

УДК 575(575.8)

ООГЕНЕЗ (ПРОФАЗА 1 МЕЙОЗА) И МИТОТИЧЕСКИЕ ХРОМОСОМЫ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОГО ВИДА *Darevskia armeniaca* (СЕМЕЙСТВО Lacertidae)

© 2021 г. Л. А. Куприянова*, Л. Д. Сафронова**, В. Б. Сычева**,
Ф. Д. Даниелян***, В. Г. Петросян**, @

*Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

**Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН, Ленинский просп. 33, Москва, 119071 Россия

***Ереванский государственный университет, ул. Алека Манукяна, 1, Ереван, 0025 Армения

@E-mail: vgpetrosyan@gmail.com

Поступила в редакцию 06.11.2019 г.

После доработки 30.01.2020 г.

Принята к публикации 23.05.2020 г.

Впервые проведен анализ течения раннего оогенеза и мейоза партеногенетического вида *Darevskia armeniaca*. Показано, что число бивалентов синаптонемных комплексов (СК) на стадиях ранней пахитены–диплотены профазы 1 мейоза равно 19, на основе которых представлены СК-картиотипы. Приведены результаты сравнительного молекулярно-цитогенетического анализа митотических хромосом ($2n = 38, 34A + 2m + Zw$, половые хромосомы) партеногенетических самок и мейотических хромосом ($n = 19$ бивалентов) мужской особи *D. armeniaca* с инверсией пола. Отмечено отсутствие механизма эндоредупликации хромосом в премейотических митозах *D. armeniaca*, прохождение ранних стадий мейоза и формирование гаплоидного числа СК-бивалентов гомеологичных хромосом.

DOI: 10.31857/S0002332921030085

Открытие значительного числа рыб, амфибий и рептилий, размножающихся посредством гино-, гибридо- и партеногенеза, поставило перед исследователями ряд серьезных вопросов, в частности вопрос о цитологических особенностях оогенеза однополых видов. В первых работах было показано, что у таких форм в процессе оогенеза осуществляется мейоз и механизмы восстановления соматического числа хромосом у однополых позвоночных и беспозвоночных часто едины. Классификации механизмов диплоидизации отличаются одна от другой по цитологической картине нарушений оогенеза или по их генетическому эффекту (пре-, внутри- и постмейотический типы мейоза). Генетические последствия перечисленных типов мейоза различны, поэтому от механизмов восстановления соматического числа хромосом у однополых особей будут зависеть результаты мейоза и судьбы особей в целом. Эти последствия приобретают еще большее значение, если учесть, что в эволюционном отношении однополюе размножение связано с гибридизацией и полиплоидией.

Сохранение и поддержание высокой степени гетерозиготности гибридов возможно при премейотическом типе диплоидизации, а именно при подавлении цитокинеза в последнем премейотическом митозе. Более того, этот механизм позволяет избе-

гать многие трудности, связанные с синапсисом гомеологов гибрида и расхождением псевдобивалентов в течение мейоза гибридных триплоидных форм. По-видимому, именно этими обстоятельствами объясняется распространение этого механизма у однополых позвоночных и обнаружение такого типа мейоза у североамериканских партеногенетических гибридных диплоидных ($2n$) и триплоидных ($3n$) ящериц рода *Aspidoscelis* семейства Teiidae (Cuerllar, 1971; Lutes *et al.*, 2010). У гибридных диплоидных партеногенетических самок этого рода в мейоз входит тетраплоидная ($4n$) клетка, и в ходе профазы 1 мейоза на стадиях пахитены–диплотены в ооците происходит спаривание сестринских хромосом и формирование диплоидного числа псевдобивалентов (Lutes *et al.*, 2010). Однако в мейозе гибридных гиногенетических рыб *Carassius gibelio* такой механизм отсутствует (Черфас, 1969).

Кавказские партеногенетические ящерицы рода *Darevskia* семейства Lacertidae также имеют гибридное происхождение (Moritz *et al.*, 1992b) и в отличие от североамериканских партеногенетических видов всегда характеризуются типичным для семейства диплоидным ($2n$) числом акроцентрических (A) хромосом, равным 38 с гетероморфными половыми Zw хромосомами ($2n = 38A, Zw$).

В предшествующих работах в ядрах ооцитов гибридных партеногенетических самок этого рода были изучены стадии ранней пахитены—диплотены—диакинеза и обнаружены фигуры, образованные гомеологичными хромосомами с концевыми хиазмами в проксимальных и дистальных районах мейотических хромосом (Cuellar, 1971; Kupriyanova, 1992, 1994, 2010). Кроме того, при анализе синаптонемных комплексов (СК) число бивалентов приближалось к 19, т.е. к гаплоидному числу ($n = 19$). Эти и другие косвенные факты позволяли допустить отсутствие механизма эндоредупликации хромосом в премейотическом митозе и возможность рекомбинации генетического материала, а следовательно, возникновение генетического разнообразия за счет рекомбинации (Kupriyanova, 1992, 1994, 2010; Куприянова, 1997).

