

УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Осипов Фёдор Алексеевич

**МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ
ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ *DAREVSKIA
ROSTOMBEKOWI* (DAREVSKY, 1957) НА КАВКАЗЕ: КЛОНАЛЬНОЕ
РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ**

Специальности

1.5.15 – экология

1.5.7 – генетика

Диссертация

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель –
доктор биологических наук

Петросян В.Г.

Москва – 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	11
1.1 Однополые виды позвоночных	11
1.1.1 Характеристика однополых позвоночных	11
1.1.2 Сравнительный анализ различных систем однополого размножения	12
1.1.3 Сравнительный анализ двуполого и однополого типов размножения.....	18
1.1.4 Геномные и цитогенетические механизмы однополого размножения	21
1.1.5 Особенности клонального размножения с позиции эволюционной генетики	26
1.1.6 Концепция географического партеногенеза	35
1.2 Партеногенез у рептилий.....	38
1.2.1 Происхождение и эволюция партеногенеза у рептилий.....	38
1.2.2 Сетчатое видообразование у кавказских скальных ящериц рода <i>Darevskia</i>	40
1.2.3 Изучение изменчивости и клонального разнообразия однополых видов рода <i>Darevskia</i>	41
1.3 Современные методы моделирования пространственного распространения и экологических ниш видов.....	43
1.3.1 Моделирование распространения и экологических ниш видов: правильное понимание концепций	44
1.3.2 Обобщенные регрессионные модели.....	45
1.3.3 Максимальная энтропия	47
1.3.4 Методы ординации	49
1.3.5 Использование методов моделирования для анализа потенциального распространения рептилий	50
1.4 Характеристика партеногенетического вида <i>Darevskia rostombekowi</i>	52
1.4.1 Морфологические признаки	52
1.4.2 Цитогенетическая и молекулярно-генетическая характеристика.....	52
1.4.3 Географическое распространение и характерные местообитания	53
1.4.4 Предположительный возраст образования популяций.....	55
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	56
2.1 Молекулярно-генетические методы	56
2.1.1 Биологический материал.....	56
2.1.2 Постановка локус-специфической полимеразной цепной реакции	58
2.1.3 Электрофоретическое фракционирование ПЦР-фрагментов ДНК в полиакриламидном геле (ПААГ).	59
2.1.4 Секвенирование ПЦР-продуктов	59
2.1.5 Генотипирование партеногенетического вида	60
2.1.6 Методы анализа нуклеотидных последовательностей	60

2.2. Методы построения моделей пространственного распространения (SDM) и экологических ниш (ENM)	61
2.2.1 Обобщенная схема построения моделей SDM и ENM	61
2.2.2 Подготовка векторных данных точек находок и растровых данных предикторных климатических, топографических и ландшафтных переменных .	62
2.2.3 Построение моделей SDM и ENM	66
2.2.4 Методы оценки ширины, сходства, перекрытия, сдвига экологических ниш и сравнительного анализа предпочитаемых биотопов	67
ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ.....	69
3.1 Структурная организация микросателлитсодержащих локусов изученных видов, генотипическое разнообразие и происхождение клональных линий <i>D. rostombekowi</i> ...	69
3.1.1 Анализ структурной организации микросателлитсодержащих локусов партеногенетического вида <i>D. rostombekowi</i> и наследование аллелей от диплоидных родительских видов <i>D. r. raddei</i> и <i>D. portschinskii</i>	69
3.1.2 Генотипическое разнообразие исследованных популяций <i>D. rostombekowi</i>	77
3.1.3 Происхождение клональных линий (генотипов) <i>D. rostombekowi</i>	79
3.2 Модели пространственного распространения партеногенетического вида <i>D. rostombekowi</i> и его диплоидных родительских видов	81
3.2.1 Оптимальные параметры моделей MaxEnt.....	82
3.2.2 Производительность моделей SDM <i>D. rostombekowi</i> , <i>D. r. raddei</i> , <i>D. portschinskii</i> и важнейшие предикторные переменные	84
3.2.3 Карты пригодных местообитаний партеногенетического <i>D. rostombekowi</i> и родительских диплоидных видов	89
3.3 Сравнительный анализ моделей экологических ниш (ENM) партеногенетического и родительских видов: ширина, сходство, перекрытие, сдвиг.....	91
3.3.1 Оценка ширины экологических ниш	91
3.3.2 Сходство и перекрытие экологических ниш.....	91
3.3.3 Сдвиг центроидов экологической ниши вдоль градиентов предикторных переменных	94
3.3.4 Оценка значимости сходства сдвига экологических ниш	98
3.3.5 Анализ сдвига центроидов ниш разных популяций.....	100
3.3.6 Оценка биотопической приуроченности и разнообразия использования биотопов	101
3.4. Проверка выполнения условий географического партеногенеза для клональных видов рода <i>Darevskia</i>	103
ГЛАВА 4 ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	106
4.1 Мультиклональная структура популяций партеногенетических видов <i>Darevskia</i> ..	106
4.2 Сценарии формирования клонов в популяциях партеногенетического вида <i>D. rostombekowi</i>	107
4.3 Важнейшие переменные, определяющие модели распространения партеногенетических и диплоидных родительских видов <i>Darevskia</i>	110

4.4 Потенциальный ареал партеногенетического вида <i>D. rostombekowi</i> и родительских двуполых видов с оптимальными параметрами SDM	112
4.5 Экологические ниши партеногенетического вида <i>D. rostombekowi</i> и родительских двуполых видов: ширина, перекрытие, сходства и сдвиги	115
4.6 Комплексное сравнение популяций партеногенетического вида <i>D. rostombekowi</i> по генетической структуре клонов, морфологическим признакам особей, термобиологии и ведущим абиотическим факторам среды	116
4.6.1 Анализ генетической структуры популяций и сходства клональных линий северных и южной популяций	117
4.6.2 Сравнительный анализ морфометрических признаков	118
4.6.3 Сравнительный анализ особенностей термобиологии особей в популяциях	119
4.6.4 Сравнительный анализ сдвига центроидов по ведущим абиотическим факторам среды	119
4.7 Механизмы сосуществования клональных и двуполых видов в рамках концепции географического партеногенеза	120
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	125
ВЫВОДЫ	126
ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ	127
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	128
БЛАГОДАРНОСТИ	161

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности. Возникновение и развитие партеногенетических видов позвоночных животных породило большое количество гипотез в рамках теории сетчатой эволюции однополого размножения (СЭОР) (Schön et al., 2009). Постоянно развивающиеся геномные технологии и экологические методы исследования позволяют понять сложные механизмы партеногенетического размножения позвоночных и оценить роли мутации, рекомбинации и конверсии генов в формировании геномов при отсутствии полового размножения. Важно отметить, что для развития теории СЭОР необходимо объединение результатов геномных, эпигенетических и экологических исследований, чтобы понять механизмы возникновения партеногенетических линий и длительного их существования с двуполыми видами. Полная картина однополого размножения, как нулевой модели, обеспечит основу для понимания роли пола в биологии и его эволюции в естественных популяциях. Актуальной проблемой эволюционной биологии является изучение видов, образованных не в результате дивергенции, а в результате конвергенции разных филогенетических линий при гибридизации между видами, что является основой концепции сетчатой (ретикулярной) эволюции, применимой к партеногенетическим комплексам. С момента первого открытия партеногенеза среди позвоночных животных И.С. Даревским (Даревский, 1958) у кавказских скальных ящериц, каждый год открываются все новые партеногенетические виды (Uetz et al., 2019). Имеется большое количество публикаций, рассматривающих различные аспекты гибридного происхождения партеногенетических видов, в частности методами изучения гистосовместимости (Коркия, 1980; Даниелян, 1987), по данным аллозимов (Moritz et al., 1992; MacCulloch et al., 1997; Grechko et al., 1997; Fu et al., 2000; Murphy et al., 2000), митохондриальной и ядерной ДНК (Tarkhnishvili et al., 2000, Мартиросян и др., 2002; Малышева и др., 2006; Корчагин и др., 2013, Осипов и др., 2016; Ryskov et al., 2017). Несмотря на это, причины появления партеногенетического репродуктивного режима в данной группе, а также механизмы поддержания долгосрочного выживания и конкурентоспособности клональных видов остаются неясными. На данный момент среди скальных ящериц рода *Darevskia* известно семь видов (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis*, *D. rostombekowi*, *D. uzzelli*, *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis*), размножающихся облигатным партеногенезом, который накладывает ограничения на фенотипическое разнообразие, распределение и адаптацию клонов к изменяющимся условиям окружающей среды (Даревский 1967; Uzzell, Darevsky, 1975; Schmidler et al., 1994). Одним из таких партеновидов является ящерица *Darevskia rostombekowi* (Darevsky, 1957), для которой в настоящее время не даны оценки клонального разнообразия и остаются неясными сценарии

его формирования в популяциях. Ранние исследования с использованием аллозимов, митохондриальной ДНК (Murphy et al., 1997), ДНК-фингерпринтинга и RAPD-PCR (Мартиросян и др., 2002; Малышева и др., 2006), хотя и выявили определенный уровень генетической изменчивости у данного вида, но не позволили установить природу и сценарии формирования полиморфизма в популяциях данного вида. Гибридный геном, полученный от родительских двуполых видов, в значительной мере определяет экологические предпочтения клональных форм, однако не выявлены ведущие экологические факторы, определяющие и разделяющие границы ареала однополого и его двуполых родительских видов. Ящерица *D. rostrombekowi* уникальна тем, что обитает симпатрически с каждым из родительских двуполых видов, однако механизмы их сосуществования и конкуренции слабо изучены. Также отсутствует информация о возможных новых зонах симпатрии, о сходстве, различии и сдвиге экологических ниш. Для решения этих вопросов требуется создание точных и актуальных карт распространения вида на Кавказе, а также разработка адекватных моделей экологических ниш. Объединение современных подходов, таких как молекулярная генетика и ГИС-моделирование, с традиционными экологическими исследованиями, позволяют глубже изучить проблему происхождения и эволюционной роли партеногенетических видов.

Цель и задачи исследования: Целью данного исследования является создание моделей экологических ниш для анализа влияния факторов окружающей среды на пространственную структуру популяций и клональное разнообразие партеногенетического вида *Darevskia rostrombekowi*. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценка клонального разнообразия исследованных особей партеновида *D. rostrombekowi*.
2. Выявление сценариев формирования клональных линий в популяциях *D. rostrombekowi*.
3. Выявление биоклиматических, топографических и ландшафтных переменных, определяющих пространственное распространение *D. rostrombekowi* на Кавказе.
4. Построение моделей потенциально пригодных местообитаний и реализованных ниш партеногенетического вида *D. rostrombekowi* и его двуполых родительских видов *D. r. raddei*, *D. portschinskii*.
5. Сравнительный анализ экологических ниш и выявление механизмов сосуществования партеногенетического вида *D. rostrombekowi* и его двуполых родительских видов.
6. Анализ экологических условий обитания северных (Гош, Папанино, Спитак) и южной (Цовак) популяций *D. rostrombekowi*.

Научная новизна. Установлена природа аллельного полиморфизма четырех микросателлитных локусов ядерного генома партеногенетического вида *D. rostrombekowi*, а

также его двуполых родительских видов *D. raddei raddei* и *D. portschinskii*. По данным микросателлитного генотипирования впервые получены оценки клонального разнообразия и сценариев его формирования у партеновида *D. rostombekowi*. Создана векторная база данных присутствия (точек находок) трех исследуемых видов на основе литературных, музейных, а также данных, полученных в ходе полевых работ. Впервые созданы растровые слои климатических (21), топографических (3) и ландшафтных переменных (7) охватывающие местообитания *D. rostombekowi* и родительских видов. Выявлены ведущие факторы, определяющие границы распространения этих видов, дана оценка биотопической приуроченности каждого вида и проведен анализ сходства, сдвига и перекрытия экологических ниш партеновида *D. rostombekowi* относительно его родительских видов. Созданные модели экологических ниш позволили не только оценить экологическую пластичность партеновида, но и проверить выполнение концепции географического партеногенеза, которая объясняет сосуществование партеновидов с их двуполыми родительскими видами.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные новые данные позволяют расширить научные представления об экологии и видообразовании партеногенетических скальных ящериц Кавказа. Фундаментальная значимость состоит в углублении понимания процессов сетчатой эволюции, формирования генетического и клонального разнообразия, а также роли влияния геномной нестабильности и экологических факторов на эволюцию партеногенетических форм и возможности их сосуществования с родительскими видами. Применение ГИС-технологий, моделирования пространственного распространения (SDM) и экологических ниш (ENM) позволяют на новом качественном уровне получить данные о географическом распространении видов, а также дают возможность прогнозирования динамики ареалов в будущем. Подходы, использованные в данной работе, позволяют провести комплексную оценку экологических ниш видов, выделить главные абиотические факторы, определяющие разделение ниш, что крайне важно для создания целостной системы знаний о биологии партеногенеза, позволяет правильно интерпретировать данные молекулярной генетики и цитогенетики. Результаты, полученные в ходе моделирования, ценны для содействия будущим исследованиям и могут использоваться для ориентации природоохранных организаций и лиц, принимающих решения, с целью сохранения наиболее важных местообитаний изучаемых видов.

Использованный в данной работе метод генотипирования и микросателлитные маркеры находят практическое применение в филогенетических исследованиях видов рода *Darevskia* и позволяют выявить сценарии возникновения клональных линий в популяциях.

Методы исследования. Для определения нуклеотидных последовательностей аллельных вариантов микросателлитных локусов ящериц рода *Darevskia* использованы современные методы молекулярно-генетического анализа: выделение ДНК, монолокусная ПЦР, электрофоретические методы, очистка амплификантов на колонках, молекулярное клонирование амплификантов, а также компьютерный анализ секвенированных последовательностей ДНК. Для определения происхождения клональных линий использован метод выявления аллель-специфических и генотип-специфических маркеров, наследуемых партеновидом от их двуполых родительских видов. Создание высокоточных моделей производилось с использованием векторных данных (точек находок), полученных нами в ходе полевых исследований, анализа литературных источников и музейных данных, а также растровых данных (предикторных климатических, топографических и ландшафтных переменных) в среде ARCGIS 10.6.1. Построение моделей распространения видов (SDM) проводилось с использованием метода максимальной энтропии (MaxEnt), а модели экологических ниш (ENM) получены на основе применения метода главных компонент (PCA).

