

脊椎动物孤雌生殖杂交起源的研究进展

汪玉芹 李军 石琼 王梦 刘谏君 聂刘旺*

安徽师范大学生命科学学院 芜湖 241000

摘要: 脊椎动物行孤雌生殖的物种中, 绝大多数都是杂交起源的。本文从孤雌生殖物种的外部形态特点、同工酶分析、核酸分子标记、染色体涂染法等方面, 综述了脊椎动物中孤雌生殖杂交起源的研究进展, 分析了其核内有丝分裂模式的细胞学机制。

关键词: 脊椎动物; 孤雌生殖; 杂交起源; 细胞学机制

中图分类号: Q953 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2018) 01-143-08

Hybrid Origin of Parthenogenesis in Vertebrates

WANG Yu-Qin LI Jun SHI Qiong WANG Meng LIU Jian-Jun NIE Liu-Wang*

College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China

Abstract: Most parthenogenetic species of vertebrates are of hybrid origin. In this paper, we reviewed the progress of the hybrid origin of parthenogenesis in vertebrates from various aspects including morphological characteristics, isozyme analysis, nucleic acid molecular markers and chromosome painting. We also analyzed the cytological mechanism of endomitosis pattern of parthenogenetic hybrid origin.

Key words: Vertebrate; Parthenogenesis; Hybrid origin; Cytological mechanism

在没有雄性遗传贡献, 或者不经过两性细胞融合的情形下由雌性独立产生完整子代的生殖方式称为孤雌生殖 (parthenogenesis), 也称单性生殖 (asexual reproduction)。这种生殖方式常见于一些植物 (Bierzychudek 1985) 及部分无脊椎动物 (Lorenzocarballe et al. 2009), 例如线虫、蜜蜂和水蚤等。然而, 在过去几十年中, 在脊椎动物的野外观察及生殖方式研究中也发现了孤雌生殖现象。据统计, 迄今已在鱼类 (Straube et al. 2016)、两栖类、爬行类和鸟类等超过 100 多种的脊椎动物中发现存在孤雌生殖或它的变异型 (Avisé 2015)。

尽管孤雌生殖一直被认为是进化的末端, 但自然界中行孤雌生殖的物种却不断被发现, 目前已知有以下几种产生方式: (1) 自发起源, 其是指通过基因突变导致自然的性丢失, 如蚜虫和竹节虫 (Schwander et al. 2009) 等。(2) 感染起源, 其是指一些特殊的共生微生物对宿主进行某些寄生操作后引起的孤雌生殖, 如沃尔巴氏菌 (*Wolbachia*) 感染寄主后就可使寄主从两性生殖变为孤雌生殖, 但利用抗生素处理后就能使寄主恢复到原来的两性生殖方式 (Stouthamer et al. 1990)。(3) 杂交起源, 其是指通过有性物种间杂交形成孤雌生殖谱系, 但

* 通讯作者, E-mail: lwnic@mail.ahnu.edu.cn;

第一作者介绍 汪玉芹, 女, 硕士研究生; 研究方向: 生物化学与分子生物学; E-mail: 1535080993@qq.com。

收稿日期: 2017-02-20, 修回日期: 2017-05-04 DOI: 10.13859/j.cjz.201801019

杂交子代不能进行正常的减数分裂，只能通过孤雌生殖的方式来繁衍 (Delmotte et al. 2003)。这种杂交起源的孤雌生殖常导致多倍体现象，例如孤雌生殖的多倍体异虎 (*Heteronotia binoei*) 等 (Roberts et al. 2012)。(4) 传播起源，其是指一些自发起源的孤雌生殖昆虫具有产生雄性后代的能力，由此产生的雄性个体与两性生殖的雌性交配后，可以产生两性生殖谱系和孤雌生殖谱系 (Simon et al. 2003)，如黄蜂和蚜虫。

近年来，越来越多的研究发现，在行孤雌生殖的物种中，绝大多数都是由两个不同有性生殖物种杂交产生的 (Avisé 1992)。前人研究显示，杂交在行孤雌生殖脊椎动物的物种起源中有着主导作用 (Neaves et al. 2011)。本文就近年来脊椎动物中孤雌生殖杂交起源的研究进展做一综述。