Очевидно, что цитогенетические механизмы мейоза ключевые в эволюции партеногенеза гибридных видов. Для более детального описания и уточнения механизмов раннего мейоза гибридных партеногенетических видов рода *Darevskia* мы исследовали ооциты вида *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909), проанализировали структуру элементов мейотического ядра и морфологию СК-хромосом, на основании которых составили СК-кариотипы хромосом гибридного ядра. Такие СК-кариотипы были сопоставлены с полученными ранее митотическими хромосомами *D. armeniaca*, а также с характеристиками профазы I мейоза, а именно с хромосомами на стадии диакинеза у редких диплоидных мужских особей *D. armeniaca* с нарушенной фертильностью (Darevskii, Kupriyanova, 1982; Kupriyanova, 2010).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Самки *D. armeniaca* были собраны в разные годы в районах Армянских городов Цахкадзора ($40^{\circ}32'7''$ с.ш., $044^{\circ}42'30''$ з.д.) и Дилижана ($40^{\circ}44'2''$ с.ш., $044^{\circ}49'4''$ з.д.). Характеристики точек находок и современные ареалы партеногенетического вида *D. armeniaca* и родительских видов *D. valentini*, *D. mixta* были описаны ранее (Petrosyan *et al.*, 2019a, b; Petrosyan *et al.*, 2020).

Мейотические хромосомы. Для микроскопического анализа СК-препараты тотальных распластанных ядер ооцитов готовили из клеточной суспензии, полученной из зародышевой полости яичника самки методом Дрессера и Мозеса (Dresser, Moses, 1980). Распластывание (спредирование) ооцитов проводили на капле 0.5%-ного раствора NaCl. Препараты фиксировали 4%-ным параформальдегидом, а для визуализации СК их окрашивали 50%-ным раствором нитрата серебра, затем просматривали и фотографировали под световым микроскопом Leica (Германия). Длины СК-бивалентов ооцитов измерялись с помощью программы Leica Application Suite.

Митотические хромосомы. В работе использовали метод получения митотических хромосом с предварительным введением 0.1%-ного раствора фитогемагглютина (ФГА Р ПанЭко (Россия); 0.03 мл раствора на 10 г массы) и колхицина (Merck (Германия); 0.1 мл на 10 г массы). Препараты окрашивали красителем Giemsa по стандартной методике и методом дифференциального сравнительного С-окрашивания с последующим окрашиванием хромосом красителем, специфичным к АТ-парам оснований флуорохромом ДАПИ. Препараты просматривали и фотографировали под световым микроскопом Leica, длины хромосом измерялись с помощью программы Leica Application Suite.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В кариотипе исследованных самок *D. armeniaca* присутствуют 38 акроцентрических (А) хромосом, среди которых 2 микрохромосомы (m) и половые Zw ($2n = 38A: 34 A + 2m + Zw; n = 19$). Сравнительное флуорохромное дифференциальное (С/СМА₃/ДАПИ) окрашивание метафазных хромосом *D. armeniaca* показало, что большинство хромосом набора имеют мелкие блоки АТ-повторов в прицентромерных и GC-повторов в теломерных районах С-гетерохроматина (рис. 1, 2). Вместе с тем молекулярно-цитогенетический анализ выявил различия в структуре некоторых хромосом — гетероморфизм теломерных районов С-гетерохроматина хромосом. Например, одна первая хромосома первой пары кариотипа имеет в этих районах крупные яркие блоки, содержащие GC-повторы, в то время как у другой хромосомы первой пары эти блоки выражены значительно слабее. Яркий С-блок, включающий в себя GC-пары, присутствует также и в половой w-микрохромосоме, хотя по размеру и морфологии она практически не отличается от двух других микрохромосом кариотипа (рис. 1). Кроме того, одна макрохромосома *D. armeniaca* отличается по морфологии от других хромосом набора, поскольку она имеет короткие плечи и небольшие блоки, обогащенные АТ- и GC-повторами, в околоцентромерных и теломерных районах соответственно. По размерам эта непарная хромосома относится к средней группе хромосом, к пятой-шестой паре, и рассмотрена как половая Z-хромосома (рис. 1, 2). Важно отметить, что у разных видов этого семейства половая Z-хромосома пятой-шестой пары часто имеет короткие плечи, что объясняют ее нестабильностью. Ранний мейоз (профаза I мейоза) партеногенетического вида *D. armeniaca* ($2n = 38A$) изучался на препаратах распластанных ядер ооцитов размером 0.8–1.1 мм.