Положения, выносимые на защиту:

1. Метод молекулярного генотипирования с использованием аллель-специфических маркеров позволяет провести оценку клонального разнообразия и сценариев формирования клонов в популяциях партеногенетических видов.

2. Распространение партеногенетического вида *D. rostombekowi* и двуполых родительских видов *D. portschinskii* и *D. r. raddei* в большей степени обусловлено влиянием таких абиотических факторов, как средняя температура в сухой четверти года, инсоляция, обеспечивающая прогревание грунта, и сумма осадков в тёплой четверти года.

3. Долговременное сохранение партеногенетического вида *D. rostombekowi* и его сосуществование с обоими родительскими видами определяется мультиклональностью, экологической пластичностью, наименьшей шириной и сдвигом центроидов экологических ниш относительно родительских двуполых видов и наибольшим индексом разнообразия биотопов, используемых партеновидом.

4. Для *D. rostombekowi* полностью выполняются основные условия концепции географического партеногенеза, что позволяет предположить более позднюю гибридизацию по сравнению с остальными партеновидами *Darevskia* для которых условия выполняются лишь частично.

Личный вклад соискателя. Представленная диссертационная работа является результатом восьмилетних научных исследований автора. Молекулярно-генетическое исследование было проведено в лаборатории Организации генома Института биологии гена РАН под руководством член-корр. РАН Рыскова А.П. и научного сотрудника к.б.н. Вергуна

А.А. Личный вклад соискателя состоял в планировании и проведении экспериментальной работы, а именно анализе микросателлитных локусов (Du215, Du281, Du323, Du47G) у партеногенетического вида *D. rostrombekowi* и его родительских видов *D. r. raddei* и *D. portschinskii*. Соискателем проведены работы по выявлению генотипов, составлена схема взаимоотношения генотипов в популяциях исследуемого партеновида. Результаты экологического моделирования получены под руководством д.б.н. Петросяна В.Г. на базе кабинета биоинформатики и моделирования биологических процессов ИПЭЭ РАН. Соискателем подготовлена база данных точек находок (локалитетов) исследованных видов, созданы SDM и ENM модели. Совместно с руководителем кабинета проведены полевые работы на территории Армении в 2018 и 2019 гг., и выполнены статистические расчеты для верификации полученных результатов. Суммарно личный вклад автора в подготовку диссертационной работы составляет более 80%.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов подтверждается соблюдением методик проведения исследования, в том числе протоколов молекулярно-генетических методов анализа, методов статистической и биоинформатической обработки информации. Полученные данные согласуются с отечественными и зарубежными литературными данными. Выводы, полученные в ходе работы, обоснованы, решают поставленные задачи и отражают полученные результаты.

Материалы диссертации представлены на девяти международных и всероссийских конференциях: 1. XXVI Зимняя молодёжная научная школа «Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии». (10–14 февраля 2014 г., Москва, Россия); 2. IX Московская научно-практическая конференция «Студенческая наука». (27–28 октября 2014 г., Москва, Россия); 3. XXVII Зимняя молодежная научная школа «Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии (9–12 февраля 2015 г., Москва, Россия); 4. The 9th Symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin & 1st Symposium on Mediterranean Lizards (20–23 июня 2016 г., Лимасол, Кипр); 5. III Международная конференция, к 130-летию со дня рождения Н. И. Вавилова и 110-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея. (16–20 октября 2017 г., Москва, Россия) 6. XXXI зимняя молодёжная научная школа «Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии» (11–14 февраля 2019 г., Москва, Россия); 7. The 10th Symposium on the lacertid lizards of the Mediterranean Basin & 2nd Symposium on the lizards of the Mediterranean Basin (18–22 июня 2018 г., Тель-Авив, Израиль); 8. Вторая международная молодежная конференция герпетологов России и сопредельных стран, Современная герпетология: проблемы и пути их решения (25–28 ноября 2019 г., Санкт-Петербург, Россия); 9. VIII съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН «Современные

герпетологические исследования Евразии» (3–9 октября 2021 г., Звенигородская биологическая станция МГУ М.В. Ломоносова, Россия).

Публикации. По теме диссертации опубликована 31 печатная работа, в том числе 10 статей в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Однополые виды позвоночных

1.1.1 Характеристика однополых позвоночных

Начало исследованию однополых позвоночных было положено зарубежными учёными в 1860 году. Например, живородящая рыба *Poecilia formosa* (Girard, 1859), являлась первым научно описанным однополым позвоночным животным. Эта рыба, впоследствии названная «Амазонская Моллинезия», обитает в северной части Мехико и в южной части штата Техас (Hubbs, 1955; Scharfl, 1991). Из последних литературных данных известно, что доля однополых видов не превышает 0.4% видов (около 100 из более чем 8500 известных видов в 8 из 69 семейств) (Fujita, Moritz, 2009; Kearney et al., 2009; Laskowski et al., 2019). Эти виды обнаружены среди рыб, амфибий и рептилий (Avisé, 2008; Neaves, Baumann, 2011). При этом в современной научной литературе всё чаще упоминается о том, что среди позвоночных регулярно описываются и изучаются новые однополые виды. Так, например, за последнее время (2010-2016 гг.) были описаны два новых вида: игуан триплоидный - *Liolaemus parthenos* (Abdala et al., 2016) и партеногенетическая ящерица - *Leiolepis ngovantrii* (Grismer, 2010). По меньшей мере, 23 семейства позвоночных животных, обитающих на всех континентах, имеют однополые линии, которые представляют различные таксономические группы рыб, амфибий и рептилий (Avisé, 2008; Neaves, Baumann, 2011). Эти животные используют различные модели размножения: гиногенез, гибридогенез, клептогенез, гермафродитизм и партеногенез (Dawley, 1989). Гиногенез и гибридогенез отмечен у некоторых видов рыб и амфибий (лягушек, саламандр) (Macgregor et al., 1964, Schultz, 1969; Townsend et al., 1981). Клептогенез был обнаружен относительно недавно у самадр рода *Ambystoma* (Bogart et al., 2007). Гермафродитизм использует *Rivulus marmoratus* - единственный вид рыб из позвоночных (Harrington, 1961). Размножение при полном отсутствии самцов, представлено истинным партеногенезом, среди позвоночных его используют только некоторые виды рептилий. В целом случаи естественного гибридогенеза, партеногенеза и гиногенеза у рыб, амфибий и рептилий хорошо изучены и детально описаны в литературе (Uzzell, Darevsky, 1975; Melody, 1985; Vrijenhoek et al., 1989; Cole, Townsend, 1990; Groot et al., 2003; Watts et al., 2006; Chapman et al., 2007).

Популяции однополых видов позвоночных характеризуются рядом отличительных признаков: гибридным происхождением, генетической идентичностью, полиплоидностью (Боркин, Даревский, 1980; Cole, Townsend, 1990; Куприянова, 1999; Lutes et al., 2010).

1. По половому признаку однополые популяции (за редким исключением) состоят из самок. Главной причиной этому служит изменение самого процесса гаметогенеза (до или во время мейоза) в результате, которого яйцеклетки формируются без рекомбинации и в большинстве случаев без снижения ploidy. Таким образом, при слиянии двух разных геномов от определённых пар бисексуальных родительских видов на свет появляются только самки (Uzzell, Darevsky, 1975; Lutes et al., 2010).

2. Гибридное происхождение имеют подавляющее большинство однополых видов. Как правило, однополые виды образуются в тех местах, где перекрываются ареалы близкородственных двуполых видов и в контакт входят самки одного вида и самцы другого. Так, например *Poecilia formosa* является межвидовым гибридом *Poecilia latipinna* и *Poecilia mexicana* (Schartl, 1991). В результате особенностей мейоза при таком способе размножения у партеновидов наблюдается высокий уровень фиксированной гетерозиготности и низкий уровень геномной вариабельности (Murphy et al., 1997).

3. Генетически идентичное потомство образуется в результате того, что в процессе формирования половых клеток премейотические и/или мейотические механизмы нарушаются, предотвращая тем самым генетическую рекомбинацию. Иными словами, популяции партеногенетических видов развиваются от одного предка и являются группой генетически идентичных особей. Если в геноме партеногенетических особей происходят какие-либо изменения, то они случайны и, как предполагается, отражают процессы мутации или рекомбинации генов (Cole et al., 1988; Куприянова, 1997, 2014)

4. В однополых популяциях встречаются, главным образом, диплоидные потомки. Триплоидные и тетраплоидные особи встречаются в зонах симпатрии, где ареалы однополых видов пересекаются с ареалами родственных им двуполых. Так, например, хорошо известны случаи появления в зонах симпатрии с близкородственными двуполыми видами полиплоидных (триплоидные и тетраплоидные) особей однополых форм скальных ящериц рода *Darevskia* (Даниелян 1987; Dawley, 1989; Даревский, 1993; Куприянова, 2014; Petrosyan et al., 2020a).

1.1.2 Сравнительный анализ различных систем однополого размножения

Как известно, в природе встречается два типа полового размножения – двуполой и однополый. Если первый, который считается традиционным для животного мира и большинства многоклеточных организмов, предполагает обязательное участие особей двух разных полов и объединение их генетического материала, то для реализации второго требуется лишь особь одного пола, как правило, женского (пол потомства также обычно женский). При этом стоит отметить высокую идентичность потомства и предковой особи, так

как наследуется полный набор генов, в связи название этого вида размножения – клональное (Вергун и др., 2016). На рисунке 1 ниже представлена общая схема типов клонального размножения.

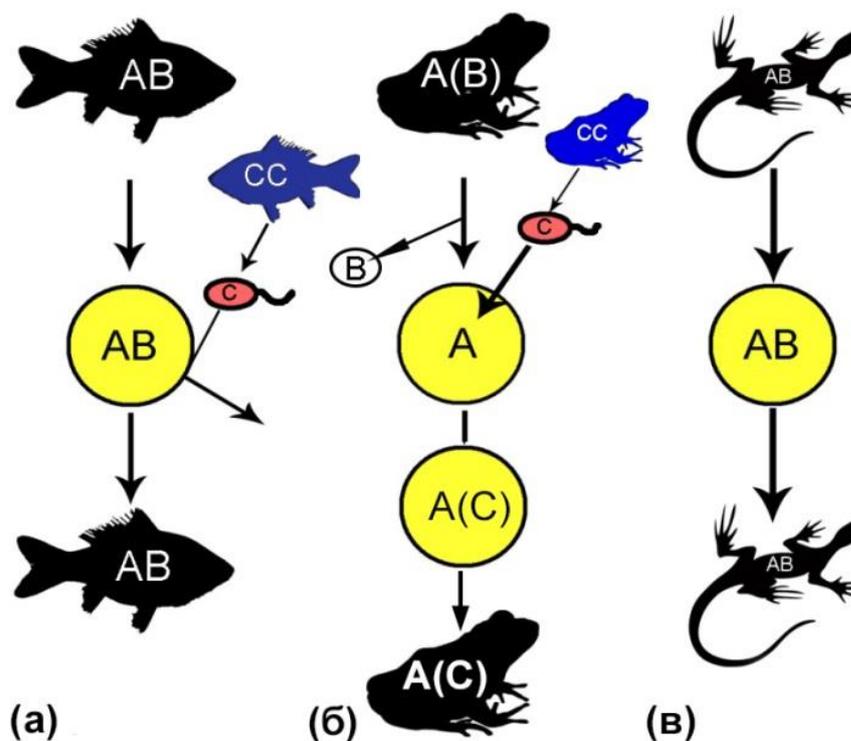


Рисунок 1 – Различные системы нерегулярных типов однополового размножения: а - гиногенез; б- гибридогенез; в – партеногенез (Laskowski et al., 2019).

Такой вид клонального размножения как гиногенез (Рис. 1 а), не предполагает слияние ядер яйцеклетки и сперматозоида, объединения генетического материала – имеет место лишь активация яйцеклетки, стимуляция ее деления сперматозоидом самца другого близкородственного вида. ДНК «отцовской» особи разрушается до возможности слияния с яйцеклеткой – как следствие, потомство использует лишь материнский генетический материал и, по сути, представляет копию предковой особи. Пример такого типа размножения можно наблюдать в случае диплоидной амазонской моллинезии *Poecilia formosa* ($2n = 46$), в популяции которой мужские особи отсутствуют в принципе (Rasch et al., 1982). У данного вида не происходит слияния ядер сперматозоида и яйцеклетки, как и не происходит деления ядра клетки, предполагающего уменьшение числа хромосом, как следствие - всё потомство состоит из клонированных копий материнской особи. Также известна группа из четырех видов семейства Ambystomatidae (саламандры), два из которых (*A. jeffersonianum* и *A. laterale*) диплоидны и бисексуальны, в случае же других двух (*A. platineum* и *A. tremblayi*) имеет место триплоидия, а в популяции есть только женские особи (Uzzell, 1964). Научные исследования

хромосомных наборов триплоидных особей доказывают, что последние обычно используют гиногенез (Macgregor, Uzzell, 1964), иногда партеногенез (Uzzell, 1970). Кроме того, имеются также доказательства, подтверждающие на уровне эксперимента происхождение всех однополых форм кротовых саламандр (амбистомы) – оно носит гибридный характер (Downs, 1978).