1 脊椎动物中的孤雌生殖现象

在脊椎动物中，除哺乳动物外均有自然发生的孤雌生殖现象，但在哺乳动物中，也已经实现了人工孤雌生殖。

20 世纪 30 年代，Hubbs 等首次发现花鳍科 (Poeciliidae) 的秀美花鳍 (*Poecilia formosa*) 是孤雌生殖的物种。此后，在鱼类的很多物种中都陆续发现存在孤雌生殖现象，如若花鳍属 (*Poeciliopsis*) 的一些种类，如 *P. monacha-lucida* (Quattro et al. 1991) 等；鲤齿鳍科 (Cyprinodontidae) 底鳍属 (*Fundulus*) 的一些种类，如 *F. diaphanus-heteroclitus* 等 (Dawley 1992)；银汉鱼科 (Atherinidae) 的克氏美洲原银汉鱼 (*Menidae clarkhubbsi*) (Echelle et al. 1982)；鲤科 (Cyprinidae) 鲫属 (*Carassius*) 的多个三倍体银鲫 (*C. gibelio*) (Wei et al. 2003) 品种，包括黑龙江方正银鲫、河南淇河鲫、江西彭泽鲫等；拟白鱼属 (*Alburnoides*) 中的一些群体 (Alves et al. 2001)；鳅科 (Cobitidae) 的泥鳅 (*Misgurnus anguillicaudatus*) (Morishima et al. 2008)；花鳅

(*Cobitis taenia*) 中的一些群体 (Janko et al. 2007) 等。近年来，在软骨鱼纲真鲨目中的黑鳍鲨 (*Carcharhinus melanopterus*)、窄头双髻鲨 (*Sphyrna tiburo*) (Chapman et al. 2007) 以及锯鳐科 (Pristidae) 的栉齿锯鳐 (*Pristis pectinata*) (Fields et al. 2015) 中也发现了孤雌生殖现象。

两栖动物中的孤雌生殖现象主要集中在钝口螈属 (*Ambystoma*) 和蛙属 (*Rana*) 中。前人研究发现，钝口螈属中的各种孤雌群体具有孤雌生殖、雌核发育等不同的繁殖模式，二倍体和多倍体孤雌生殖钝口螈属的核基因组是组合了 2 至 4 种不同有性钝口螈属物种单倍体基因组而形成的 (Bogart et al. 2007)。两栖类蛙属中的欧洲食用蛙 (*R. esculenta*) 也可以行孤雌生殖 (Marracci et al. 2008)。

前苏联学者 Darevsky (1966) 发现生活在亚美尼亚地区的一种蜥蜴 (*Lacerta*) 全是雌性，据此提出可能是孤雌生殖的结果，这是首次在爬行动物中发现孤雌生殖现象。随后，在美国西南部和墨西哥北部也陆续发现了鞭尾蜥科 (Teiidae) 的十几种孤雌生殖群体 (Lowe et al. 1966)。近年来，又相继在蜡皮蜥 (*Leiolepis ngovantrii* sp. nov) (Grismer et al. 2010) 和平咽蜥科 (Liolaemidae) 物种 (Abdala et al. 2016) 中发现孤雌生殖现象。爬行动物中不仅存在自然条件下的孤雌生殖现象，在人工养殖的群体中也逐渐发现了孤雌生殖现象，主要集中在有鳞目的蛇亚目 (Booth et al. 2015)，包括阿拉佛拉瘰鳞蛇 (*Acrochordus arafurae*) (Dubach et al. 1997)、铜头蝮 (*Agkistrodon contortrix*) (Jordan et al. 2015)、红尾蚺 (*Boa constrictor*) (Booth et al. 2011a)、格子束带蛇 (*Thamnophis marcianus*)、彩虹蟒蛇 (*Epicrates maurus*) (Booth et al. 2011b)、缅甸蟒蛇 (*Python bivittatus*) (Groot et al. 2003) 等；以及人工养殖的蜥蜴，如科莫多巨蜥 (*Varanus komodoensis*) (Watts et al. 2006)、华丽巨蜥 (*V. ornatus*) (Hennessy 2010)、红树巨蜥 (*V. indicus*) (Grabbe et al.