Анализ СК на стадиях ранней пахитены и диплотены показал, что они полностью синаптированы и сформировали 19 СК-бивалентов. Этот

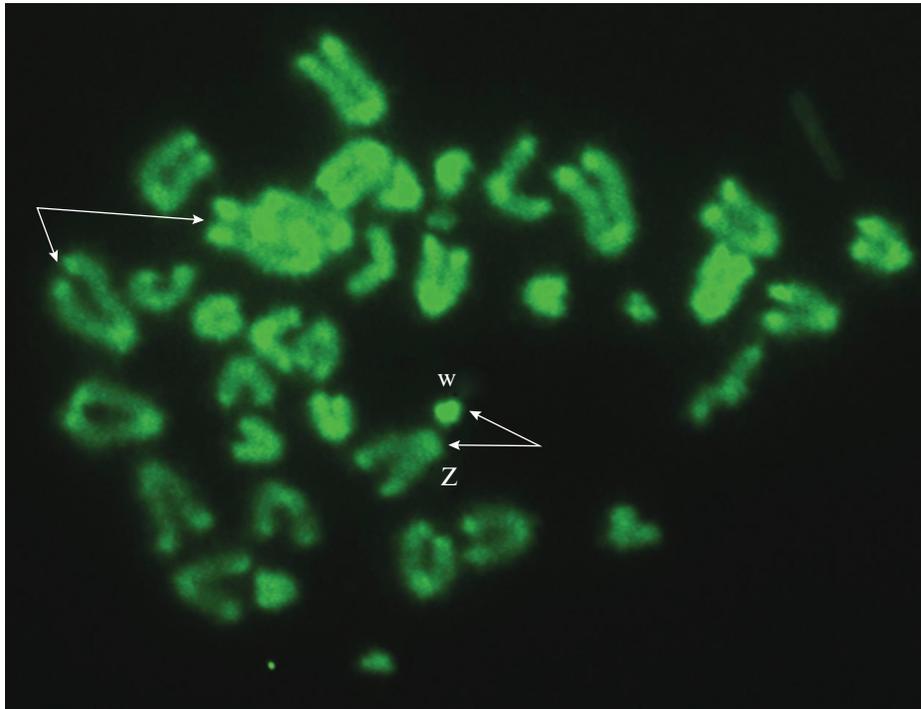


Рис. 1. Метафазные пластинки клеток крови *Darevskia armeniaca* (самка) – С-исчерченность гетерохроматина после окрашивания специфичным G-С-флуорохромом (СМА₃) (Курпьянова, 2010, с изменениями) $2n = 38 A: 34A + 2m + Zw$ (половые хромосомы). Стрелки указывают на гетероморфные ауто- (первая пара) и половые хромосомы Z и w (пятая пара).

анализ профазы мейоза проведен на пяти ядрах овоцитов (рис. 3а–г). Однако распластанность СК-бивалентов (комплекса) не происходит аналогично, как было показано при сперматогенезе (Сафронова, Курпьянова, 2016), поскольку ядра овоцитов погружены в жидкую среду с большим количеством жира. Этот процесс препятствует хорошему распластыванию на стекле, что приводит к волнистости, а в некоторых случаях – к закручиванию концов. На рис. 3 нумерация СК-бивалентов представлена в порядке убывания их линейных размеров проведенных измерений. СК-бивалент № 1, сформированный первыми по размеру и гетероморфными по структуре хромосомами набора (первый СК), отличался по морфологии от остальных СК-бивалентов. Следует особо подчеркнуть, что на всех изученных препаратах распластанных ядер овоцитов число СК-бивалентов всегда равно гаплоидному числу хромосом вида, т.е. 19.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В ряде предшествующих комплексных работ было показано (Курпьянова, 1989, 1992, 2010), что гибридный партеногенетический вид *D. armeniaca* (*D. mixta* × *D. valentini*), как и другие однополюе и обоополье виды рода *Darevskia* семейства Lacertidae, характеризуется 38 одноплечими по морфологии и близкими по размерам акроцентрическими (A) хромосомами и стабильной структурой кари-

отипа ($2n = 38 A, NF$ (основное число) = 38). Кроме того, этот вид, как и два других гибридных партеновида (*D. dahli*, *D. unisexualis*) рода *Darevskia*, имеет сходные числа и морфологию половых Zw-хромосом. В результате гибридизации самки *D. armeniaca* могли получить Z-хромосому от отцовского *D. valentini* и w-хромосому от материнского *D. mixta* родительских видов (Курпьянова, 1992; Moritz *et al.*, 1992a; Murphy *et al.*, 2000). Для кариотипов Lacertidae характерна локализация структурного гетерохроматина (С-окрашивание) в прицентромерных и теломерных районах хромосом и редко в интеркалярных районах (Olmo *et al.*, 1986; Курпьянова, 1994). Такое единообразие хромосом ограничивает возможность использования признаков кариотипа при анализе вопросов происхождения этих гибридных видов, процесса мейоза и их эволюции в целом. Именно по этой причине идентификация хромосом видов рода *Darevskia* в целом до сих пор – трудная задача. Однако эти результаты свидетельствовали и о цито- и генетической близости родительских видов рода *Darevskia* (Курпьянова, 2010; Курпьянова, 2014).