Гибридогенез также предполагает участие в процессе размножения самца другого близкородственного вида, однако, в этом случае происходит объединение генетического материала и ядра яйцеклетки с ядром сперматозоида. При этом получившаяся в результате особь хоть и будет обладать признаками обоих родителей, дальше, следующему поколению, передастся лишь хромосомный набор материнской предковой особи (Рис. 1 б). Если однополовое размножение в целом именуется клональным, то такой его вид как гибридогенез – полуклональным или гемиклональным. Научное исследование такого вида размножения в основном проводилось на группе живородящих рыб рода *Poeciliopsis*, включающей пять бисексуальных диплоидных видов и не меньше семи морфологически обособленных форм (4 диплоидные, 3 триплоидные), популяции которых включают лишь женские особи (Miller, Schultz, 1959; Moore et al., 1970; Vrijenhoek, Schultz, 1974). Триплоидные формы этой группы рыб используют гиногенез (Cimino, 1972). В процессе развития женской половой клетки таких гибридов наблюдается элиминация генетического материала отцовской особи – к зрелой стадии яйцеклетки в ней остается лишь геном материнской особи. Последующее оплодотворение вновь ведет к образованию гибридной зиготы, а дальше цикл повторяется. Таким образом, лишь одно поколение носит в себе генетический материал как отцовской, так и материнской особи. Гибридными являются все поколения диплоидных форм, не считая зрелых яйцеклеток (Schultz, 1969; Dawley, 1989).

Партеногенез предполагает развитие эмбриона без непосредственного оплодотворения яйцеклетки – обычно при этом потомковые особи (как правило – самки) с точки зрения генетического материала идентичны как друг другу, так и предковой особи. (Рис. 1 в). Этот тип размножения позволяет значительно повысить скорость воспроизводства, в чём и состоит его главное преимущество (Daly 1978, Maynard-Smith, 1978; Meirmans, Strand 2010). Встречается партеногенез у растений, а также животных – как позвоночных, так и беспозвоночных (Bierzuchudek, 1989). У позвоночных впервые был обнаружен у кавказской скальной ящерицы ящерицы *Lacerta saxicola* (Даревский, 1958).

По числу хромосом в женской гамете этот вид размножения дифференцируют на гаплоидный (генеративный) и диплоидный (Гилберт, 1993). В первом случае развитие происходит без оплодотворения – из гаплоидной яйцеклетки – потомственные особи при этом могут быть как исключительно одного пола (женского или мужского) так и разнополыми – в

зависимости от хромосомного механизма определения пола. У некоторых видов насекомых, в частности, паразитических ос и клещей такой вид размножения ведет к образованию различных каст в сообществе (Инге-Вечтомов, 1989). У этих видов партеногенез происходит с мейозом и образованием гаплоидных гамет. Оплодотворяется только часть яйцеклеток. Из оплодотворённых яйцеклеток развиваются диплоидные самки, из остальных же — фертильные гаплоидные самцы. У общественных насекомых данный механизм размножения имеет адаптивное значение, т. к. с его помощью регулируется количество потомков каждого типа (Инге-Вечтомов, 1989). Партеногенез бывает постоянным (облигатным) и циклическим (факультативным). Факультативный партеногенез происходит, когда типичная половая клетка двуполового вида может воспроизводиться без спаривания при определенных условиях. Водяные блохи (*Daphnia*) являются, пожалуй, наиболее известным примером, в котором популяции чередуют половой репродуктивный режим и факультативный партеногенез. Благодаря этому происходит рекомбинация, которая и приносит популяции необходимое генетическое разнообразие (Гилберт, 1993). При понижении температуры, нехватке корма и других неблагоприятных условиях самки начинают откладывать гаплоидные яйца, из которых выводятся самцы. В результате полового процесса образуются диплоидные зиготы, из которых развиваются опять-таки самки. Когда внешние условия становятся благоприятными для существования крупной популяции, на первый план выходит ускорение роста её численности. Оно достигается за счёт того, что при партеногенезе все половозрелые члены популяции оказываются способны к откладке яиц, а мейоз отсутствует. В этом заключается основное преимущество данного способа размножения (Decaestecker et al., 2009). Некоторые ящерицы и змеи также демонстрируют факультативный партеногенез, причем такие случаи часто наблюдаются в неволе, когда самки без пары откладывают жизнеспособные яйца (Watts et al., 2006, Miller et al., 2019) и даже в диких условиях (Booth et al., 2012). Существование факультативного партеногенеза основано на надёжных записях опытов, в которых изолированные от самцов самки приносили потомство. Оно подтверждено исследованиями с помощью генетических маркеров, которые показывают, что генетическую идентичность материнской самки и её потомства (Lampert, 2008). Факультативный партеногенез обнаружен в таксонах, в которых мало или вообще нет видов с облигатным партеногенезом. Последними примерами, подтверждёнными ДНК-фингерпринтингом или микросателлитным генотипированием, являются некоторые виды акул (Chapman et al., 2007; Chapman et al., 2008), змей (Schuett et al., 1997; Dubach et al., 1997; Germano, Smith, 2010; Murphy, Curry, 2000) и варанов (Lenk et al., 2005; Watts et al., 2006).

Факультативный и облигатный партеногенез используют существенно различающиеся мейотические механизмы (Groot et al., 2003). Диплоидный набор хромосом у этих видов

восстанавливается либо отказом от второго мейотического деления, либо слиянием второго полярного тельца с яйцом. В обоих случаях может возникать гомозиготность. Доказано, что потомство, произведённое путём факультативного партеногенеза, имеет только материнские аллели и гомозиготно по всем локусам, в которых проводился генетический анализ (Charman et al., 2007). Так, например, акула-молот, гетерозиготная по трём из четырёх микросателлитных локусов, дала партеногенетическое потомство, гомозиготное по материнским аллелям во всех четырёх локусах (Charman et al., 2007). Серая акула (*Carcharhinus amblyrhynchos* (Bleeker, 1856)), гетерозиготная по трём локусам из пяти, произвела эмбрион, гомозиготный по всем пяти локусам (Charman et al., 2008). Азиатские кошачьи акулы (*Chiloscyllium indicum* (Gmelin, 1789)) также давали партеногенетическое потомство с подобными результатами (Feldheim et al., 2010). Необычный случай описан с тёмным тигровым питоном (*Python bivittatus* (Kuhl, 1820)) в зоопарке Артис в Амстердаме. Этот питон произвёл семь эмбрионов при отсутствии пяти лет половых контактов (Groot et al., 2003). Анализ полиморфизма ДНК показал, что, во-первых, у всех эмбрионов ДНК-фингерпринты идентичны, а во-вторых, все обнаруженные у них генетические маркеры присутствовали у матери, что поддерживает гипотезу о партеногенетическом потомстве. Необычно, что все семь эмбрионов были самками. В других случаях факультативного партеногенеза у змей потомство было исключительно мужским в соответствии с хромосомным определением пола ZW, справедливым для всех змей с учётом того, что эмбрионы с парой WW, как правило, нежизнеспособны (Modi, Crews, 2005; Matsubara et al., 2006). Известны случаи появления жизнеспособного потомства домашней птицы в результате спонтанного эмбриогенеза неоплодотворённых яиц (Sarvella, 1973; Olsen, 1975). У изолированных особей млекопитающих до сих пор не обнаружено аналогичных примеров партеногенеза. Отсутствие спонтанного партеногенеза у млекопитающих может быть объяснено зависимостью нормального внутриутробного развития от геномного импринтинга, процесса, который обеспечивает дифференциальную экспрессию родительских аллелей. Исследователям удалось имитировать паттерн дифференциального импринтинга за счёт регуляции экспрессии избранных родительских аллелей в ооцитах мыши. В результате на свет появилась жизнеспособная мышь с нормальным развитием, которая дала жизнеспособное потомство при спаривании с самцом (Kono et al., 2004). Данный эксперимент подтверждает невозможность естественного однополого размножения у млекопитающих: получить партеногенетических мышей удалось только с помощью существенного вмешательства в процесс размножения. Но он показал и то, что факультативный партеногенез всё-таки происходит у низших позвоночных (Neaves, Baumann, 2011).

Клептогенез – тип однополого размножения, недавно обнаруженный у однополых саламандр рода *Ambystoma* и на данный момент наименее изученный (Bogart et al., 2007). Существующие на сегодняшний день диплоидные саламандры несут в себе гаплоидные геномы двух видов *A. laterale* и *A. jeffersonianum*, или *A. laterale* и *A. texanum*. При этом самка, давшая начало этим однополым линиям, не принадлежала ни одному из трёх упомянутых видов. Анализ консервативного митохондриального генома показал, что первоначальным материнским видом была самка *A. barbouri*. Ядерный геном этого вида не обнаружен ни в одном современном однополом виде. Однополые амбистомы размножаются, сочетая особенности гиногенеза и гибридогенеза, следовательно, ядерный геном *A. barbouri* был впоследствии заменён на гаплоидный геном последнего донора спермы (*A. laterale*, *A. jeffersonianum* или *A. texanum*) (Bogart, 2007; Bogart et al. 2009; Vi, Bogart, 2010). Постоянство мт-ДНК *A. barbouri* доказывает, что гибридизация, положившая начало однополым линиям, произошла очень давно и не повторялась в более позднее время. Разнообразие возникает путём замещения целых геномов и иногда повышением ploидности. Этот необычный механизм и получил название клептогенез. За счёт него образовалось разнообразие генотипов в локальных популяциях саламандр. В результате исследований было выявлено не менее 30 геномных биотипов у однополых саламандр с существенной вариацией ploидности, также доказано, что этот род саламандр – древнейшие однополые позвоночные и ныне живущих (Vi, Bogart, 2010).

Гермафродитизм. Единственное известное позвоночное, размножающееся как гомозиготный самооплодотворяющийся гермафродит - *Rivulus marmoratus* семейства Cyprinodontidae (Harrington, 1961). В процессе размножения от гетерозигот образуется не менее 50% потомства, представляющего собой гомозиготных клонов. Гонада у гермафродитов представляет собой овотестис и выглядит как яичник, но содержит как оогенные, так и сперматогенные ткани, недифференцированные мембранами (Harrington, 1961). Исследователи, изучая по различным локусам популяции *Rivulus marmoratus*, распространенные в Белизе и Флориде (США), пришли к выводу, что все они гомозиготны. В течение одного поколения у этого вида имеет место переход рецессивных мутаций в гомозиготное состояние. При этом в популяции во Флориде учеными при помощи генетической дактилоскопии была выявлена крайне высокая клональная вариабельность, близкая к показателям популяций, воспроизводящихся половым путем, в качестве причины чего называется смешение линий вследствие миграций (Laughlin et al., 1995).

Стоит отметить, что до недавнего времени научное сообщество также искало однополые формы и среди млекопитающих, однако, в естественной среде их обнаружено не было (Surani et al., 1984; Reik et al., 1987). Одной из актуальных исследовательских задач долгое время

оставался поиск причины гибели у них партеногенетических эмбрионов, что удалось лишь после открытия феномена геномного импринтинга (McGrath, Solter, 1984; Surani et al., 1984) – в частности, удалось установить, что при дифференциальной экспрессии аллелей импринтированных локусов родительские геномы являются функционально неэквивалентными, из чего следует недоступность для млекопитающих некоторых форм размножения, включая партеногенез, поскольку им требуется для нормального развития генетический материал как материнской, так и отцовской особи. (Конюхов, Платонов, 2001). Среди теплокровных животных, однако, встречается зачаточный факультативный естественный партеногенез, в частности, у птиц, и носит он абортивный характер, то есть, в связи с множеством ограничивающих факторов эмбрион на ранних стадиях развития прекращает развиваться (Астауров, Демин, 1972). Получаются же вследствие такого партеногенеза только самцы, что также было подтверждено исследованиями, в процессе которых были получены взрослые и с нормальной фертильностью особи индеек (Olsen, 1960). Кроме того, известно порядка четырех десятков видов ящериц и нескольких видов мелких роющих змей, также являющихся однополыми, однако, их доля среди пресмыкающихся не превышает 1% (Даревский, 1993).

1.1.3 Сравнительный анализ двуполого и однополого типов размножения

Истинный (облигатный) партеногенез сокращает затраты на размножение примерно вдвое, так как ресурсы не тратятся на развитие самцов. Благодаря партеногенезу каждая особь вида однополых позвоночных может иметь потомство независимо от наличия особи противоположного пола и, соответственно, любая единичная особь теоретически способна положить начало образования популяции в новом месте обитания. Очевидно, что представленный постулат приводит к одному из самых актуальных вопросов эволюционной биологии: насколько в действительности необходимо половое размножение как способ репродукции животных? Этот давно стоящий вопрос привел к выдвижению более двадцати гипотез, объясняющих краткосрочные и долгосрочные преимущества двуполого размножения перед однополым размножением (Maynard-Smith, 1978; Meirmans, Strand, 2010). В общем виде можно утверждать, что однополая популяция может расти быстрее, чем двуполовая, она превзойдет двуполоую популяцию до того, как проявятся долгосрочные выгоды от полового размножения (двукратная стоимость полового размножения) (Рис. 2).

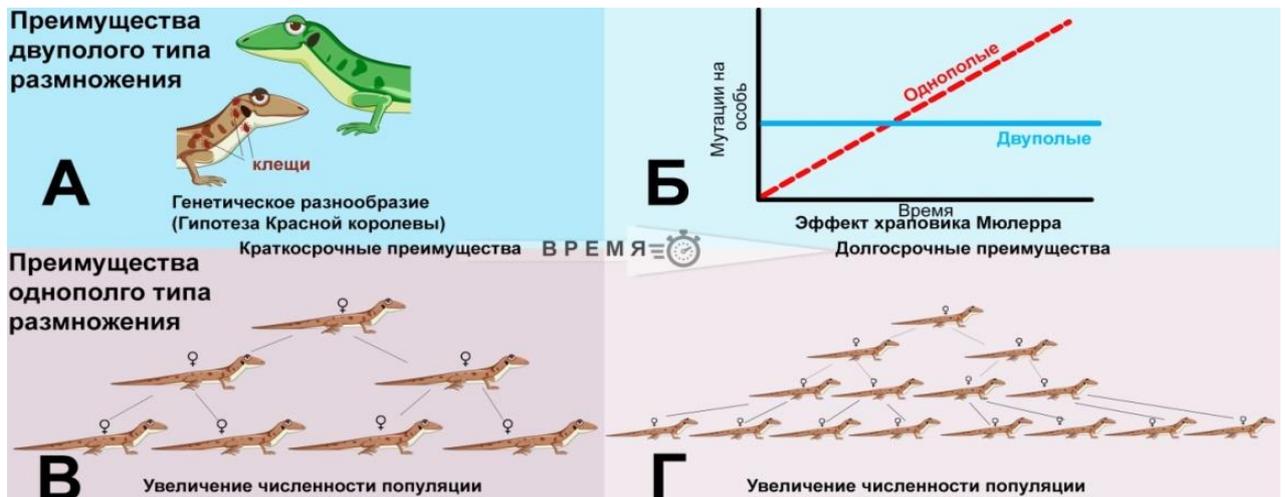


Рисунок 2 – Сравнительный анализ однополого и двуполого типов размножения в краткосрочном и в долгосрочном периоде на примере ящериц. (А) - преимущества двуполого размножения в соответствии с гипотезой Красной (*чёрной) Королевы (Red Queen,) в краткосрочный период времени; (Б) - преимущества двуполого размножения под влиянием эффекта храповика Мюллера; (В), (Г) - быстрый рост численности при однополом размножении в краткосрочном и долгосрочном периодах времени. Модификация схемы (Fujita et.al., 2020).