2014)、百眼蜥蜴 (*V. panoptes*) (Lenk et al. 2005)。据初步统计, 截至 2016 年底, 世界各地已报道的行孤雌生殖的爬行动物物种有 55 个, 包括蜥蜴亚目 9 个科 44 种, 蛇亚目 4 个科 11 种 (表 1)。

鸟类中的孤雌生殖首先于 1872 年在原鸡属的家鸡 (*Gallus domesticus*) 中报道 (Oellacher 1872), 随后在鸽属中的家鸽 (*Columba livia*) (Bartelmez et al. 1924)、火鸡属的家养火鸡 (*Meleagris gallopavo*) 中也发现这一现象 (Olsen et al. 1954)。2007 年, 在斑胸草雀 (*Taeniopygia guttata*) 中发现孤雌生殖现象, 这是雀形目中首次发现孤雌生殖现象 (Schut et al. 2008)。

一直以来, 由于基因印记的存在, 哺乳动物被认为不能进行孤雌生殖。迄今在哺乳动物中尚未发现自然环境下的孤雌生殖现象, 但已经实现了人工孤雌生殖, 例如孤雌生殖小鼠 (*Mus musculus*) 的形成。哺乳动物卵母细胞发育至第二次减数分裂中期 (MII) 后进入休止状态, 通过物理、化学等方法人工激活 MII 期

卵母细胞后, 卵母细胞可继续进行减数分裂, 形成多种核型的小鼠卵细胞。将孤雌激活具有 2 个原核 (第二极体未排出形成 1 个原核或雌原核加倍形成 2 个原核) 的小鼠卵体外培养 90 h 后, 可发育至扩张囊胚阶段, 然后将这个二倍体孤雌胚移植至假孕 3 d 的受体雌鼠, 并切除受体雌鼠的卵巢, 以外源激素维持其妊娠。结果 35% 胚胎着床发育至圆筒期, 25% 为体节期。妊娠 11 天时从子宫分离出 2 个胎儿为肢芽期, 有 25 个体节, 可见心跳和卵黄囊循环 (Kaufman et al. 1977)。

2 孤雌生殖杂交起源的研究方法

鉴定孤雌生殖物种的杂交起源, 最初仅局限于观察群体的外部形态特征来推测杂交事件。然而, 这些方法在鉴定多数杂交种的时候并不可靠, 因为亲缘关系很近的物种并无明显的外部形态差异, 而且外部形态常常还受到环境因素的影响。所以, 需要再利用一系列的生物化学方法来对目标物种及其可能的亲本进行研究, 以确定其杂交起源。随着分子技术的发展, 如同工酶分析、核酸分子标记、DNA 测序等技术的发展, 孤雌生殖杂交起源的鉴定变得越来越可行, 人们对于杂交的认识也日趋增多。

2.1 通过子代的外部形态特征推测杂交事件

杂交起源的孤雌生殖物种常常在形态上表现出介于双亲的中间态, 一个典型的例子就是新墨西哥长尾蜥蜴 (*Aspidoscelis neomexicana*) (Neaves et al. 2011), 它是由雄性 *A. inornata* 和雌性 *A. tigris* 杂交产生的 (图 1)。

2.2 同工酶方法推测杂交事件

等位酶是一种特殊形式的同工酶, 它由一个基因位点上的不同等位基因编码, 从分子水平上反映了等位基因的相对差异, 因此, 等位酶可作为一种可靠的遗传标记。

Neaves 等 (1968) 通过研究 2 种二倍体孤雌生殖鞭尾蜥属 (*Cnemidophours*) 物种的等位酶信息, 发现孤雌生殖物种拥有高度的杂合性, 强烈支持其起源于有性繁植物种的杂交。

表 1 爬行动物中孤雌生殖物种的分布

Table 1 Distribution of Parthenogenetic Species in Reptiles

亚目 Suborder	科 Family	种数 Number
蜥蜴亚目 Sauria	壁虎科 Gekkonida	7
	鬣蜥科 Agamidae	3
	夜蜥科 Xantusiidae	2
	草蜥科 Lacertidae	7
	鞭尾蜥科 Teiidae	18
	蚓蜥科 Gymnophthalmidae	2
	石龙子科 Scincidae	1
	巨蜥科 Varanidae	3
	平咽蜥科 Liolaemidae	1
盲蛇科 Typhlopidae	1	
蛇亚目 Serpentes	蟒蛇科 Boidae	3
	游蛇科 Colubridae	3
	蝰蛇科 Viperidae	4
总计 Total	13	55