Тем не менее молекулярно-цитогенетический анализ одного из родительских видов для *D. rostombekowi* этого рода, *D. raddei*, продемонстрировал присутствие в кариотипе дицентрической хромосомы (Spangenberg *et al.*, 2019). Результаты данной работы выявили некоторые различия в молеку-

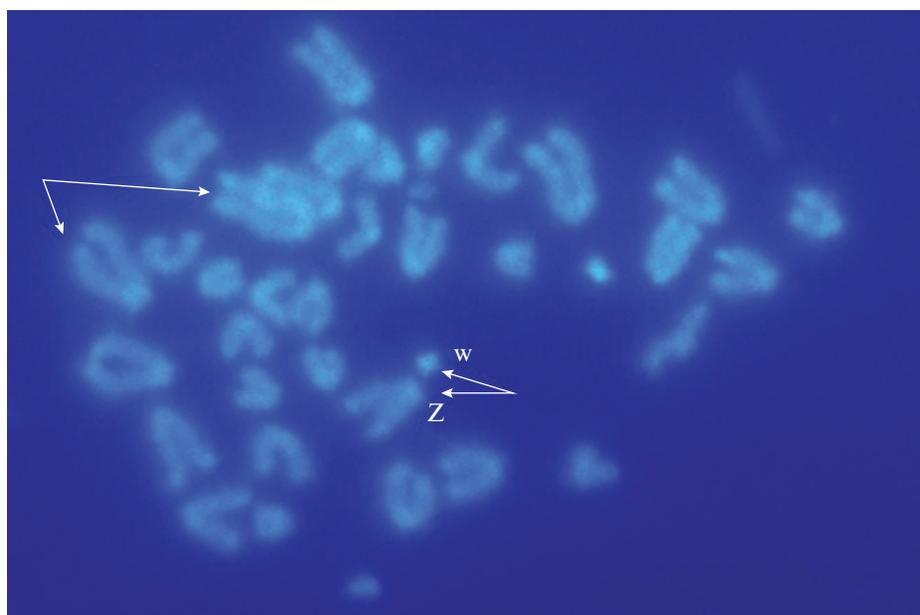


Рис. 2. Метафазные пластинки клеток крови *Darevskia armeniaca* (самка) – С-исчерченность гетерохроматина после окрашивания специфичным АТ-флуорохромом (ДАПИ) $2n = 38 A: 34A + 2m + Zw$ (половые хромосомы). Стрелки указывают на гетероморфные и половые Z- и w-хромосомы.

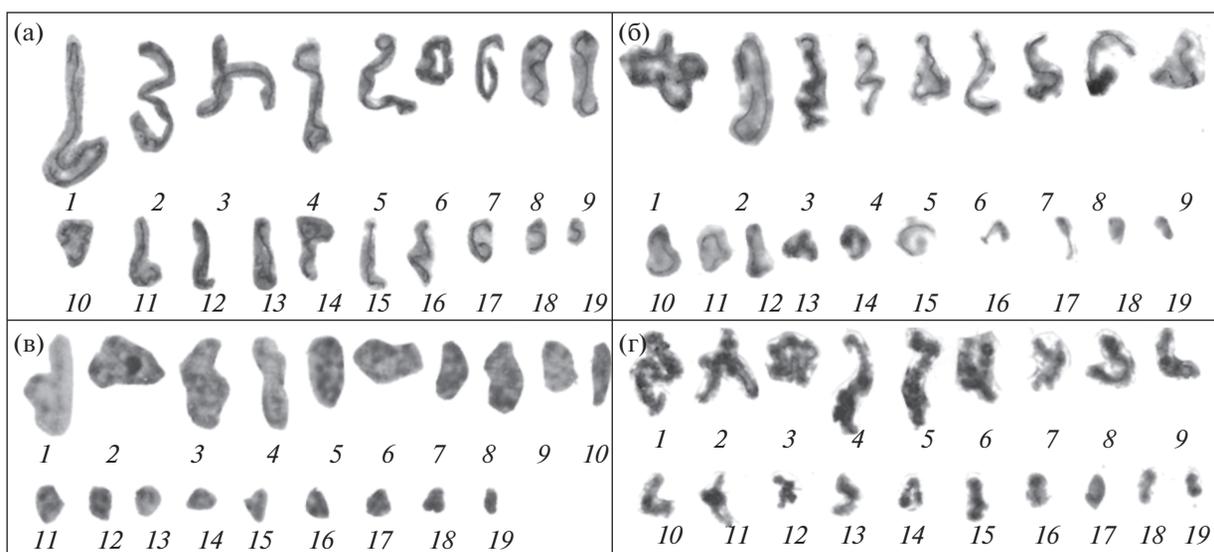


Рис. 3. СК-картиотип распластанных ядер ооцита *Darevskia armeniaca* (самка).

лярно-цитогенетической структуре теломерных районов хромосом *D. armeniaca*. К настоящему времени известно, что амплификация некоторых генов и образование тандемно расположенных высококопийных повторов, например, в прицентромерных районах хромосом – это частое геномное нарушение, встречающееся у гибридов. Прицентромерные и теломерные районы часто имеют ключевое значение для пространственной ориентации хромосом в ядре и очень важны для совпа-

дения мест связи хромосом гибрида с ядерной оболочкой, а также для конъюгации хромосом в процессе мейоза. Крупная хромосомная реорганизация, системные мутации играют существенную роль в процессе сальтационного видообразования и затрагивают ранние этапы развития особи (Стегний, 2019).