Двуполое размножение затратно также и физически (с энергетической точки зрения), поскольку требует поиска партнера (Daly, 1978). Кроме того, такой тип размножения может нарушать коадаптированные генные комплексы (Agrawal, 2006), предположительно приводя к появлению потомства, которое менее приспособлено, чем их партеногенетические «родственники». Большинство гипотез, объясняющих преобладание двуполого типа размножения, делятся на две основные группы, которые основаны на естественном отборе. Во-первых, двуполое размножение способствует удалению вредных мутаций из популяций (модель мутации-рекомбинации). Сцепление уменьшает эффективный размер популяции связанных генов, что, в свою очередь, ослабляет силу отбора по сравнению со случайным генетическим дрейфом (Hill, Robertson, 1966). В партеногенетических популяциях целые геномы связаны друг с другом; таким образом, генетический дрейф сильно влияет на траекторию новых мутаций, позволяя вредным вариантам достичь фиксации из-за пониженной эффективности очищающего отбора. Мутации необратимо накапливаются в течение поколений, снижая приспособленность особей и в конечном итоге приводя к вымиранию популяции (это необратимое накопление мутаций в однополой популяции известно как храповик Мюллера (Muller, 1964). Удаление вредных мутаций, вероятно, является долгосрочным преимуществом двуполого размножения, но оно вряд ли перевесит

двукратное демографическое преимущество однополого размножения. Чтобы популяции двуполых видов могли реализовать преимущества от удаления вредных мутаций, эти мутации должны возникать настолько быстро и при этом значительно снижать продуктивность скорость однополого размножения, не позволяя увеличивать численность клонов, тем самым, не давая им конкурировать со своими двуполыми предками (Charlesworth, 1990, Kondrashov, 1988). Технологии секвенирования генома в настоящее время обеспечивают возможность количественной оценки скорости мутаций как в однополых, так и в двуполых популяциях в масштабе всего генома, что позволяет исследователям (1) решать вопрос о том, являются ли эти скорости несопоставимыми между двуполыми и однополыми популяциями и (2) моделировать снижение приспособленности однополых популяций в результате накопления мутаций. Во-вторых, двуполое размножение ускоряет адаптивную эволюцию, увеличивая вероятность фиксации благоприятных аллелей через сегрегацию и рекомбинацию. Это позволяет быстро формировать и распространять новые генотипы, что выгодно при быстром изменении условий окружающей среды. Согласно гипотезе Красной Королевы (Red queen) (Bell, 1982), постоянная генерация новых комбинаций аллелей должна позволить двуполым популяциям адаптироваться к быстро меняющимся условиям окружающей среды, что позволит избежать вымирания (Becks, Agrawal, 2012). Предполагается, что популяции, размножающиеся однополым путем, не способны так быстро генерировать новые генотипические комбинации и поэтому испытывают трудности с адаптацией к новым условиям. В отличие от храповика Мюллера, эффект которого значительно снижен при двуполом размножении в долгосрочной перспективе, принцип Красной Королевы (Van Valen, 1973) действует в более короткие сроки. То есть адаптивный потенциал — это краткосрочное преимущество полового размножения, которое может действовать в противовес краткосрочному демографическому преимуществу однополого размножения. Важно отметить, что Ван Вален (Van Valen, 1973) первоначально сформулировал концепцию Красной Королевы, которая применялась к простой коэволюции паразита и хозяина, но позже она была расширена, чтобы охватить более сложные модели, включающие различные абиотические сценарии, межвидовые взаимодействия, внутривидовую конкуренцию и др. (Brockhurst et al., 2014; Rabajante et al., 2015; Muraille, 2018). Если сфокусироваться исключительно на проблеме двуполого размножения, то гипотеза Красной Королевы предполагает, что двуполые организмы должны лучше справляться с паразитами в изменчивой среде, чем однополые (Рис. 2). Проверка выполнения гипотезы Красной Королевы у партеногенетических позвоночных была проведена австралийскими исследованиями на примере паразитарной нагрузки (клещами) рокамptonского векоподвижного геккона (*Heteronotia binoei*) (Moritz et al., 1991). Утверждается, что у паразитов развилась устойчивость к наиболее распространенным

защитным генотипам хозяина. Обладая статичными геномами, партеногенетические особи имеют один и тот же генотип и, следовательно, должны испытывать высокую паразитарную нагрузку. Двуполые популяции имеют различные генотипы, частота которых колеблется в зависимости от их устойчивости к заражению паразитами (частотно-зависимый отбор). Таким образом, ожидается, что двуполые особи будут иметь более низкую паразитарную нагрузку, чем клональные особи, и это предположение подтверждается симпатрическими популяциями двуполых и партеногенетических рокамптонских векоподвижных гекконов (Moritz et al., 1991). Однако противоположная картина была обнаружена у партеногенетических пенангских чешуепалых гекконов (*Lepidodactylus lugubris*) и кавказских скальных ящериц (*Darevskia*), у которых степень паразитарной нагрузки в однополых популяциях была ниже или эквивалентна нагрузке близкородственных двуполых видов (Hanley et al., 1995; Arakelyan et al., 2019). Для гекконов это неожиданный паттерн. Снижение нагрузки у однополых видов может быть частично обусловлено более низким генетическим разнообразием в двуполых популяциях. Многочисленные исследования показали, что при заражении паразитами, возможно, определенную роль играет главный комплекс гистосовместимости (ГКГС) (Jeffery, Bangham, 2000; Radwan et al., 2020), таким образом, обеспечивая в гипотезе Красной Королевы функциональную генетическую связь при взаимодействии хозяина и паразита. Как и ожидалось, эмпирические данные показали, что партеногенетические гекконы (*L. lugubris* и *Hemidactylus garnotii*) имеют более низкие уровни полиморфизма, но более высокую гетерозиготность по генам ГКГС класса I по сравнению с их двуполыми родственниками (Radtkey et al., 1996). Эта высокая гетерозиготность у партеногенетических особей может обеспечить устойчивость к паразитам, превосходящую таковую у двуполых особей, что объясняет большую, чем у партеногенетических особей, паразитарную нагрузку клещами двуполых особей. Связь между ГКГС и гипотезой Красной Королевы во взаимодействии хозяина и паразита для чешуйчатых еще предстоит установить, не говоря уже о клональных видах. Выявление долгосрочных и краткосрочных преимуществ полового размножения, достаточных для преодоления демографического преимущества однополого размножения, продолжает оставаться важной задачей для понимания происхождения и эволюции партеногенетических позвоночных. Сочетание вышеуказанных факторов, включая гипотезу Красной Королевы, вероятно, определяет краткосрочный успех однополых линий (Neiman et al., 2017).

1.1.4 Геномные и цитогенетические механизмы однополого размножения

Понятие системы однополого размножения не раскрывает, по какому именно цитологическому механизму оно происходит (Uzzell, 1970). С точки зрения молекулярной и

клеточной биологии любой переход к партеногенезу у эукариот должен преодолеть две основные особенности полового размножения: снижение ploидности в ходе двух делений мейоза при образовании гаплоидных гамет и восстановление ploидности посредством оплодотворения. Мейоз — это основополагающий процесс развития эукариот, создающий генетически различающиеся гаплоидные гаметы в два этапа. Во время первого деления мейоза I рекомбинация создает новые вариации в профазе I, а независимая сегрегация хромосом дополнительно генерирует новые вариации в метафазе I и анафазе I. У некоторых животных, например у гладкой шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*), ооциты «останавливаются» в метафазе II и заканчивают созревание только при стимуляции сперматозоидами и последующем поступлении цитоплазматического кальция (Ca^{2+}) (Rauh et al., 2005). Таким образом, оплодотворение имеет две основные цели: стимулирование созревания яйцеклетки и восстановление диплоидного набора, путем слияния двух гамет. Основными же факторами генетической изменчивости при двуполом размножении являются: 1) рекомбинация между гомологичными хромосомами; 2) независимое распределение гомологичных хромосом; 3) объединение геномов двух родителей при слиянии яйцеклетки и сперматозоида.

Ооциты диплоидных двуполовых видов входят в мейоз, имея четыре копии каждой хромосомы, и после двух мейотических делений в созревшей яйцеклетке остаётся по одному экземпляру каждой хромосомы. А партеногенетические самки, в свою очередь, производят диплоидные продукты мейоза; таким образом, они преодолевают оба ограничения полового размножения. Большинство позвоночных с облигатным партеногенезом, а возможно, и все, удваивают число хромосом в ооцитах до начала мейоза, так что в ооцитах оказывается восемь копий хромосом вместо четырёх (Macgregor, Uzzell, 1964; Cuellar, 1971; Cimino, 1972; Itono, 2006; Vi, Bogart, 2010 Lutes et al., 2010). Спаривание и рекомбинация в полученных псевдотетраплоидных ооцитах происходят исключительно между идентичными хромосомами вместо гомологов. Кроме того, клеточный механизм облигатного партеногенеза должен также поддерживать высокую гетерозиготность, наблюдаемую у большинства партеногенетических позвоночных во многих поколениях, если их способ размножения - клональный. Таким образом, партеногенетические ящерицы предоставляют исключительную возможность исследовать клеточные механизмы, которые позволяют изменять фундаментальные процессы развития, чтобы обеспечить однополое размножение. Клеточный механизм партеногенеза наиболее тщательно был изучен у хлыстохвостых ящериц (*Aspidoscelis*), и исследования показали, что однополые виды производят диплоидные, клональные и генетически идентичные яйца в ходе мейоза (Cuellar, 1971, Lutes et al., 2010) (Рис. 3).

На рисунке 3 показано образование гамет и зигот, начиная с гетерозиготного родителя. Красные и синие полосы обозначают альтернативные аллели в том же локусе. Фиолетовые прямоугольники (обводки) представляют клетки, в данном случае половые клетки (гаметы).

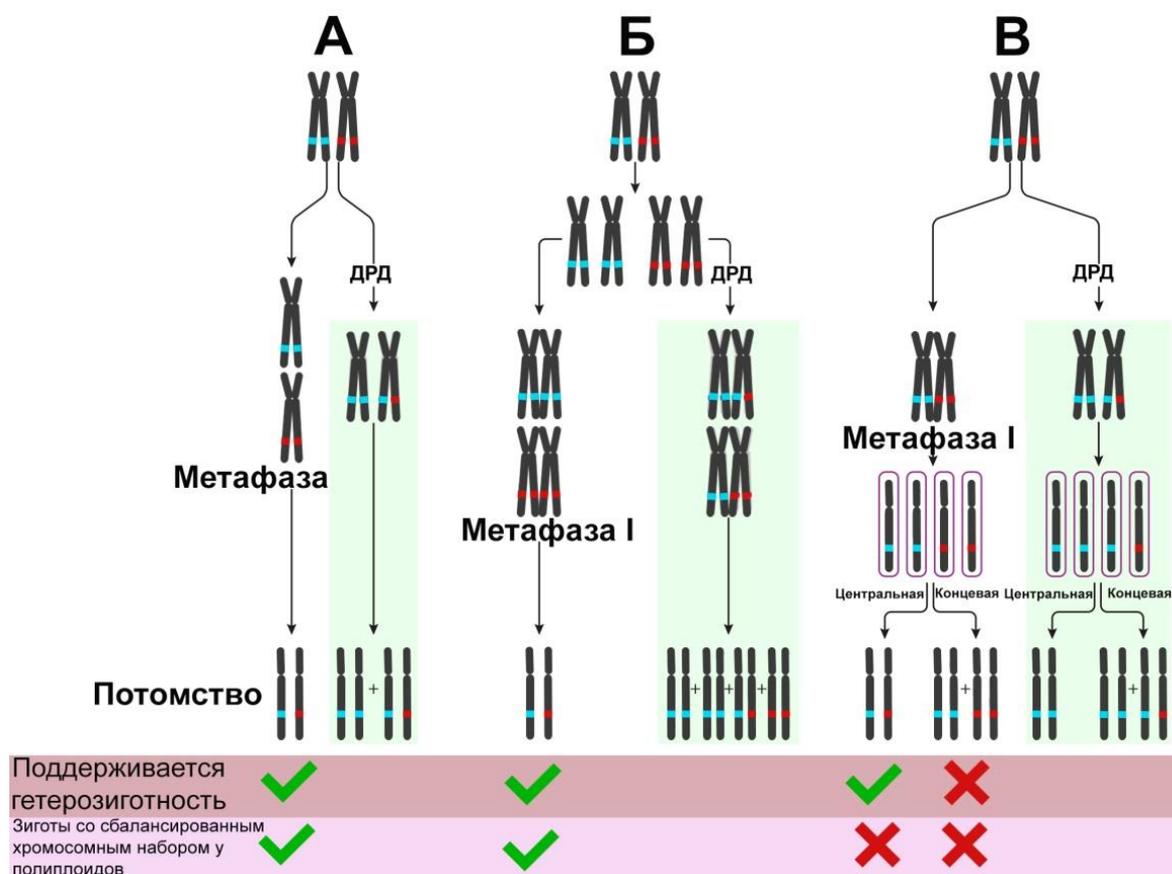


Рисунок 3 – Три основных механизма (А - митоз, Б - премейотическая эндодупликация, В - мейоз с центральной или конечным слиянием) образования зигот у однополых видов. Модификация схемы (Fujita et al., 2020).