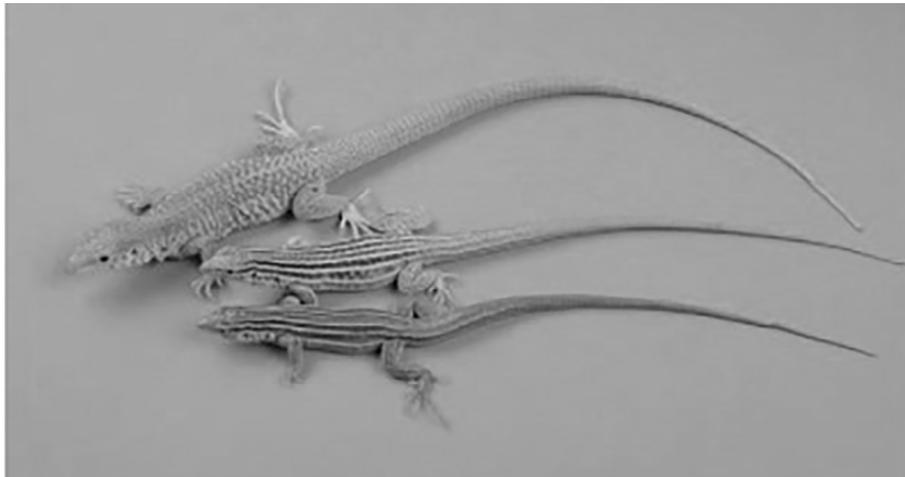


图1 雄性 *Aspidoscelis inornata* (底部)、孤雌生殖新墨西哥长尾蜥 (中间)、雌性 *A. tigris* (顶部)

(引自 Neaves et al. 2011)

Fig. 1 *A. inornata* male (bottom), parthenogenesis *A. neomexicana* (middle), *A. tigris* female (top)

(from Neaves et al. 2011)

Johnson 等 (1999) 通过线粒体序列和 6 个等位酶位点的分析, 揭示出美国东南部的淡水蜗牛肩螺属 (*Campeloma*) 群体中的三倍体孤雌生殖谱系 *C. parthenum* 是 *C. limum* 或 *C. floridense* 作为母本, *C. geniculum* 作为父本杂交形成的产物。

2.3 核酸分子标记方法推测杂交事件

杂交起源的孤雌生殖谱系混合了来自有性亲本的等位基因, 基因组具有高杂合性。大多数孤雌生殖脊椎动物的高水平杂合性被视为它们能在自然界中存在千年的一个重要因素, 同时也可以作为鉴别孤雌生殖物种杂交起源的一个重要手段, 另外, 由于线粒体基因的母亲遗传性, 可以用于区分出孤雌生殖杂种的父、母本。因此, 通过对杂交个体与亲本种的核质基因组 DNA 组成、分化和基因树的分析, 就可以确定是否是杂交起源, 并且能鉴定出杂交个体的亲本、基因渐渗方向。核酸分子标记是目前验证杂交最常用的分析方法。

孤雌生殖鱼类 *Poeciliopsis monacha-lucida* 的线粒体 DNA 研究表明了 mtDNA 的高水平多样性, 提供了它是来自孤若花鱗 (*P. monacha*) 和光若花鱗 (*P. lucida*) 之间的多重杂交事件的

有力证据 (Quattro et al. 1991)。Kajtoch 等 (2009) 研究了 *Polydrusus inustus* 孤雌生殖群体的 ITS2 杂合性水平, 高频率 (87.0%) 的杂合性表明了该孤雌生殖群体是杂交起源的。

由于微卫星 DNA 具有高度多态性和遗传稳定性, 所以非常适合作为遗传学分子标记。Watts 等 (2006) 通过子代与母本 7 个微卫星位点的一致性确定了科莫多巨蜥的孤雌生殖。Xu 等 (2013) 基于微卫星位点的群体遗传分析, 表明专性孤雌生殖的蚤状蚤 (*Daphnia pulex*) 的杂交种源自周期性孤雌生殖雌性 F1 子代 (*D. pulex* × *D. pulicaria*) 和专性孤雌生殖谱系的 *D. pulex* 雄性的回交。

Moritz (1991) 通过限制酶酶切位点多态性分析揭示了异虎 (*Heteronotia binoei*) 孤雌生殖谱系中的两种基本 mtDNA 类型, 并说明了由两种有性物种互为父母本的杂交子代, 和任一亲本额外的回交产生的所有四种可能的三倍体孤雌生殖谱系。

现今, 诸如 RAPDs、AFLPs、ISSR 和芯片技术等高通量分析新技术也在快速发展, 这些技术可以产生高通量数据以构建高密度染色体图谱, 对研究杂交种中基因组重排等十分有用

(Powell et al. 1996)。目前在动物中 DNA 分子连锁图谱的应用远不如植物中广泛，主要是植物比动物更容易发生杂交，产生可育子代，而且植物个体比动物的繁殖周期短，更易建立稳定的纯系、维持较大的作图群体。

