red Queen hypothesis supported by parasitism in sexual and clonal fish. *Nature* 344:864-866
- MacCulloch RD, Fu J, Darevsky IS, Danielyan FD, Murphy RW (1995)** Allozyme variation in three closely related species of Caucasian rock lizards. *Amphibia-Reptilia* 16:331-340
- MacCulloch RD, Murphy RW, Fu J, Darevsky IS, Danielyan F (1997a)** Disjunct habitats as islands: genetic variability in the Caucasian rock lizard *Lacerta portschinskii*. *Genetica* 101:41-45

MacCulloch RD, Murphy RW, Kupriyanova LA, Darevsky IS (1997b) The Caucasian Rock Lizard *Lacerta rostombekovi*: a monoclonal parthenogenetic vertebrate. *Biochemical Systematics and Ecology* 25(1):33-37

Malysheva DN, Tokarskaya ON, Danielyan FD, Darevsky IS, Ryskov AP (2005) Identification of microsatellite mutations in parthenogenetic lizards *Darevskia armeniaca*. *Doklady Biochemistry and Biophysics* 400:28-31

Malysheva DN, Tokarskaya ON, Petrosyan VG, Danielyan FD (2006) Genetic differentiation of parthenogenetic lizards *Darevskia rostombekovi* (family Lacertidae) as determined using nuclear and mitochondrial DNA markers. *Doklady Biochemistry and Biophysics* 410:304-307

Malysheva DN, Tokarskaya ON, Petrosyan VG, Danielyan FD, Darevsky IS, Ryskov AP (2007a) Genomic variation in parthenogenetic lizard *Darevskia armeniaca*: Evidence from DNA fingerprinting data. *Journal of Heredity* 98(2):173-178

Malysheva DN, Vergun AA, Tokarskaya ON, Sevast'yanova GA, Darevsky IS, Ryskov AP (2007b) Nucleotide sequences of the microsatellite locus Du215 (arm) allelic variants in the parthenospecies *Darevskia armeniaca* (Lacertidae). *Russian Journal of Genetics* 43(2):116-120

Martirosyan IA, Kan NG, Petrosyan VG, Malysheva DN, Trofimova AA, Danielyan FD, Darevsky IS, Korochkin LI, Ryskov AP, Tokarskaya ON (2003) Variation of mini- and microsatellite DNA repeats in parthenogenetic lizard *Darevskia armeniaca* as revealed by DNA fingerprinting analysis. *Russian Journal of Genetics* 39(2):159-165

Martirosyan IA, Korchagin VI, Tokarskaya ON, Darevsky IS, Ryskov AP (2006) Finding of Bov-B LINE retroelement in parthenogenetic and bisexual lizard species of the genus *Darevskia* (Lacertidae). *Russian Journal of Genetics* 42(7):790-794

Martirosyan IA, Ryskov AP, Petrosyan VG, Arakelyan MS, Aslanyan AV, Danielyan FD, Darevsky IS, Tokarskaya ON (2002) Variation of mini- and microsatellite DNA markers in populations of parthenogenetic rock lizard *Darevskia rostombekovi*. *Russian Journal of Genetics* 38(6):691-698

Mayer W, Pavlicev M (2007) The phylogeny of the family Lacertidae (Reptilia) based on nuclear DNA sequences: Convergent adaptations to arid habitats within the subfamily Eremiainae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44:1155-1163

***Maynard Smith J (1978)** *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press. Citováno podle **Ridley (1993)**

Moritz C (1991) The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): Evidence for recent and localized origins of widespread clones. *Genetics* 129:211-219

Moritz C, Brown WM, Densmore LD, Wright JW, Vyas D, Donnellan S, Adams M, Baverstock P (1989) Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). In: Dawley RM, Bogart JP (eds), *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, New York State Museum Bull. 466, Albany, New York, pp 87-112

Moritz C, McCallum H, Donnellan S, Roberts JD (1991) Parasite loads in parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia binoei*): Support for the Red Queen hypothesis. *Proceedings: Biological Sciences*, 244:145-149

Moritz C, Uzzell T, Spolsky C, Hotz H, Darevsky I, Kupriyanova L, Danielyan F (1992a) The material [sic maternal] ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae). *Genetica* 87:53-62

Moritz C, Wright JW, Brown WM (1992b) Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*: Phylogenetic constraints on hybrid origin. *Evolution* 46(1):184-192

***Müller H (1964)** The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research*, 1:2-9 Citováno podle **Ridley (1993)**

Murphy RW, Darevsky IS, MacCulloch RD, Fu J, Kupriyanova LA (1996) Evolution of the bisexual species of Caucasian rock lizards: A phylogenetic evaluation of allozyme data. *Russian Journal of Herpetology* 3(1):18-31

Murphy RW, Darevsky IS, MacCulloch RD, Fu J, Kupriyanova LA, Upton DE, Danielyan F (1997) Old age, multiple formation of genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental Caucasian rock lizards, *Lacerta dahli*. *Genetica* 101:125-130