На рисунке указано, могут ли эти механизмы поддерживать высокую гетерозиготность, наблюдаемую у многих партеногенетических позвоночных, и могут ли они создавать зиготы со сбалансированным хромосомным набором у полиплоидов. Также показано, как эти механизмы сочетаются с кроссинговером и рекомбинацией генов после двунитевых разрывов ДНК (ДРД, DSB); результаты, полученные в результате процессинга и репарации ДРД, выделены зеленым фоном.

Куэльяр (Cuellar, 1971) заметил, что ооциты при остановке метафазы II имели вдвое больше ДНК, чем ожидалось, что подразумевает наличие механизма, удваивающего количество ДНК, поступающей в мейоз. Аззелл (Uzzell, 1970) предположил, что исследуемые тейиды использовали премейотическую эндодупликацию, или дупликацию ДНК до начала

мейоза. Лютс с соавторами (Lutes, 2010) установили, что важнейшей предпосылкой экологического успеха у однополых видов считается сохранение высокого уровня гетерозиготности, а его поддержание напрямую зависит от того, как образуются премейотические биваленты. Проблема в том, что, если биваленты образуются за счёт синапсиса гомологичных хромосом, кроссинговер и независимое распределение хромосом в процессе мейотических делений приведут к постепенной потере уникальных аллелей вместе с полярными тельцами, и в результате со временем первоначальный гибридный геном будет стремиться к гомозиготности. Используя микроскопию и методы количественного определения ДНК, авторами были представлены доказательства наличия премейотической эндодупликации и исследованы особенности мейоза у партеногенетической хлыстохвостой тейиды *Aspidoscelis tesselata* (Lutes, 2010). Таким образом, предполагаемый цитогенетический механизм партеногенеза включает в себя (а) дополнительное удвоение ДНК перед началом мейоза, (б) синапсис идентичных хромосом во время профазы I и (в) формирование диплоидных продуктов мейоза в результате двух делений мейоза. У некоторых беспозвоночных или факультативных позвоночных для образования диплоидных зигот используются два других механизма, которые могут также действовать в неисследованных облигатных партеногенетических системах (Рис. 3). Во-первых, многие беспозвоночные используют митоз для получения диплоидных зигот из гаметоцитов. Во-вторых, некоторые факультативные системы позвоночных генерируют диплоидные зиготы посредством нормального мейоза (без премейотической эндодупликации) с последующим слиянием ооцитов в ходе аутомиксиса. В терминальном слиянии, ооциты с идентичными хромосомами объединяются, производя диплоидные, крайне гомозиготные яйцеклетки. Центральное слияние объединяет ооциты с гомологичными или гомеологичными хромосомами, сохраняя гетерозиготность. С другой стороны, диплоидные клетки могут образовываться при неудачном кариокинезе и цитокинезе на заключительной стадии мейоза. Однако слияние любого типа вряд ли является механизмом для триплоидных однополых видов, поскольку оно приведет к образованию анеуплоидных яйцеклеток. Остаются, по крайней мере, три основных вопроса относительно клеточных механизмов облигатного партеногенеза. Во-первых, каковы механизмы, с помощью которых производятся гаметы при партеногенезе различного происхождения? Если за партеногенез в разных линиях отвечает один и тот же механизм, то это означает, что эволюция однополости имеет сильные ограничения. Во-вторых, если существует два цикла репликации ДНК до мейоза, то каков механизм этой премейотической эндодупликации? Относительно этого существует две основные гипотезы – это удвоение без цитокинеза, процесс, который называется эндомитоз или эндодупликация (Edgar, Orr-Weaver, 2001), или, как предположил Аззелл (Uzzell, 1970) это путь образования 8N оогониев —

слияние двух диплоидных первичных половых клеток. В таких случаях в митозе перед фазой I мейоза, происходит дублирование хромосом и их число удваивается. В результате во время фазы I мейоза такими парами формируются квазибиваленты, после чего далее фаза протекает стандартно, однако, ни обмен аллелями, ни сегрегация в последствие не дают генетического разнообразия. Фаза II мейоза далее протекает, по сути, игнорируя как премеотическую стадию дубликации геномов, так и фазу мейоза I. Без эффективной рекомбинации генетического материала хромосомный набор яйцеклетки не отличается от такового у любой соматической клетки материнской особи. Подобное наблюдается, например, при размножении рептилий вида *Scenidophorus uniparens*, которым свойственен партеногенез, а также триплоидные формы *Poecillopsis monacha*, использующие гиногенез (Dawley, 1989). В-третьих, при отсутствии оплодотворения спермой, что вызывает созревание яйца? В дополнение к клеточным ограничениям существуют геномные процессы, которые могут сдерживать эволюцию однополого размножения. Например, предполагается, что геномный импринтинг, эпигенетический механизм, управляющий родительской экспрессией аллелей, предотвращает партеногенез у млекопитающих (Haig, 2002). Считается, что геномный импринтинг развился потому, что преимущества приспособленности матерей и отцов к распределению ресурсов для плода в период внутриутробного развития разнятся (теория родства (Haig, 2002)). В небольшом подмножестве генов импринтинг аллелей в локусах со стороны матери и отца происходит по-разному, это приводит к тому, что в эмбрионе экспрессируется только материнская или только отцовская копия аллеля. Импринтинг требует, чтобы оба родительских генома должным образом модулировали экспрессию генов во время развития. У партеногенетических животных потомство наследует только материнские аллели и паттерны материнской экспрессии. Локусы, которые обычно импринтируются отцовским видом, транскрипционно подавляются и не могут внести свой вклад в надлежащее развитие эмбриона (Kono et al., 2004). Таким образом, геномный импринтинг создает мощное ограничение, которое приводит к двуполому (и, следовательно, половому) размножению. Действительно, геномный импринтинг является основной гипотезой, объясняющей, почему у млекопитающих партеногенез не происходит естественным образом (Haig 2002, Kono et al., 2004). Эволюция геномного импринтинга у рептилий неизвестна (Renfree et al., 2013). Исходя из теории родства, геномный импринтинг, скорее всего, развился у живородящих чешуйчатых, поскольку материнский вклад в заботу о потомстве больше, чем отцовский. Если геномный импринтинг развился у чешуйчатых, то чешуйчатые, с различными источниками партеногенеза и живорождением, предоставляют прекрасную систему для тестирования.

Увеличение плоидности также считается важным эволюционным механизмом, который позволяет скомпенсировать недостатки однополого размножения, особенно когда плоидность

увеличивается путём гибридизации, объединяя тем самым геномы разных видов (Vi et al., 2008). Степень гетерозиготности при этом скачкообразно растёт. Добавление гаплоидного генома в результате гибридизации с самцом увеличило плоидность большинства партеногенетических видов *Aspidoscelis* (Vrijenhoek et al., 1989). Предполагается, что у нескольких триплоидных видов были диплоидные партеногенетические предшественники. Однако на данный момент эти предшественники вымерли, а это — косвенный признак того, что дополнительный геном придаёт особи избирательное преимущество. Полевые наблюдения и лабораторные исследования показали, что в результате гибридизации диплоидных яйцеклеток с гаплоидной спермой часто образуется жизнеспособное триплоидное потомство, однако в последующих поколениях триплоидность сохраняется чрезвычайно редко. Предполагается, что в большинстве случаев в сперме *Aspidoscelis* содержится доминантный ингибитор партеногенетического размножения, что вызывает бесплодие у гибридов. С другой стороны, увеличение плоидности не вызывает стерильности потомства у многих гиногенных и гибридогенных видов (Neaves, Baumann, 2011). Некоторые линии, в частности триплоидные, имеющие в кариотипе генетический материал от двух или трёх видов, могут производить потомство без генетического вклада спермы, инициирующей эмбриогенез. В этих случаях размножение происходит по типу гиногенеза. Тем не менее, в некоторых случаях хроматин мужской гаметы объединяется с хроматином яйцеклетки, повышая тем самым плоидность потомства. Во многих естественных популяциях так появляются тетраплоидные особи — в результате объединения гаплоидного и триплоидного наборов. Некоторые из них в дальнейшем поддерживают этот процесс и дают пентаплоидное потомство. Эта вариативность в плоидности порождает существенное генетическое разнообразие в популяциях клептогенетических саламандр, а спорадическое включение в кариотип генетического материала от разных самцов ещё сильнее увеличивает его (Bogart et al., 2007). В естественных популяциях партеногенетических видов скальных ящериц обнаружена весьма высокая степень генетического разнообразия. Этот неожиданный результат принесло использование технологии ДНК-фингерпринтинга, которая даёт большую точность при поиске генетических вариации, чем аллоферментный анализ (Рысков, 1999; Ryskov, 2008). Исследователям ещё предстоит выяснить, какой вклад в формирование столь большого разнообразия вносят многократные акты межвидовой гибридизации, мутации в клональных линиях и мейотическая рекомбинация.

1.1.5 Особенности клонального размножения с позиции эволюционной генетики

Три различных, но взаимодействующих фактора клонально размножающихся позвоночных определяют их эволюционную значимость. Во-первых, почти все

партеногенетические виды позвоночных возникают в результате гибридизации между видами с различными геномами (искл. см. *Lepidophyma*; Sinclair et al., 2010). Если рассматривать гибридизацию в более широком смысле, то можно отметить, что смешивание может привести к снижению приспособленности из-за отрицательного эпистаза в локусах или недостатка гетерозигот внутри локусов (Coyne, Orr, 2004). Напротив, гибридизация может также привести к гетерозису, что может обеспечить клональным видам немедленное избирательное преимущество перед их двуполыми предками. Кроме того, у чешуйчатых примерно 40% случаев гибридизации приводят к полиплоидизации (Kearney et al., 2009); дополнительный (ые) набор (ы) хромосом могут привести к возникновению новых форм в ходе компенсации набора хромосом. Во-вторых, отсутствие рекомбинации у партеногенетических видов может приводить их к снижению приспособленности (Muller, 1964) и задерживать скорость адаптивной эволюции (Hill, Robertson 1966, Maynard-Smith, 1978). Наконец, многие позвоночные партеногенетические формы имеют своеобразную демографическую историю, в которой образуются множественные клоны, и затем быстро распространяются в маргинальных зонах местообитания их родительских видов (например, географический партеногенез). Эта комбинация гибридизации, полиплоидизации, демографическая история и однополость влияет на эволюцию партеногенетических форм. На сегодняшний день большинство эволюционно-генетических исследований партеногенеза позвоночных (например, *Aspidoscelis* (Barley et al. 2019), *Darevskia* (Freitas et al., 2016), *Leiolepis* (Grismer et al., 2014), *Leposoma* (Pellegrino et al., 2011), и *Menetia* (Adams et al., 2003a)) изучали их эволюционное происхождение и демографическую историю. В последние десятилетия проведенные исследования также прояснили, когда и где эволюционировал партеногенез у чешуйчатых (Kearney et al., 2009; Booth, Schuett, 2016).

Ограничения гибридных и полиплоидных геномов. У двуполых гибридных видов геном стабилизируется по мере того, как в результате дифференцированной сортировки родительских аллелей теряются отрицательные эпистатические взаимодействия, например, у гибридных воробьев (Runemark et al., 2018). Однако у гибридных партеногенетических видов нет возможности для рекомбинации, реструктуризации и минимизации гибридной нагрузки генома. Таким образом, гибридные партеногенетические виды, вероятно, отражают небольшую долю тех, которые сформировались исторически; многие сформировавшиеся гибридные клональные виды, вероятно, быстро исчезли из-за непомерной гибридной нагрузки (Blanckaert, Bank, 2018). Эта гибридная нагрузка является результатом как несовместимости Добжанского–Мюллера (Dobzhansky, 1936), так и цитоядерной несовместимости, которые вместе могут снижать общую приспособленность особей. Некоторые данные по гибридной нагрузке были отмечены у однополых ящериц *Heteronotia*, *Darevskia* и *Aspidoscelis* (Cullum,

1997; Kearney, Shine, 2004; Abramjan et al., 2019), хотя отделить воздействие гибридного генома от воздействия однополюго генома может быть достаточно сложно. Однако гибридные геномы могут также приводить к гетерозису или увеличению гибридной мощности, как это обычно наблюдается у растений (Lippman, Zamir, 2007). При каких условиях смешивание двух геномов с большей вероятностью приведет к отрицательному эпистазу по сравнению с гетерозисом, неизвестно, хотя, вероятно, это варьируется в зависимости от генетической дивергенции между двумя геномами (Wei, Zhang, 2018). И, как предполагается балансной гипотезой, что два родительских генома должны быть достаточно схожи, чтобы гибриды были жизнеспособными и фертильными, но достаточно различаться, чтобы мейоз у гибридов прерывался (Moritz et al., 1989b, Murphy et al., 2000a). Полиплоидные партеногенетические формы имеют дополнительный набор хромосом в результате возвратного скрещивания с одним из двуполых родителей или, возможно, с не родительским видом другого пола. Такое возвратное скрещивание создает несколько различных проблем. Полиплоидные виды имеют повышенную мутационную нагрузку просто потому, что у них больше хромосом, несущих больше мутаций. Однако, если эти мутации рецессивны, дополнительные копии хромосом могут помочь скрыть фенотипическое воздействие этих мутаций. Пloidность наиболее сложна для половых хромосом, в случае которых большинство позвоночных демонстрируют некоторую форму дозовой компенсации в диплоидном состоянии (Mank, 2009). Независимо от того, имеют ли самцы или самки гетерогаметный пол, полиплоидизация может нарушить дозовую компенсацию, что, возможно, является причиной гораздо более редкого появления полиплоидизации у животных, чем у растений (Org, 1990). Как следствие, предполагается, что большинство партеногенетических полиплоидов должны иметь гомоморфные или слабо гетероморфные половые хромосомы. Это предположение еще предстоит проверить, хотя многие партеногенетические позвоночные, по-видимому, не имеют дифференцированных половых хромосом (например, гекконы *Heteronotia* (Moritz, 1984) и ящерицы *Loxopholis* (Pellegrino et al., 1999)).