基于 DNA 杂交的基因芯片技术，特别是 cDNA 芯片法，不仅信息丰富，还可以快速方便地比较基因的转录和多态性情况。多数研究发现，杂交种没有必要大规模地测定基因组序列来比较和亲本种的相似性，“匿名”cDNA 芯片上的大多数克隆斑点都是未知序列，当这些基因表现出特殊的表达模式之后，再进行测序，这样可以避免大规模的测序。Hegarty 等 (2005) 利用该方法研究了同域成种的千里光属 (*Senecio*) 物种，发现在杂交种与其亲本种之间存在大量不同表达方式的克隆。芯片分析法是目前研究杂交物种起源及进化最为强大的工具。

2.4 细胞生物学方法推测杂交事件

孤雌生殖物种的杂交起源事件不仅包括两个有性亲本的单一杂交起源，更多情况下是涉及到多个有性物种在不同历史时期的复杂多重杂交事件。两性物种之间最初的杂交常常导致二倍体孤雌生殖谱系的产生，该二倍体孤雌生殖谱系可以通过额外的回交——结合多个有性繁殖物种的单倍体基因组，产生多倍体的个体和遗传多样性。有学者认为孤雌生殖三倍体最常见的形成途径是孤雌生殖产生的二倍体卵子通过两性祖先或者近缘物种的精子受精而形成 (Simon et al. 2003)。

染色体涂染法主要是利用荧光原位杂交 (fluorescence in situ hybridization, FISH) 的方法，用特异探针去杂交定位特定整条染色体或者染色体部分特定片段，使用染色体涂染法可以用于检测孤雌生殖群体可能经历过的遗传进化历程。Trifonov 等 (2015) 通过比较涂染法检测了三倍体孤雌生殖鳞趾虎 (*Lepidodactylus lugubris*) 和三种可能有性亲本，多疣壁虎 (*Gekko japonicus*)、地中海壁虎 (*Hemidactylus*

turcicus)、蝎虎 (*H. platyurus*) 的同源对称片段，重建了它们之间的染色体进化关系。并且，由于核仁组织区 (nucleolus organizer region, NOR) 可以作为一些物种起源的预测者，通过 NOR 银染实验研究了 NORs 的核型分布。研究结果表明，这三个不同的有性群体都对三倍体孤雌生殖鳞趾虎的起源做出了贡献，它从壁虎属和蝎虎属群体的共同祖先分歧以后，核型经历了染色体的裂变和融合，NORs 银染也证实了它的杂交起源。

Bi 等 (2006) 通过基因组原位杂交技术 (genomic in situ hybridization, GISH) 准确识别了钝口螈属 (*Ambystoma*) 蝾螈的三倍体孤雌生殖群体 LJJ 和 LLJ 中相应的杰斐逊钝口螈 (*A. jeffersonianum*) 和蓝点钝口螈 (*A. laterale*) 基因组组成。通过 GISH 技术，在荧光显微镜下每个三倍体孤雌生殖个体的染色体可以清楚地分成两组：在 LJJ 中，有 28 个显示为红色荧光的杰斐逊钝口螈染色体和 14 个显示为绿色荧光的蓝点钝口螈染色体；相反，LLJ 个体中具有 28 个显示绿色荧光的蓝点钝口螈染色体和 14 个显示红色荧光的杰斐逊钝口螈染色体。

3 孤雌生殖杂交起源的细胞学机制

为什么有性生殖物种的杂交事件导致了孤雌生殖物种的形成呢？前人研究认为，两个有性生殖物种杂交形成的子代由于杂交破坏了正常减数分裂的进程，减数分裂时同源染色体不能配对，导致卵母细胞必须避开或者改变减数分裂过程，才能产生可育的卵细胞 (Lutes et al. 2010)。杂交形成的子代在后来的进化过程中逐渐发展成为通过孤雌生殖的方式来繁衍。

包括壁虎科、鞭尾蜥科、草蜥科等在内的绝大部分持续孤雌生殖的脊椎动物都依赖于减数分裂前的染色体加倍 (核内有丝分裂模式) (Neaves et al. 2011)，即在减数分裂前，卵母细胞再进行一次基因组加倍，进而在经历完整的减数分裂过程后，产生一个二倍体的卵细胞。卵母细胞也可以通过两个卵原细胞融合的方式