Проведенный анализ четырех клеток, находящихся на стадии ранней профазы I мейоза, свидетельствует о том, что в раннем оогенезе парте-

ногенетического гибридного вида *D. armeniaca* отсутствуют полиплоидные ооциты и, следовательно, механизм эндоредупликации хромосом в последних митотических делениях. Все полученные данные свидетельствуют о том, что в раннем оогенезе диплоидные ядра ооцитов самки *D. armeniaca* ($2n = 38$) вступают в ранний мейоз (в профазу I мейоза) и на стадии ранней пахитены—диплотены формируют 19 СК-бивалентов. Картины раннего мейоза еще раз демонстрируют генетическую близость родительских видов гибридного однополого *D. armeniaca*.

Сравнительное дифференциальное флуорохромное (С/СМА₃/ДАПИ) окрашивание хромосом *D. armeniaca* позволило также еще раз рассмотреть половые Zw-хромосомы видов рода *Darevskia*. Известно, что половая Z-хромосома ряда видов Lacertidae отнесена по размеру к пятой-шестой хромосоме и часто имеет короткие плечи. Например, согласно молекулярно-цитогенетическому картированию хромосом Z-половая хромосома *Lacerta agilis* ($2n = 38$, Zw) отнесена по длине к пятой паре кариотипа и имеет частичную гомологию с шестой и девятой хромосомами курицы (Skikunath *et al.*, 2014). Предположительно пятая-шестая по длине половые хромосомы Z₁ и W были обнаружены в криптической группе *Zootoca vivipara* (Куприянова, Руди, 1990; Odierna *et al.*, 1998; Куприянова, Беме, 2012). Непарная пятая-шестая по длине хромосома *D. armeniaca* интерпретирована как половая Z-хромосома. Отметим, что половая Z-хромосома видов родов *Takydromus*, *Gallotia*, *Eremias* отнесена к средней размерной группе кариотипа, 12–13 по длине (Olmo *et al.*, 1986; Lisachov *et al.*, 2019). Перечисленные факты ясно указывают на трудности в решении вопросов идентификации половых хромосом лацертидных ящериц и на необходимость дальнейшего детального сравнительного анализа половых хромосом разных групп семейства и ящериц в целом.

Следует напомнить, что предшествующие цитогенетические и молекулярно-цитогенетические работы убедительно продемонстрировали существенную роль половых Zw-хромосом в филогенетических ограничениях возникновения партеногенеза в роде *Darevskia* (Куприянова, 1989, 1992, 2010; Куприянова, 1997, 1999). Эти факты указывали также на то, что “балансовая” гипотеза перехода гибрида к однополому способу размножения, предложенная ранее (Moritz *et al.*, 1989, 1992a), не учитывала все факторы возникновения однополых ящериц (Куприянова, 1997, 1999).

В связи с тем значением, которое имеют половые Zw-хромосомы в успешной гибридизации ящериц рода *Darevskia* и в переходе возникающих гибридов к партеногенетическому типу мейоза, мы вновь проанализировали опубликованные ранее данные о кариотипе редкой мужской особи

партеногенетического гибридного вида *D. armeniaca* (Darevskii, Kupriyanova, 1982). В отличие от многочисленных триплоидных гибридов, появляющихся в симпатрических популяциях между партеногенетическими и обоеполюми видами, редкий самец был отловлен в “чистой” популяции *D. armeniaca* (район г. Степанаван, Армения). Хромосомные исследования показали полное совпадение кариотипа самца с таковым у самок этой и других популяций вида: диплоидное число хромосом $2n = 38$, среди которых присутствовали половые Zw-хромосомы (рис. 4). В результате был сделан вывод о нарушении взаимодействия половых Zw-хромосом в гибридном геноме *D. armeniaca* и об инверсии пола у Zw-особи. Одновременно были установлены цитологические нарушения в течение мейоза особи: в расхождении гомеологов в мейотическом делении I и в образовании анеуплоидных сперматоцитов II порядка, сперматид и сперматозоидов и в нарушении процессов спермиогенеза. В течение мейоза особи на стадии диакинеза профазы I мейоза были сформированы 19 бивалентов. Среди них выделен пятый-шестой по размеру бивалент, предположительно образованный половыми хромосомами, и отмечены особенности его морфологии. Большой элемент “бивалента”, вероятно, представлен крупной Z-хромосомой и небольшой элемент, вероятно, w-микрохромосомой (рис. 5). Плотной конъюгации этих хромосом не наблюдается, можно отметить ассоциацию концов w микрохромосомы с интеркалярным районом Z хромосомы и значительный размер w микрохромосомы, возможно за счет ее деконденсации.