Источники генетической изменчивости. Геномы партеногенетических видов часто считаются «застывшими», потому что в определенный момент времени они наследуют родительские геномы, а затем размножаются клонально. Однако партеногенетические геномы динамичны благодаря мутациям, рекомбинациям, конверсии и регуляции генов (Schön, 2009). Заметим, что облигатные партеногенетические формы все-таки еще могут размножаться половым путем, имея диплоидного предка (Danielyan et al., 2008; Brunet et al., 2019), что может привести к интрогрессии новых аллелей (Tarkhnishvili et al., 2017; Petrosyan et al., 2020). Однако предполагается, что такие случаи интрогрессии у облигатных партеногенетических

форм являются довольно редкими (Moritz, 1984); таким образом, этот потенциальный источник вариации требует дополнительных будущих исследований.

Мутации. Ожидается, что в однополых линиях не только скорость вставок будет выше, чем в двуполых линиях (см. раздел ниже "Накопление мутаций"), но и скорость мутаций. Подтвержден случай возникновения новых клональных форм кавказской скальной ящерицы *Darevskia armeniaca* при интродукции этого вида на территорию Украины (Даревский и др., 1998; Omelchenko et al., 2016). С механистической точки зрения геномный стресс гибридизации и полиплоидизации может снижать эффективность репарации ДНК, увеличивая скорость первичных (*de novo*) мутаций (Bashir et al., 2014). Кроме того, сама скорость мутаций может становиться выше, потому что мутации генов-модификаторов, увеличивающих скорость мутации в целом, в однополых популяциях распространяются легче из-за отсутствия рекомбинации (Hurst, 2009). Однако другие данные свидетельствуют о том, что скорость мутаций у однополых видов может быть ниже, чем у двуполых. Во-первых, двунитевые разрывы и связанная с ними репарация могут привести к новым мутациям (Gao et al., 2019), поскольку двунитевые разрывы у однополых видов формируются реже. Во-вторых, у некоторых видов позвоночных, включая человека (Kong et al., 2012), мужская генеративная линия имеет значительно более высокую скорость первичных (*de novo*) мутаций, чем женская (Gao et al., 2019). Таким образом, без самцов однополые виды могли бы снизить скорость мутаций. Независимо от того, имеют ли однополые виды более высокую скорость мутаций, чем двуполые, аллели конкретного локуса демонстрируют высокую дивергенцию последовательностей из-за гибридного происхождения партеногенетических особей. Они должны продолжать расходиться только по мере накопления новых мутаций, что с течением времени приводит к увеличению гетерозиготности (например, эффект Мезельсона (Meselson) (Birky, 1996, MarkWelch, Meselson, 2000)).

Рекомбинация и конверсия генов. Независимо от механизма партеногенеза (митотического или мейотического), у партеногенетических форм может быть своя форма рекомбинации через двунитевые разрывы (Рис. 3). Как в двуполых, так и в однополых линиях двунитевые разрывы могут возникать либо из-за повреждения ДНК, либо из-за клеточных механизмов, генерирующих разрывы. Эти разрывы затем устраняются, чтобы привести либо к кроссоверам, либо к не-кроссоверам, причем в обоих случаях может образоваться гетеродуплексная ДНК. Конверсия генов является результатом восстановления базовых несоответствий в гетеродуплексной ДНК (Chen et al., 2007). Для партеногенетических форм, у которых яйца формируются путем митоза, двунитевые разрывы, которые восстанавливаются с гомологичной хромосомой по сравнению с сестринской хроматидой, могут привести к митотической рекомбинации. Для партеногенетических форм с премейотическим

удвоением хромосом и последующим мейозом (предполагается у позвоночных), кроссинговер может произойти, если хромосомы синаптируют с гомологичными или гомеологичными хромосомами. Вероятность возникновения такого синапсиса зависит как от абсолютной дивергенции последовательностей, так и от структурных различий между гомологичными и гомеологичными хромосомами. Если гомологи или гомеологи слишком расходятся, то синаптическая конъюгация может нарушаться, предотвращая репарацию и мейоз, как это наблюдается у хлыстохвостых ящериц (Newton et al., 2016) и кавказских ящериц *Darevskia* (Spangenberg et al., 2017). Для партеногенетических форм, использующих слияние гаплоидных гамет после мейоза, двунитевые разрывы ДНК могут происходить, как и ожидалось. В перспективе необходимо изучить соответствующую частоту двунитевых разрывов ДНК у партеногенетических видов по сравнению с двуполовыми видами и определить, какие факторы влияют на вероятность репарации от сестринских хроматид по сравнению с гомологичными или гомеологичными хромосомами. Эти данные помогут понять важность рекомбинации и конверсии генов в эволюции генома однополых видов. Хотя предполагается, что общая скорость кроссинговера и конверсии генов у партеногенетических видов будет ниже, чем у двуполовых видов, она все же может быть достаточно высокой и заметно влиять на динамику генома, как это было замечено у бделлоидной коловратки *Bdelloidea* (Flot et al., 2013) и амазонской моллинезии *Poecilia formosa* (Warren et al., 2018). У гибридных клональных форм гетерозиготность изначально высока во всем геноме, но со временем может произойти потеря гетерозиготности, поскольку конверсия генов превращает гетерозиготные сайты в гомозиготные. Это может привести либо к немедленной потере вредного аллеля, либо к его более постепенной потере, поскольку он подвергается отбору в гомозиготном состоянии. В любом случае, потеря гетерозиготности должна в конечном итоге уменьшить общую мутационную нагрузку популяции. Кроме того, конверсия генов может отклоняться в сторону одного родительского аллеля против другого, например, у партеногенетических ящериц *Heteronotia*, у которых рибосомная ДНК изменяется преимущественно в сторону одного родительского типа (Hillis et al., 1991). Соответствующее влияние порождающего вариации механизма рекомбинации и устраняющего вариации механизма конверсии генов, в сочетании с притоком новых вариаций посредством мутации, в партеногенезе позвоночных еще предстоит изучить. В дальнейшем необходимо определить, как эти конкурирующие механизмы ускоряют или замедляют ухудшение генома у партеногенетических видов.

Регуляция генов. Регуляция генов может служить важным источником фенотипической изменчивости партеногенетических форм, особенно гибридных и полиплоидных. В момент формирования клональной особи можно предсказать внезапное и повсеместное изменение экспрессии генов, когда два расходящихся генома с различными эпигенетическими метками и

различными аллелями регуляторных факторов объединяются в пределах одной особи (например, транскриптомный шок; (Hegarty et al., 2006)). Основная гипотеза состоит в том, что родительские аллели в партеногенетических гибридах должны демонстрировать сбалансированную экспрессию генов. Однако для некоторых генов можно видеть аллель-специфическую экспрессию или изменения в регуляции генов, вследствие чего транскрибируется и переводится главным образом только один родительский аллель. Исследования полиплоидных позвоночных показали, что этот паттерн может быть очень активным как в генах, так и в тканях (Pala et al., 2008), хотя распространенность отклонений экспрессии в геноме и тканях пока неизвестна. У различных гибридных видов позвоночных от 4% до ~30% генов демонстрируют отклонение экспрессии в сторону одного из родителей (Ren et al., 2016; McElroy et al., 2017; Warren et al., 2018). Даже если доля дифференциально экспрессируемых генов невелика, аллель-специфическая экспрессия может увеличить диапазон фенотипических вариаций в гибридном геноме и потенциально смягчить гибридную нагрузку подавлением аллелей в отрицательном эпистазе. Эпигенетические метки являются одним из важных механизмов регуляции генов, и эти метки могут служить важным источником вариаций у однополых видов. У размножающихся половым путем видов позвоночных большинство эпигенетических меток сбрасывается при мейозе, а затем еще раз – при оплодотворении (Verhoeven, Preite, 2014). Как изменяются эпигенетические метки в разных поколениях партеногенетических видов, неизвестно, хотя это, вероятно, зависит от того, воспроизводятся ли яйца путем митоза или модифицированного мейоза (Рис. 3). В любом случае, зарождение партеногенетической линии, вероятно, служит эпигенетической перезагрузкой, поскольку как гибридизация, так и полиплоидизация могут вызвать массивный сдвиг эпигенетических меток по всему геному (Rapp, Wendel 2005). Будучи сброшенными, эпигенетические метки могут изменяться по мере изменения окружающей среды. Анализ эпигенетических меток показал, что партеногенетические популяции в различных средах обитания имеют четкие метки, которые могут способствовать их выживанию в этих средах (Castonguay, Angers 2012, Verhoeven, Preite, 2014). В дальнейшем следует изучить, как генная регуляция и эпигенетика способствуют фенотипическим изменениям у партеногенетических позвоночных и позволяют ли они партеногенетическим видам быстро акклиматизироваться к изменяющимся условиям окружающей среды, несмотря на медленные темпы адаптации.

Накопление мутаций. Одним из аргументов в пользу повсеместного распространения полового размножения является способность двуполых популяций лучше очищаться от вредных мутаций и, следовательно, их меньшая генетическая нагрузка (см. раздел 1.1.3). Храповик Мюллера мог бы объяснить, почему однополые виды редки, и почему облигатная однополость является эволюционным тупиком. Многочисленные теоретические и

экспериментальные исследования подтверждают эти классические прогнозы (Desai et al., 2007), но лишь немногие эмпирические исследования изучали накопление мутаций для однополых и двуполых таксонов. В большинстве исследований были отобраны образцы небольшой части генома, и лишь немногие изучали паттерны по всему геному. Чтобы проверить, накапливают ли однополые линии мутации быстрее, чем двуполые, использовались два различных подхода. Во-первых, можно оценить накопление мутаций для кодирующих областей, рассчитав соотношение несинонимичных и синонимичных замен (3N/3S). Поскольку несинонимичные мутации – это изменения в аминокислотной последовательности, они часто считаются вредными. Таким образом, более высокий уровень 3N/3S в однополых линиях против двуполых интерпретируется как свидетельство повышенного накопления мутаций. Во-вторых, можно количественно оценить уровень гетерозиготности между однополыми и двуполыми видами. У однополых видов с течением времени копии аллелей должны становиться более гетерозиготными, поскольку они накапливают независимые мутации. Кроме того, при правильной выборке мы можем проверить наши предположения как для мутаций, разделяющихся в однополых и двуполых популяциях, так и для мутаций, фиксированных в той или иной популяции (например, Hollister et al., 2015; Bast et al., 2018), чтобы вычлнить соответствующие роли отбора, мутации и рекомбинации вариации с течением времени. В обоих подходах результаты были неоднозначными. Доказательства накопления мутаций были обнаружены у однополых улиток, палочников и растений (Neiman et al., 2010; Henry et al., 2012; Hollister et al., 2015; Lovell et al., 2017; Bast et al., 2018). Однако две однополые линии тли не имели признаков повышенного накопления мутаций в митохондриальных генах, и только одна однополая линия имела повышенное накопление мутаций в ядерном гене (Normark, Moran, 2000). Одно общегеномное исследование однополых клещей вопреки ожиданиям показало, что в однополых линиях отбор был более эффективным, чем в двуполых (Brandt et al., 2017). Исследования накопления мутаций у партеногенетических позвоночных встречаются редко (Boussau et al., 2011). Наилучшее доказательство роли клонального наследования в накоплении мутаций у позвоночных получено из не подверженных рекомбинации областей Y- и W-половых хромосом у млекопитающих и пернатых, соответственно. Эти хромосомы многократно эволюционировали (Vicoso, 2019), и в ходе этих независимых эволюций они накапливали мутации и разрушались до такой степени, чтобы принять всего несколько генов, кодирующих белок. Противоречивые результаты в отношении накопления мутаций, вероятно, возникают из следующих трех положений. Во-первых, во многих этих исследованиях было отобрано лишь несколько локусов; таким образом, эти исследования могут быть просто недостаточно обширными. Во-вторых, в некоторых из этих исследований, вероятно, изучались более

молодые однополые линии, в которых эффект накопления мутаций менее заметный и его труднее уловить, чем в более старых линиях. В-третьих, во многих однополых линиях все еще происходит кроссинговер и конверсия генов (см. раздел "Источники генетической изменчивости"), хотя, вероятно, гораздо реже, чем в двуполых линиях. Конверсия генов может уменьшить гетерозиготность, и это, наряду с редким кроссинговером, может противодействовать эффектам однополости (Otto, Barton, 1997). С учетом этих противоречивых результатов, остается неясным, является ли накопление мутаций прямым следствием однополости. Дальнейшие исследования с использованием данных всего генома с более широким охватом однополых таксонов будут иметь ключевое значение для решения давнего вопроса о накоплении мутаций у партеногенетических позвоночных.