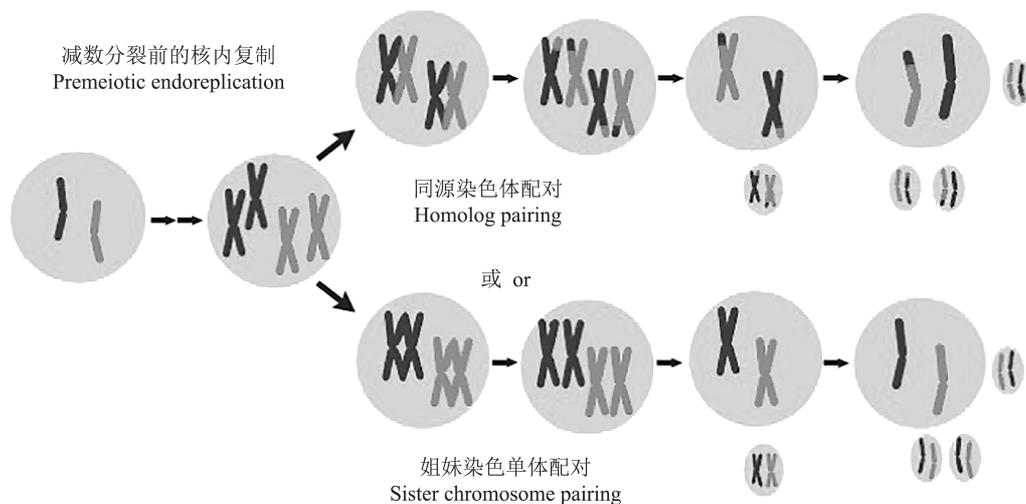


图2 孤雌生殖物种中的减数分裂 (引自 Lutes et al. 2010)

Fig. 2 Meiosis in parthenogenetic species (from Lutes et al. 2010)

得到基因组的再次加倍,这两种得到两倍于正常有性生殖卵细胞染色体含量的方法在植物和动物中都有很多先例,但是调节机制还不太清楚。2010年,Lutes等(2010)深入研究了杂交起源的孤雌生殖鞭尾蜥属物种卵母细胞形成配子的机制,通过分离胚泡、量化DNA含量及用特定探针进行原位杂交等相关实验,表明在卵母细胞进行分裂前DNA复制了两次,并且在减数第一次分裂前期,姐妹染色单体代替同源染色体进行了配对,最后形成的卵细胞中DNA含量是正常有性生殖配子的两倍。姐妹染色体在减数第一次分裂期间的配对,避免了在减数第一次分裂期间废弃的极体中丢失独特的等位基因,维持了孤雌生殖物种的高度杂合性(图2),从而使孤雌生殖物种能够在自然界中稳定存在。

4 小结与展望

在自然界中,绝大多数生物都采取两性生殖的方式,研究孤雌生殖的物种有助于探讨有性生殖与无性生殖的利弊关系。孤雌生殖及其杂交起源的研究也为我们进一步了解单性生殖在脊椎动物中的进化地位提供有价值的信息。并且,利用孤雌生殖杂交起源的遗传原理,可

以诱发已知遗传组合的两性动物产生无性克隆动物,以期增加其子代数,并增加物种多样性。同时,孤雌生殖杂交起源的研究对于进化生物学和保护生物学都具有重要意义,尤其是地理分布较近的近缘物种间杂交和基因渗透程度的研究,利于我们制定科学的物种保育策略。然而,由于杂交成种是一个动态的进化过程,对于杂交形成和进化的机制、功能及其生物学意义仍知之甚少,因此有必要从分子、细胞乃至种群水平对杂交形成和进化的过程进行更深入的研究。

参考文献

- Abdala C S, Baldo D, Juarez R A, et al. 2016. The first parthenogenetic Pleurodont Iguanian: A new all-female *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from Western Argentina. *Copeia*, 104(2): 487–497.
- Alves M J, Coelho M M, Collares-Pereira M J. 2001. Evolution in action through hybridisation and polyploidy in an Iberian freshwater fish: a genetic review. *Genetica*, 111(1/3): 375–385.
- Avise J C. 1992. Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. *Oikos*, 63(1): 62–76.
- Avise J C. 2015. Evolutionary perspectives on clonal reproduction in