Следует напомнить, что определенный спектр цитогенетических, геномных и функциональных нарушений был установлен и у гибридных партеногенетических самок рода *Darevskia*. В связи с этим был сделан важный вывод, что, несмотря на цито- и генетическую близость родительских видов, у гибридных партеногенетических видов наблюдается нестабильность их гибридных геномов. В результате “гибридная” нестабильность и рекомбинационный обмен в профазе I мейоза могут служить механизмами генетической изменчивости партеногенетических видов рода (Куприянова, 1989, 1992, 2010; Куприянова, 1997, 1999, 2014). Например, обнаруженные у *D. armeniaca* редкие аллели по белковым системам (MacCullach *et al.*, 1995), варибельность и мутации определенного типа по локусам микросателлитной ДНК этих партеногенетических видов (Ryskov, 2008; Vergun *et al.*, 2014; Girnyk *et al.*, 2018) могут быть объяснены указанными цитогенетическими механизмами (Куприянова, 2010; Куприянова, 2014).

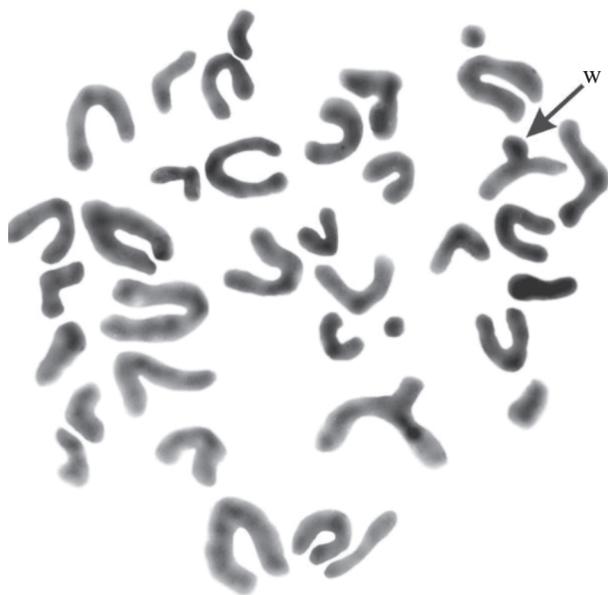


Рис. 4. Метафазные пластинки клеток крови *Darevskia armeniaca* (самец) – стандартное окрашивание Giemsa (Darevskii, Kupriyanova, 1982, с изменениями) $2n = 38$ A: $34A + 2m + Zw$ (половые хромосомы). Стрелка указывает на половую w-микрохромосому.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные о раннем оогенезе у самок гибридного партеногенетического вида *D. armeniaca* ($2n = 38$) свидетельствуют о типичном течении ранних стадий мейоза и прохождении ранней профазы 1 мейоза. На стадии пахитены–диплотены происходит формирование 19 СК элементов и позднее 19 бивалентов гомеологичных хромосом. Это свидетельствует о том, что в мейоз вступает ооцит с диплоидным числом хромосом. Таким

образом, полученные факты подтверждают многочисленные сведения о том, что механизмы мейоза у партеногенетических ящериц родов *Aspidoscelis* и *Darevskia* различны. У ящериц рода *Darevskia* в ходе оогенеза в последних премеитических митозах не происходит эндоредупликации хромосом и, следовательно, удвоения числа хромосом до $4n$. В течение раннего мейоза в диплоидном ооците на стадии пахитены–диплотены образуется гаплоидное число СК бивалентов ($n = 19$). Полученные данные вновь подтверждают цито- и генетическую близость родительских видов гибридного партеновида *D. armeniaca*, образование в мейозе СК-бивалентов гомеологичных хромосом и возможность рекомбинационных обменов. Вместе с тем они указывают на гетероморфность в цитогенетической структуре некоторых аутохромосом и половых митотических хромосом, особую морфологию их СК-бивалентов и у переопределенного самца – на специфическую морфологию и структуру полового бивалента с “деконденсированной” w-хромосомой и с типом ассоциации половых хромосом. Разные типы полоопределяющих механизмов отмечены у ящериц: у *Aspidoscelis* самки характеризуются гомоморфными XX-половыми хромосомами, тогда как у *Darevskia* – гетероморфными Zw-половыми хромосомами.

Цитологические характеристики и особенности мейоза более поздних стадий оогенеза *D. armeniaca* и других партеногенетических видов рода *Darevskia* до конца не исследованы. Механизмы восстановления диплоидного числа хромосом у кавказских партеногенетических видов, а также механизмы поддержания их гетерозиготности и системы половых Zw-хромосом – цель дальнейших исследований авторов.

Авторы выражают благодарность А.П. Рыскову за ценные замечания, внимание к работе и оказанную помощь при подготовке рукописи.