Эволюция генома. У партеногенетических форм могут также развиваться широкомасштабные геномные изменения относительно своих двуполых родственников из-за измененного поведения транспозлируемых элементов и сдвигов в источниках отбора в их геномах. *Транспозлируемые элементы (транспозоны)* – это самовоспроизводящиеся геномные единицы, которые обычно считаются паразитами генома, так как они распространяются за счет приспособленности хозяина. В зависимости от своих паттернов вставки транспозоны могут изменять паттерны экспрессии генов, вызывать структурные перестройки и нарушать последовательность кодирования (Kidwell, Lisch, 2000). Как и прогнозировалось при других вредных мутациях, партеногенетические геномы должны быть менее эффективными, чем двуполые геномы при очистке от транспозонов (например, эффект Хилла–Робертсона (Hill, Robertson, 1966)), что в конечном итоге увеличивает плотность транспозонов в геноме. Кроме того, как гибридизация, так и полиплоидизация могут вызвать геномный шок и распространение транспозонов (McClintock, 1984, Wendel, 2000). Однако однополость может также привести к эволюции менее паразитических транспозонов. В двуполых популяциях высокоактивные транспозоны обладают повышенной приспособленностью, поскольку они могут быстро распространяться по популяциям и геномам. В однополых популяциях отсутствие полового размножения постоянно связывает приспособленность генома хозяина с транспозонами, что в конечном итоге может привести к отбору полезных транспозонов и снижению общей нагрузки транспозонами (Bast et al., 2016). Действительно, если нет эволюции полезных транспозонов, то нет улучшения механизмов контроля генома хозяина (например, повышенная скорость удаления) и пролиферация транспозона может привести к вымиранию линии, оставляя после себя только однополые линии с более низкой нагрузкой транспозонами (Nuzhdin, Petrov, 2003). Учитывая, что в спорах высказываются аргументы как за, так и против увеличения распространения транспозонов в партеногенетических геномах, имеются данные, которые показывают, что эти аргументы действуют в разных временных

масштабах, например увеличение нагрузки транспозонами обнаружены у различных однополых видов, таких как палочники, водяные блохи *Daphnia*, коловратки и дрожжи, неоднозначны (Schaack et al., 2010; Bast et al., 2016, 2019). Данные по гиногенетической амазонской моллинезией (*Poecilia formosa*) показали, что между однополыми и двуполыми линиями не было обнаружено существенной разницы в плотности транспозонов (Warren et al., 2018). В дальнейшем изучение плотности транспозонов у партеногенетических видов разного возраста с разным уровнем пloidности поможет понять, как эти факторы влияют на распространение транспозонов.

Ослабленный отбор. Партеногенез может привести к изменениям динамики отбора в геноме, как в целом, так и в отдельных группах локусов. Во-первых, поскольку партеногенез у позвоночных часто приводит к изменениям пloidности, дополнительный набор хромосом обеспечивает новый субстрат для эволюции. Дублирование генов (или геномов) может привести к неофункционализации, субфункционализации, псевдогенизации и потере генов (Lynch, Walsh, 2007). Хотя ни одного случая среди гибридных клональных форм не было обнаружено, тем не менее, у других полипloidных видов, таких как у тетрапloidного хлопчатника (*Gossypium*), наблюдались изменения в функции генов в копиях (Adams et al., 2003b). Во-вторых, предполагается, что половой отбор и половые конфликты являются основными факторами различий в экспрессии генов, наблюдаемых между полами у различных видов (Parsch, Ellegren, 2013). Соответственно, виды с более слабым половым отбором или половым конфликтом также демонстрируют сниженный половой диморфизм в экспрессии генов (Harrison et al., 2015). Можно ожидать аналогичную картину в партеногенетических линиях, в которых нет полового отбора. Эта гипотеза была проверена только на палочковых (*Phasmatodea*). Удивительно, но гены двуполых видов, имеющие отклонение экспрессии в сторону самки, у однополых самок продемонстрировали снижение экспрессии, в то время как гены с отклонением в мужскую сторону продемонстрировали повышенную экспрессию (Parker et al., 2019). Как это может повлиять на партеногенетических позвоночных – и могут ли эти изменения быть вызваны исключительно эпигенетическими, а не генетическими факторами – остается открытым вопросом.

Наконец, потеря некоторых признаков при партеногенезе может также привести к деградации генов, кодирующих эти признаки. В зависимости от того, как партеногенетические формы производят зиготы (Рис. 3), можно предсказать деградацию генов, связанных со специфическими для мужского пола процессами (например, сперматогенез) или генов, связанных с мейозом и половыми признаками в целом (van der Kooij, Schwander, 2014). В поддержку этой гипотезы, вплоть до настоящего времени некоторые однополые геномы беспозвоночных (например, мраморные раки (*Procambarus virginalis*) и нематода

Caenorhabditis briggsae) демонстрировали псевдогенизацию и потерю таких генов (Gutekunst et al., 2018, Yin et al., 2018). Однако у амазонской моллинезии не было найдено подтверждений потери этих генов, что означает относительно недавний переход этого вида к однополости (Warren et al., 2018).

1.1.6 Концепция географического партеногенеза

По сравнению с двуполыми видами, партеногенетические формы часто имеют более широкое распространение и встречаются в периферийных частях ареала их двуполых предков, на более высоких широтах и высотах, в более открытых районах, на островах и в неблагоприятных местах обитания (Kearney et al., 2003; Strasburg et al., 2007; Petrosyan et al., 2019). Кроме того, у близкородственных однополых и двуполых видов часто имеются текущие неперекрывающиеся ареалы. Этот общий паттерн известен как географический партеногенез (Kearney, 2005). В этом разделе представлены геномные, исторические и экологические объяснения географического партеногенеза у позвоночных.

Геномное объяснение географического партеногенеза. С учетом того, что большинство партеногенетических позвоночных возникли в результате гибридизации, гетерозис сам по себе может объяснить, почему они населяют периферийные части ареалов или области с характеристиками, промежуточными по отношению к тем, которые занимают их родительские двуполые виды (Kearney 2005; Petrosyan et al., 2019). Кроме того, многие партеногенетические виды позвоночных также являются полиплоидными. Увеличение плоидности за счет возвратного скрещивания с одним из родителей может привести к генетической вариации и последующей дифференциации ниш, что позволит колонизировать новые районы, включая места обитания с суровыми условиями (Avisé, 2008). Вместе гибридизация и полиплоидизация порождают уникальные комбинации генетических вариаций у партеногенетических видов, которые затем могут быть отсортированы в соответствии с двумя основными гипотезами, дающими геномное объяснение распространенности географического партеногенеза. Обе эти гипотезы предполагают, что партеногенетические виды состоят из множества генотипически различных клонов, что подтверждается находками нескольких партеногенетических позвоночных, таких как *Lepidodactylus lugubris* (Murakami, Hayashi, 2019). Гипотеза "общецелевого" генотипа (general-purpose genotype, GPG) утверждает, что такой генотип способен производить различные фенотипы в различных условиях окружающей среды, поэтому экологические допуски у разных клонов могут различаться. Естественный отбор благоприятствует тем генотипам со средними и широкими допусками, которые выходят за пределы генотипов двуполых особей, позволяя партеногенетическим формам занимать не только ту же среду обитания, что и родительские особи, но и пограничные области вне прямой

конкуренции с двуполыми особями. Гипотеза вариаций замороженных экологических ниш (frozen-niche variation, FNV) предполагает, что клональные линии с перекрывающимися нишами друг друга или с двуполыми видами вымрут из-за конкуренции и что сохранятся специализированные клоны с более специализированными экологическими нишами (Vrijenhoek, 1979, 1984). В таком случае однополый вид может состоять из нескольких экологически различных клонов, как это видно на примере *L. lugubris* (Bolger, Case, 1994). Эти две гипотезы не обязательно являются взаимоисключающими, поскольку партеногенетический вид может быть представлен разными универсальными (общецелевыми) клонами (что предполагает GPG) и узкими фенотипам (что предполагает FNV). Действительно, эмпирические экологические и генетические данные, как по беспозвоночным, так и по позвоночным партеногенетическим видам, частично, подтверждают обе гипотезы (Avice, 2008, Vrijenhoek, Parker 2009). В дальнейших исследованиях можно изучить соответствующие роли и вклад в эволюции ниши однополого способа размножения, гибридизации и полиплоидизации.

Экологические и исторические объяснения географического партеногенеза. В географическом партеногенезе однополые виды часто занимают места обитания, отличные от занимаемых двуполыми видами, что предполагает, что однополые виды занимали уникальные экологические ниши, отделив их от своих двуполых предков. У многих однополых видов эволюция ниш ограничена способом размножения. Для многих гиногенетических и гибридогенетических видов требуется сперма самцов, и необходимо некоторое пересечение со своими двуполыми предками. Напротив, виды с истинным партеногенезом больше не нуждаются в мужском геноме и, таким образом, способны колонизировать области, свободные от своих двуполых родственников. Учитывая это, гиногенетические, гибридогенетические и клептогенетические виды должны проявлять больший консерватизм в отношении экологической ниши, чем формы с истинным партеногенезом, как это видно с гиногенетической амазонской моллинезией (*Poecilia formosa*) (Costa, Schlupp, 2010) и клептогенетическими амбистомами (*Ambystoma*) (Greenwald et al., 2016) по сравнению с партеногенетические рокамптонскими векоподвижными гекконами (*Heteronotia binoei*) (Kearney et al., 2003) и кавказскими скальными ящерицами (*Darevskia*) (Tarkhnishvili et al., 2010; Petrosyan et al., 2019). Кроме того, поскольку партеногенетические линии не нуждаются во взаимодействии с двуполыми особями, они избегают связанных с копуляцией рисков (Daly, 1978), включая повышенное хищничество и паразитизм, как это наблюдается у ящериц *Darevskia* (Arakelyan et al., 2019). Меньшее количество биотических взаимодействий также позволяет партеногенетическим видам расширить свою экологическую нишу и, следовательно, распространение в периферийных районах, особенно с их высокими темпами

размножения (двойное демографическое преимущество; см. Рис. 2). Во всех исследованиях однополых позвоночных мы находим доказательства, как расхождения ниш, так и консерватизма, в зависимости, как от однополого способа размножения, так и от гибридного происхождения (Kearney et al., 2003; Strasburg et al., 2007; Costa, Schlupp, 2010; Tarkhishvili et al., 2010; Frietas et al., 2016; Greenwald et al., 2016; Petrosyan et al., 2019). В дальнейших исследованиях можно объединить моделирование экологических ниш и отбор образцов на местах, чтобы определить, как часто географический партеногенез следует из дифференциации ниш. Биогеографическая история большинства позвоночных партеногенов может также объяснить широкое распространение географического партеногенеза. Наше понимание эволюционной истории партеногенеза позвоночных происходит из филогеографических исследований, которые интегрировали как популяционные генетические данные, так и модели экологических ниш. Эти исследования показывают, что в плейстоценовом периоде климатические циклы привели к вторичному контакту между расходящимися (с точки зрения геномики) двуполыми видами, что в свою очередь привело к гибридизации, породившей множество однополых линий (Arakelyan et al., 2022). В межледниковый период сложилась новая среда обитания, что впоследствии обеспечило экспансию партеногенетических видов (Kearney, 2005), как видно на примере партеногенетического австралийского геккона *H. binoei* (Strasburg, Kearney 2005; Strasburg et al., 2007) и кавказских скальных ящериц *Darevskia* (Freitas et al., 2016; Ryskov et al., 2017). В дальнейшем мы можем опираться на эти фундаментальные исследования, чтобы понять геномную основу географического партеногенеза, соотнося общегеномные паттерны вариации с данными окружающей среды; такие исследования также позволят нам прогнозировать судьбу партеногенетических линий в изменяющихся климатических условиях (Bay et al., 2018).

1.2 Партеногенез у рептилий

1.2.1 Происхождение и эволюция партеногенеза у рептилий

Среди более чем 6000 описанных видов ящериц (Uetz, 2021) менее 1% размножается партеногенетически (Dawley, 1989). Большинство таких видов принадлежат двум большим кладам (подотрядам) Гекконообразные (Gekkota) (только у семейства Гекконовые – Gekkonidae) и Сцинкообразные (Scincomorpha) (обнаружены у Гимнофтальмусов (Gymnophthalmidae), Настоящих ящериц (Lacertidae), Сцинков (Scincidae) Ночных ящериц (Xantusiidae) и Тейид (Teiidae) (Vrijenhoek et al., 1989; Adams et al., 2003a; Malysheva et al., 2007; Avise, 2008; Kearney et al., 2009). Однако отдельные случаи факультативного партеногенеза были описаны среди других видов отряда чешуйчатых) Avise, 2008; Lampert, 2008; Kearney et al., 2009; Booth et al., 2011; Neaves, Baumann, 2011). Как правило, указанные виды ящериц имеют гибридное происхождение. Межвидовая гибридизация — это распространенное явление среди растений и животных (Mallet, 2007). Гибридное потомство близкородственных видов в первом поколении нередко сохраняет способность к скрещиванию с одним или обоими родительскими видами. Гибриды более отдалённых видов, как правило, либо стерильны, либо такое скрещивание приводит к смерти эмбриона. В некоторых случаях гибридизация создаёт репродуктивную изоляцию и формирует новые гибридные виды (Mavárez et al., 2006). Большинство партеногенетических рептилий демонстрируют наглядный пример выполнения модели происхождения и эволюции, известной под названием «сетчатая эволюция» (Рис. 4) (Боркин, Даревский 1980; Васильев 1985; Moritz 1991).