Murphy RW, Fu J, MacCulloch RD, Darevsky IS, Kupriyanova LA (2000) A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:527-549

***Orlova VF (1978)** Geographic distribution and interspecies polymorphism of meadow lizards in Caucasus. *Proc. Zool. Museum Lomonosov Moscow State University: studies of the USSR fauna. Birds and reptiles*, 17:188-203
Citováno podle **Grechko et al. (2006)**

Parker ED, Selander RK (1976) The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tesselatus*. *Genetics* 84:791-805

Parker ED, Walker JM, Paulissen MA (1989) Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. In: Dawley RM, Bogart JP (eds), *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, New York State Museum Bull. 466, Albany, New York, pp 72-86

Petrosyan VG, Tokarskaya ON, Malysheva DN, Ryskov AP (2003) Quantitative assessment of gene diversity and between-population differentiation of parthenogenetic lizard of the genus *Darevskia* using mini- and microsatellite DNA markers. *Russian Journal of Genetics* 39(10):1201-1207

Reeder TW, Cole CJ, Dessauer HC (2002) Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365, 61 pp

Ridley M (1993) *The Red Queen: Sex and the Evolution of Human Nature*. Penguin Books Ltd, London.

Roudykh IA, Grechko VV, Ciobanu DG, Kramerov DA, Darevsky IS (2002) Variability of restriction sites in satellite DNA as a molecular basis of taxonprint method: evidence from the study of Caucasian Rock Lizards. *Russian Journal of Genetics* 38(8):937-941

***Roudykh IA, Grechko VV, Kramerov DA, Darevsky IS (1999)** Distribution of the HindIII repeats in the genomes of Caucasian lacertids of the *Lacerta* genus reflects their phylogenetic relatedness. *Dokl. Akad. Nauk* 367:364-367
Citováno podle **Roudykh et al. (2002)**

Ryabinina NL, Grechko VV, Semenova SK, Darevsky IS (1999) On the hybridogenous origin of the parthenogenetic species *Lacerta dahli* and *Lacerta rostombekovi* revealed by RAPD technique. *Russian Journal of Herpetology* 6(1):55-60

Ryskov AP, Martirosyan IA, Badaeva TN, Korchagin VI, Danielyan FD, Petrosyan VG, Darevsky IS, Tokarskaya ON (2003) Hyperunstable (TCT/TCC)_n microsatellite loci in parthenogenetic lizards *Darevskia unisexualis* (Lacertidae). *Russian Journal of Genetics* 39(9):986-992

Schmidtler JF, Eiselt J, Darevsky IS (1994) Untersuchungen an Felseidechsen (*Lacerta saxicola* Gruppe) in der östlichen Türkei: 3. Zwei neue parthenogenetische Arten. *Salamandra* 30:55-70

Sindaco R, Venci A, Carpaneto GM, Bologna MA (2000) The reptiles of Anatolia: a checklist and zoogeographical analysis. *Biogeographia* 21:441-554

Tokarskaya ON, Kan NG, Petrosyan VG, Martirosyan IA, Grechko VV, Danielyan FD, Darevsky IS, Ryskov AP (2001) Genetic variation in parthenogenetic Caucasian Rock Lizards of the genus *Lacerta* (*L. dahli*, *L. armeniaca*, *L. unisexualis*) analyzed by DNA fingerprinting. *Molecular Genetics and Genomics* 265(5):812-819

Tokarskaya ON, Martirosyan IA, Badaeva TN, Malysheva DN, Korchagin VI, Darevsky IS, Danielyan FD, Ryskov AP (2004) Instability of (GATA)_n microsatellite loci in the parthenogenetic Caucasian Rock Lizard *Darevskia unisexualis* (Lacertidae). *Molecular Genetics and Genomics* 270(6):509-513

Uzzell T (1970) Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates. *The American Naturalist* 104(939):433-445

Uzzell T, Darevsky IS (1975) Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications. *Copeia* 1975(2):204-222

Van Valen L (1973) A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1:1-30 Citováno podle **Ridley (1993)**

Vergun AA, Markelova ES, Martirosyan IA (2007) Molecular-genetic characteristics of the Du323 locus containing various microsatellite types in the parthenogenetic lizard *Darevskia dahli* (Lacertidae). *Doklady Biochemistry and Biophysics* 416:278-280

Vrijenhoek RC (1989) Genetic and ecological constraints on the origins and establishment of unisexual vertebrates. In: Dawley RM, Bogart JP (eds), *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, New York State Museum Bull. 466, Albany, New York, pp 24-31

Vrijenhoek RC, Dawley RM, Cole CC, Bogart JP (1989) A list of the known parthenogenetic vertebrates. In: Dawley RM, Bogart JP (eds), *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, New York State Museum Bull. 466, Albany, New York, pp 19-23

Watts PC, Buley KR, Sanderson S, Boardman W, Ciofi C, Gibson R (2006) Parthenogenesis in Komodo dragons. *Nature* 444:1021-1022

Wright JW, Lowe CH (1968) Weeds, polyploids, parthenogenesis and the geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus*. *Copeia* 1968(1):128-138