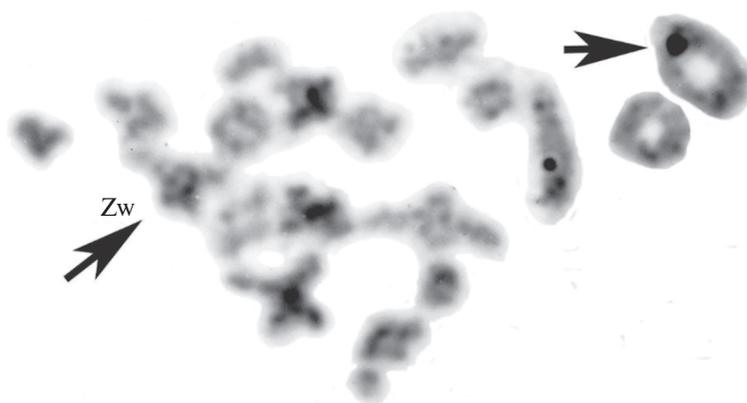


Рис. 5. Мейотические пластинки гонад *D. armeniaca* (самец) – диакинез, стандартное окрашивание Giemsa (Darevskii, Kupriyanova, 1982, с изменениями) $n = 19$. Стрелки указывают на первый (меньшего размера) бивалент и пятый (большого размера) половой бивалент, образованный предположительно половыми хромосомами Z и w.

Работа выполнена при финансовой поддержке ЗИН РАН (грант № АААА-А19-119020590095-9) и РФФИ (гранты 17-00-00427, 17-00-00430).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Куприянова Л.А.* Некоторые цитогенетические закономерности сетчатого видообразования однополых видов ящериц (Reptilia, Lacertidae) и других групп позвоночных животных // Цитология. 1997. Т. 39. № 12. С. 1089–1108.
- Куприянова Л.А.* Генетическое разнообразие гибридных у однополых видов и форм рода *Lacerta* (Reptilia, Lacertidae): его возможные цитогенетические механизмы, цитогенетика мейоза природных полиплоидных форм // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1038–1047.
- Куприянова Л.А.* Концепция гибридного видообразования позвоночных животных: комплексные исследования однополых видов рептилий // Тр. ЗИН РАН. 2014. Т. 318. № 4. С. 382–390.
- Куприянова Л.А., Бёме В.* Живородящая ящерица (*Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823), Lacertidae) из северо-восточных и центральных районов Европы: внутривидовое кариотипическое разнообразие // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 11. С. 1428–1432.
- Куприянова Л.А., Руди Е.Р.* Сравнительно-кариологический анализ популяций живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara*, Lacertidae, Sauria) // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 6. С. 93–101.
- Сафронова Л.Д., Куприянова Л.А.* Метафазные и мейотические хромосомы, синаптонемные комплексы (СК) живородящей ящерицы (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) // Генетика. 2016. Т. 52. № 11. С. 1311–1317.
- Стегний В.Н.* Генетика сальтационного видообразования и системные мутации. Томск: Издательский дом ТГУ, 2019. 264 с.
- Черфас Н.Б.* Основные итоги цитогенетического анализа однополых и двуполовых форм серебряного караса // Генетика, селекция и гибридизация рыб. М.: Наука, 1969. С. 85–97.
- Cuellar O.* Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* // J. Morph. 1971. V. 133. № 2. P. 139–165.
- Darevskii I.S., Kupriyanova L.A.* Rare males in parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Méhely // Vertebr. Hung. 1982. V. 21. P. 69–75.
- Dresser M., Moses M.* Synaptonemal complex karyotyping in spermatocytes of the Chinese hamster (*Cricetulus griseus*). IV. Light and electron microscopy of synapsis and nucleolar development by silver staining // Chromosoma. 1980. V. 76. P. 1–22.
- Girnyk A., Vergun A., Semyenova S.K., Guliaev A., Arakelyan M., Danielyan F., Martirosyan I., Murphy R., Ryskov A.P.* Multiple interspecific hybridization and microsatellite mutations provide clonal diversity in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* // BMC Genomics. 2018. V. 19. № 979. DOI.org/10.1186/s12864-018-5359-5.
- Kupriyanova L.* Cytogenetic evidence on genome interaction in hybrid *Lacerta*. Evolution and ecology of unisexual vertebrates // Bull. New York State Museum. Albany. 1989. V. 466. P. 236–239.
- Kupriyanova L.* Diversity in parthenogenetic lacertid lizards: cytogenetic studies // Proc. 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Budapest: SHE, 1992. P. 273–279.
- Kupriyanova L.* Structure, localization and stability of chromosome in karyotype evolution in lizards of the Lacertidae family // Rus. J. Herpetol. 1994. V. 1. P. 1–12.
- Kupriyanova L.* Cytogenetic and genetic trends in the evolution of unisexual lizards // Cytogen. Gen. Res. 2010. V. 127. P. 273–279.
- Lisachov A.P., Galkina S.A., Saifitdinova A.F., Romanenko S.A., Andreyushkova D.A., Trifonov V.A., Borodin P.M.* Identification of sex chromosomes in *Eremias velox* (Lacertidae, Reptilia) using lampbrush chromosome analysis // Comp. Cytogen. 2019. V. 13. № 2. P. 121–132. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v13i2.34116>
- Lutes A.A., Neaves W.B., Baumann D.P., Wiegrabe W., Baumann P.* Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards // Nature. 2010. V. 11. № 464(7286). P. 283–286.
- MacCulloch R.D., Murphy R.W., Kupriyanova L.A., Darevsky I.S., Danielyan F.D.* Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca* // Genome. 1995. V. 38. P. 1057–1060.
- Moritz C., Wright J.W., Brown C.M.* Mitochondrial DNA analysis and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*: phylogenetic constraints on hybrid origins // Evolution. 1992a. V. 46. P. 184–192.
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hotz H., Darevsky I., Kupriyanova L., Danielyan F.* The material ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae) // Genetica. 1992b. V. 87. P. 53–62.
- Moritz C., Brown W.M., Densmore L.D., Wright J., Vyas D., Donnellan S., Adams M., Baverstock P.* Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia*, (Gekkonidae) // Bull. New York State Museum. Albany. 1989. V. 466. P. 87–112.
- Murphy R., Darevsky I., Kupriyanova L., MacCulloch R., Fu J.* A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards // Zool. J. Linn. Soc. 2000. V. 130. P. 527–549.
- Odierna G., Aprea G., Capriglione T.* Progressive differentiation of the W sex chromosome between oviparous and viviparous populations of *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae) // Ital. J. Zool. 1998. V. 65. P. 295–302.
- Olmo E., Odierna G., Cobror O.* C-band variability and phylogeny of Lacertidae // Genetica. 1986. V. 71. P. 63–74.
- Petrosyan V.G., Osipov F.A., Bobrov V.V., Dergunova N.N., Danielyan F.D., Arakelyan M.S.* New records of *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909) and *Darevskia valentini* (Boettger, 1892) (Squamata, Sauria, Lacertidae) from Armenia and updated geographic distribution maps // Check List. 2019a, V. 15. P. 21–31.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Kropachev I.I., Danielyan F., Arakelyan M.* New records and geographic distribution of the sympatric zones of unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia and adjacent territories // Biodiversity Data Journal,