- vertebrate animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(29): 8867–8873.
- Bartelmez G W, Riddle O. 1924. On parthenogenetic cleavage and on the role of water absorption by the ovum in the formation of the subgerminal cavity in the pigeon's egg. *Developmental Dynamics*, 33(1): 57–66.
- Bi K, Bogart J P. 2006. Identification of intergenomic recombinations in unisexual salamanders of the genus *Ambystoma* by genomic in situ hybridization (GISH). *Cytogenetic and Genome Research*, 112(3/4): 307–312.
- Bierzuchudek P. 1985. Patterns in plant parthenogenesis. *Experientia*, 41(10): 1255–1264.
- Bogart J P, Bi K, Noble D W, et al. 2007. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes. *Genome*, 50(2): 119–136.
- Booth W, Johnson D H, Moore S, et al. 2011a. Evidence for viable, non-clonal but fatherless *Boa constrictors*. *Biology Letters*, 7(2): 253–256.
- Booth W, Million L, Reynolds R G, et al. 2011b. Consecutive virgin births in the New World boid snake, the Colombian rainbow boa, *Epicrates maurus*. *Journal of Heredity*, 102(6): 759–763.
- Booth W, Schuett G W. 2015. The emerging phylogenetic pattern of parthenogenesis in snakes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 55(2): 280–282.
- Chapman D D, Shivji M S, Louis E, et al. 2007. Virgin birth in a hammerhead shark. *Biology Letters*, 3(4): 425–427.
- Darevsky I S. 1966. Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola Eversmann*. *Journal of the Ohio Herpetological Society*, 5(4): 115–152.
- Dawley R M. 1992. Clonal hybrids of the common laboratory fish *Fundulus heteroclitus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(6): 2485–2488.
- Delmotte F, Latorre A, Sunnucks P, et al. 2003. Phylogenetic evidence for hybrid origins of asexual lineages in an aphid species. *Evolution*, 57(6): 1291–1303.
- Dubach J, Sajewicz A, Pawley R. 1997. Parthenogenesis in the Arafuran file snake (*Acrochordus arafurae*). *Herpetological Natural History*, 5(1): 11.
- Echelle A A, Mosier D T. 1982. *Menidia clarkhubbsi*, n. sp. (Pisces: Atherinidae), an all-female species. *Copeia*, 1982(3): 533–540.
- Fields A T, Feldheim K A, Poulakis G R, et al. 2015. Facultative parthenogenesis in a critically endangered wild vertebrate. *Current Biology*, 25(11): R446–R447.
- Grabbe J, Koch A. 2014. First and repeated cases of parthenogenesis in the varanid subgenus *Euprepisaurus* (*Varanus indicus* species group) and the first successful breeding of *V. rainuerguentheri* in captivity. *Biawak*, 8(2): 79–87.
- Grismer J L, Grismer L L. 2010. Who's your mommy? Identifying maternal ancestors of asexual species of *Leiolepis* Cuvier, 1829 and the description of a new endemic species of asexual *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Southern Vietnam. *Zootaxa*, 2433(1): 47–61.
- Groot T V, Bruins E B, Breeuwer J A, et al. 2003. Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*. *Heredity*, 90(2): 130–135.
- Hegarty M J, Jones J M, Wilson I D, et al. 2005. Development of anonymous cDNA microarrays to study changes to the *Senecio* floral transcriptome during hybrid speciation. *Molecular Ecology*, 14(8): 2493–2510.
- Hennessy J. 2010. Parthenogenesis in an ornate Nile monitor, *Varanus ornatus*. *Biawak*, 4(1): 26–30.
- Janko K, Flajšhans M, Choleva L, et al. 2007. Diversity of European spined loaches (genus *Cobitis* L.): an update of the geographic distribution of the *Cobitis taenia* hybrid complex with a description of new molecular tools for species and hybrid determination. *Journal of Fish Biology*, 71(s): 387–408.
- Johnson S G, Leefe W R. 1999. Clonal diversity and polyphyletic origins of hybrid and spontaneous parthenogenetic *Campeloma* (Gastropoda: Viviparidae) from the south - eastern United States. *Journal of Evolutionary Biology*, 12(6): 1056–1068.
- Jordan M A, Perrineriplinger N, Carter E T. 2015. An independent observation of facultative parthenogenesis in the copperhead (*Agkistrodon contortrix*). *Journal of Herpetology*, 49(1): 118–121.
- Kajtoch Ł, Lachowska-Cierlik D. 2009. Genetic constitution of parthenogenetic form of *Polydrusus inustus* (Coleoptera: Curculionidae)—hints of hybrid origin and recombinations. *Folia Biologica*, 57(3): 149–156.