2020. № 8. e56030.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e56030>.
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Nazarenko E., Omelchenko A., Danielyan F., Arakelyan M. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modeling // *Salamandra*, 2019b. V. 55. № 3. P. 173–190.
- Ryskov A.P. Genetically unstable microsatellite containing loci and genome diversity in clonally reproduced unisexual vertebrates / *International Review of Cell and Molecular Biology* / Ed. Jeon K.W. N.Y. Acad. Press, 2008. V. 270. P. 319–349.
- Skikulnath K., Matsubara K., Uno Y., Nishida C., Olsson M., Matsuda Y. Identification of the linkage group of the Z sex chromosomes of the sand lizard (*Lacerta agilis*, Lacertidae) and elucidation of karyotype evolution in lacertid lizards // *Chromosoma*. 2014. V. 123. P. 563–575.
- Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Pankin M., Petrosyan R., Stepanyan I., Grishaeva T., Danielyan F., Kolomiets O. Extraordinary centromeres: differences in the meiotic chromosomes of two rock lizards of species *Darevskia portschenskii* and *Darevskia raddei*. 2019. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.6360>
- Vergun A.A., Martirosyan I.A., Semyenova S.K., Omelchenko A.V., Petrosyan V.G., Lazebny O.E., Tokarskaya O.N., Korchagin V.I., Ryskov A.P. Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic caucasian rock lizard *Darevskia dahlia* // *PLoS One*. 2014. e91674. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091674>

Oogenesis (Prophase 1 of Meiosis) and Mitotic Chromosomes of Parthenogenetic Species *Darevskia armeniaca* (Family Lacertidae)

L. A. Kupriyanova¹, L. D. Safronova², V. B. Sicheva², F. D. Danielyan³, and V. G. Petrosyan^{2, #}

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, University embankment 1, St. Petersburg, 199034 Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskyi prosp. 33, Moscow, 119071 Russia

³Yerevan State University, 1 Alex Manoogian, Yerevan, 0025 Armenia

#e-mail: vgpetrosyan@gmail.com

In parthenogenetic hybrid *Darevskia armeniaca* species the way of early oogenesis and early meiosis were analyzed. It has for the first time been shown that the number of synaptonemal complexes (SCs) of bivalents during the stages of early pachytene–diplotene of the meiotic prophase 1 is constantly equal to haploid number, 19. The SC karyotype is presented. The results of comparative molecular-cytogenetic (C/CMA₃/DAPI) analysis of the mitotic chromosomes ($2n = 38: 34A + 2m + Zw$ -sex chromosomes) of parthenogenetic females and of the meiotic Zw -sex chromosomes ($n = 19$ bivalents) of male *D. armeniaca* specimen with an inverted have been presented. Finally the obtained results demonstrate a lacking of premeiotic endoreplication of chromosomes, standard early stages of meiosis and forming haploid number of SC-bivalents ($n = 19$) of homeological chromosomes in *D. armeniaca*.