- Kaufman M H, Barton S C, Surani M A H. 1977. Normal postimplantation development of mouse parthenogenetic embryos to the forelimb bud stage. *Nature*, 265(5589): 53–55.
- Lenk P, Eidenmueller B, Staudter H, et al. 2005. A parthenogenetic *Varanus*. *Amphibia-Reptilia*, 26(4): 507–514.
- Lorenzocarballa M O, Corderorivera A. 2009. Thelytokous parthenogenesis in the damselfly *Ischnura hastata* (Odonata, Coenagrionidae): genetic mechanisms and lack of bacterial infection. *Heredity*, 103(5): 377–384.
- Lowe C H, Wright J W. 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus* (whiptail lizards) in Western North America. *Journal of the Arizona Academy of Science*, 4(2): 81–87.
- Lutes A A, Neaves W B, Baumann D P, et al. 2010. Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards. *Nature*, 464(7286): 283–286.
- Marracci S, Raghianti M. 2008. The hybridogenetic *Rana (Pelophylax) esculenta* complex studied in a molecular context. *Italian Journal of Zoology*, 75(2): 109–112.
- Morishima K, Nakamura-Shiokawa Y, Bando E, et al. 2008. Cryptic clonal lineages and genetic diversity in the loach *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) inferred from nuclear and mitochondrial DNA analyses. *Genetica*, 132(2): 159–171.
- Moritz C. 1991. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): evidence for recent and localized origins of widespread clones. *Genetics*, 129(1): 211–219.
- Neaves W B, Baumann P. 2011. Unisexual reproduction among vertebrates. *Trends in Genetics*, 27(3): 81–88.
- Neaves W B, Gerald P S. 1968. Lactate dehydrogenase isozymes in parthenogenetic teiid lizards (*Cnemidophorus*). *Science*, 160(3831): 1004–1005.
- Oellacher J. 1872. Die veränderungen des unbefruchteten Keimes des Hühneries in Eileiter und bei Bebrütungsversuchen. *W. Engelmann*, 22: 181–234.
- Olsen W W, Marsden S J. 1954. Natural parthenogenesis in turkey eggs. *Science*, 120(3118): 545–546.
- Powell W, Morgante M, Andre C, et al. 1996. The comparison of RFLP, RAPD, AFLP and SSR (microsatellite) markers for germplasm analysis. *Molecular Breeding*, 2(3): 225–238.
- Quattro J M, Avise J C, Vrijenhoek R C. 1991. Molecular evidence for multiple origins of hybridogenetic fish clones (*Poeciliopsis*). *Genetics*, 127(2): 391–398.
- Roberts J A, Vo H D, Fujita M K, et al. 2012. Physiological implications of genomic state in parthenogenetic lizards of reciprocal hybrid origin. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(2): 252–263.
- Schut E, Hemmings N, Birkhead T R. 2008. Parthenogenesis in a passerine bird, the Zebra Finch *Taeniopygia guttata*. *Ibis*, 150(1): 197–199.
- Schwander T, Crespi B J. 2009. Multiple direct transitions from sexual reproduction to apomictic parthenogenesis in *Timema* stick insects. *Evolution*, 63(1): 84–103.
- Simon J C, Delmotte F, Risper C, et al. 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79(1): 151–163.
- Stouthamer R, Luck R F, Hamilton W D. 1990. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera/ Trichogrammatidae) to revert to sex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(7): 2424–2427.
- Straube N, Lampert K P, Geiger M F, et al. 2016. First record of second-generation facultative parthenogenesis in a vertebrate species, the whitespotted bambooshark *Chiloscyllium plagiosum*. *Journal of Fish Biology*, 88(2): 668–675.
- Trifonov V A, Paoletti A, Barucchi V C, et al. 2015. Comparative chromosome painting and NOR distribution suggest a complex hybrid origin of triploid *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae). *PLoS One*, 10(7): e0132380.
- Watts P C, Buley K R, Sanderson S, et al. 2006. Parthenogenesis in Komodo dragons. *Nature*, 444(7122): 1021–1022.
- Wei W H, Zhang J, Zhang Y B, et al. 2003. Genetic heterogeneity and ploidy level analysis among different gynogenetic clones of the polyploid gibel carp. *Cytometry Part A*, 56(1): 46–52.
- Xu S, Innes D J, Lynch M, et al. 2013. The role of hybridization in the origin and spread of asexuality in *Daphnia*. *Molecular Ecology*, 22(17): 4549–4561.