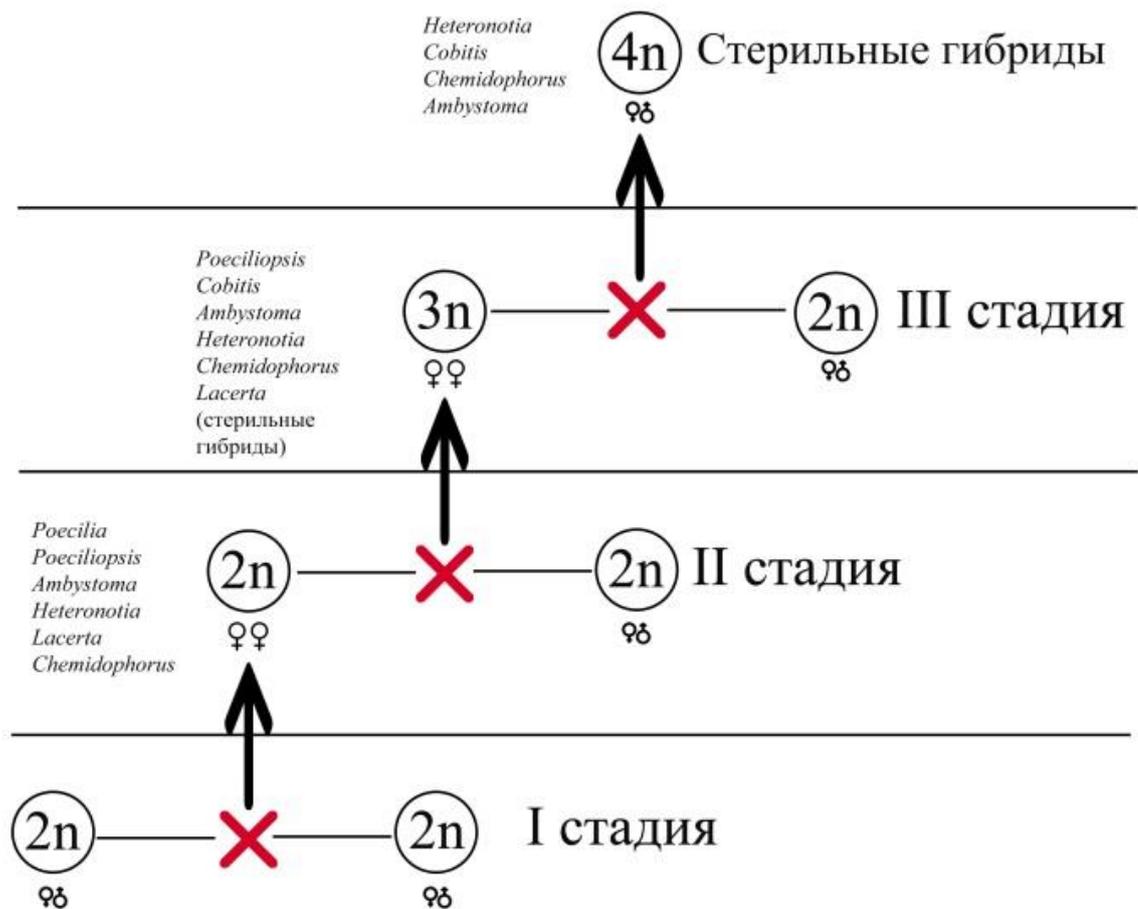


Рисунок 4 – Схема гибридогенного видообразования (сетчатой эволюции) у некоторых однополых видов рыб (*Cobitis*, *Poecilia*, *Poecillopsis*), земноводных (*Ambystoma*) и ящериц (*Lacerta*, *Cnemidophorus*, *Heteronotia*). Модификация схемы (Дарвеский, 1993).

Из рисунка 4 видно, что на стадии I между близкими двуполыми формами происходит акт гибридизации, который приводит к образованию диплоидного партеновида (гибридогенез и гиногенез у рыб и лягушек, партеногенез у ящериц). На стадии II происходит формирование триплоидных гибридов в результате скрещивания самок партеногенетического вида с самцами одного из родительских видов. Данное скрещивание приводит к образованию нового, уже триплоидного однополого вида (примерами могут служить амбистомы, жабы и рыбы, размножающиеся при помощи гиногенеза, или партеногенетические ящерицы). Поскольку триплоидные гибридные самки, например амбистом, могут производить диплоидные гаметы и спариваться с самцами одного или обоих родительских видов, то в результате могут образовываться тетраплоидные мужские и женские гибриды (III стадия). У пресмыкающихся, судя по имеющимся данным, тетраплоидные самцы стерильны. Тетраплоидные гибридные самки способны спариваться с диплоидными самцами с образованием пентаплоидов. Но вопрос о том, могут ли тетраплоиды успешно переходить от клонального размножения к

половому, тем самым оканчивая цикл сетчатого видообразования, остается нерешенным. Однако партеногенетические виды рептилий появлялись не только в результате межвидовой гибридизации. Существуют случаи негибридного или «спонтанного» возникновения партеногенеза (Cuellar, 1974). Например, такое характерно для двух видов ночной ящерицы рода *Lepidophyma* в районах Коста-Рики и Панамы (Sinclair, 2010). Механизм данного явления изучен слабо, но считается, что в его основе лежит накопление спонтанных мутаций (Suomalainen et al., 1987; Bullini, 1994; Johnson, Leefe, 1999).

1.2.2 Сетчатое видообразование у кавказских скальных ящериц рода *Darevskia*

Кавказские скальные ящерицы рода *Darevskia* (Arribas, 1999) входят в комплекс *saxicola* (Murphy et al., 1997) и насчитывают 26 двуполых и 7 однополых видов, обитающих на территории Армении, Грузии, Азербайджана и сопредельных районах Ирана и Турции (Uzzell, Darevsky, 1975; Freitas et al., 2016; Uetz et al., 2021). Теория «сетчатого видообразования» вполне применима к происхождению партеновидов этих ящериц – их возникновение определила гибридизация четырех бисексуальных видов, различные комбинации форм и обусловили появление видов с партеногенезом (Даревский, 1993). Таблица 1.

Таблица 1 Родительские виды для семи партеногенетических видов рода *Darevskia* (Moritz et al., 1992; Fu et al., 2000a)

Однополый вид	«Материнский» вид	«Отцовский» вид
<i>D. rostombekowi</i>	<i>D. r. raddei</i> *	<i>D. portschinskii</i> **
<i>D. armeniaca</i>	<i>D. mixta</i>	<i>D. valentini</i>
<i>D. dahli</i>	<i>D. mixta</i>	<i>D. portschinskii</i>
<i>D. unisexualis</i>	<i>D. r. nairensis</i>	<i>D. valentini</i>
<i>D. sapphirina</i>	<i>D. r. raddei</i> или <i>D. r. nairensis</i>	<i>D. valentini</i>
<i>D. bendimahiensis</i>	<i>D. r. raddei</i> или <i>D. r. nairensis</i>	<i>D. valentini</i>
<i>D. uzzelli</i>	<i>D. valentini</i>	<i>D. nairensis</i>

* С помощью морфологического и молекулярно-генетического анализа в видовом комплексе *Darevskia raddei sensu lato* было выявлено два подвида (*D. raddei nairensis* и *D. raddei raddei*), (Moritz et al., 1992; Grechko et al., 1997; Гречко и др., 1998; Рябина и др., 1998; Murphy et al., 2000a; Омельченко и др., 2016).

** У *D. portschinskii* (Kessler, 1878) был описан подвид *Darevskia portschinskii nigrita* (Bakradze, 1976) Однако существует ограниченное количество данных молекулярно-генетического, цитологического и морфологического анализов для выделения формы *Darevskia portschinskii nigrita* в отдельный подвид и, согласно Bischoff, W. (2003), форма остается номинальным подвидом.

Версия о подобном происхождении партеновидов рода ящериц *Darevskia* имеет как минимум два подтверждения: высокая фиксированная гетерозиготность аллозимных локусов; результаты, полученные посредством анализа митохондриальной ДНК (Moritz et al., 1992; Murphy et al., 1997).

Самцы одного двуполого вида являются «отцовским» видом, а самки – «материнским». Прямой анализ геномной ДНК партеногенетических видов и его сравнение с ДНК предполагаемых родительских видов может доказать факт их гибридного происхождения – подобное исследование было проведено и опубликовано в 1992 году (Moritz et al., 1992) - в результате сравнения полиморфизма мт-ДНК партеновида и особей предполагаемого двуполого родительского вида, были установлены «материнские» родительские виды. Для выявления «отцовских» видов использовался аллозимный анализ (Moritz et al., 1992). Так для каждого партеновида рода *Darevskia* были найдены родительские виды (таблица 1). Тот факт, что мт-ДНК партеновида имеет высокую схожесть с мт-ДНК предполагаемых родительских видов рода *Darevskia* позволяет утверждать, что партеногенез у них возник относительно недавно – от 6 до 13 тыс. лет назад. На большей части ареала однополые виды этих ящериц пространственно изолированы от двуполых «родителей», однако, есть места, где особи этих видов обитают совместно (зоны симпатрии), что ведет к образованию стерильных триплоидных гибридов (2 генома от материнской особи и 1 – от отцовской особи) обоих полов (Darevsky, 1993). Стоит отметить, что однополые виды этого рода ящериц нередко обитают на территориях, которые для бисексуальных форм были бы неблагоприятными, лучше приспособиваясь к условиям среды обитания. Данные виды скальных ящериц самовоспроизводятся из поколения в поколение, не требуя повторных актов гибридизации для поддержания своей численности (Fu et al., 1998).

1.2.3 Изучение изменчивости и клонального разнообразия однополых видов рода *Darevskia*

Оценка клонального и генетического разнообразия партеновидов является важной задачей в рамках концепции сетчатой эволюции. Аллозимный анализ и анализ мт-ДНК показали, что популяции однополых видов рептилий в разной степени имеют мультиклональную структуру. Так, например, *Heteronotia binoei* семейства Gekkonidae имеет высокий уровень варибельности аллозимных локусов, так же, как и другие представители этого семейства (Moritz et al., 1989a). Изучение аллозимных локусов у ящериц рода *Cnemidophorus* так же выявил генетическую неоднородность (Cole et al., 1988; Moritz et al., 1989b). Однако не всегда выявляется большое количество клонов в популяциях партеновидов – можно предположить, что невысокая клональная варибельность связана с видовой

специализацией и связью генотипа того или иного клона со средой, занятие им экологической ниши. Как уже было сказано ранее, образовались партеногенетические виды рода относительно недавно – от 6 до 13 тыс. лет назад на территории Кавказа (Moritz et al., 1992; Darevsky, 1993). Фенотипически партеновиды рода *Darevskia* достаточно однородны, это выражается в окраске и рисунке туловища, но у отдельных видов все-таки была выявлена морфологическая изменчивость. Примером могут стать партеногенетический вид *D. dahli*, в популяциях которых было выявлено несколько вариантов окраски нижней части тела. Обычная окраска для этого вида является бледно-желтая, однако были выявлены особи с ярко-желтой окраской, которые отличались сравнительно меньшей плодовитостью и устойчивостью к засушливым условиям (Murphy et al., 1997). В свою очередь данные «морфологические» формы могут не совпадать с клональными линиями, которые выявляются в результате молекулярно-генетических исследований (Даревский, 1993). Для диплоидных партеновидов рода *Darevskia* были установлены низкая вариабельность мт-ДНК и низкий уровень морфологической изменчивости среди клонов, так же выявлена высокая фиксированная гетерозиготность (при анализе аллозимных локусов) (Кан и др., 1998). Научные исследования нескольких десятков аллозимных локусов у *D. armeniaca*, *D. dahli* и *D. unisexualis* позволили установить, что в рамках каждого из видов есть клон, получивший наибольшее распространение (хотя в ряде популяций встречаются единичные случаи редких клонов) (MacCulloch et al., 1995; MacCulloch et al., 1997; Murphy et al., 1997; Fu et al., 1998). Л. А. Куприяновой в ходе цитогенетического анализа был сделан вывод о редкости перехода к партеногенезу в этой группе и возможной связи этого с препятствием гибридизации факторов генетического и филогенетического характера (Курпянова 1989; Куприянова 1997; 1999). Также есть данные, подтверждающие роль филогенетических факторов в качестве ограничителя образования партеноформ некоторых других видов ящериц (Kearney et al., 2003; Manriquez-Moran et al., 2014). Исследования семи видов рода *Darevskia*, трех парагенетических и четырех обоеполых родительских, позволило установить факт морфологических отличий кариотипов половых хромосом (Курпянова, 1989) и возможность использования признаков кариотипов, как критерия определения родственных взаимоотношений и видообразования. Полученные цитогенетические данные коррелируют с исследованиями филогении рода, использующими иные методы анализа. Так, вопросы, касающиеся происхождения партеногенеза у кавказских скальных ящериц и генетической дивергенции среди бисексуальных ящериц комплекса *Darevskia raddei*, были рассмотрены с использованием последовательностей митохондриального гена цитохрома b, а также электрофореза белков (MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 1996).

1.3 Современные методы моделирования пространственного распространения и экологических ниш видов

С развитием геоинформационных систем и биоинформатических методов в экологических и зоологических исследованиях произошел существенный рывок, который связан с созданием и развитием моделей распределения видов (Species Distribution Modeling, SDM) (Guisan, Zimmermann, 2000; Hirzel et al., 2002; Araújo, Guisan, 2006; Franklin, 2009) и экологических ниш видов (Ecological Niche Modeling, ENM) (Soberón, Peterson, 2005; Soberón, 2007). Особую роль в формировании направления экологического моделирования ареалов видов сыграло представление ареала, как географической проекции экологической ниши Хатчинсона (Hutchinson, 1957). За последние 20 лет, в результате развития этой концепции, было создано большое количество подходов, о чём свидетельствует существенный рост научных публикаций. До 2008 года по данной тематике существовало 2333 опубликованные работы (Lobo et al., 2010), однако после этого года количество таких работ увеличилось в десятки раз. К концу 2022 года, по данным Scopus зарегистрировано 11069 работы в сфере моделирования потенциальных ареалов, содержащих ключевое слово «SDM», и 2256, посвященных моделированию экологических ниш (ENM) (Scopus.com). Методы экологического моделирования ареалов традиционно используют для решения задач биогеографии и экологии (Guisan, Thuiller, 2005; Elith et al., 2011; Carvalho, Lama, 2015), однако эти подходы активно применяются в ландшафтной экологии (Amici et al., 2015), биологии сохранения редких и исчезающих видов (Bernardes et al., 2013; Brambilla et al., 2013 Рожнов и др., 2018), морской биологии (Bouchet, Meeuwig, 2015; Crafton, 2015), палеонтологии (Stigall, Brame, 2014 Gavin et al., 2014), экологии растений (Gelviz-Gelvez et al., 2015), общественного здравоохранения (Ceccarelli, Rabinovich, 2015), восстановительной экологии (Fernández, Morales, 2016) и изучении последствий вселения инвазионных видов (Mori et al., 2019; Wan et al., 2019). В целом ENM и SDM обычно используются для решения таких задач как: (1) оценка относительной пригодности местообитаний, которые в настоящее время занимают исследуемые виды, (2) оценка относительной пригодности местообитаний на территориях, где исследуемые виды в настоящее время не встречаются, (3) оценка потенциальных изменений пригодности местообитаний в связи со сценариями изменения окружающей среды, и (4) оценка экологической ниши вида (Warren, Seifert, 2011). Однако все эти методы сопряжены с присущими им проблемами. Размер выборки (Stockwell, Peterson 2002; Elith et al., 2006; Hernandez et al., 2006), смещение (не случайный выбор) распределения точек находок (ТН) (sample bias) (Guisan et al., 2006; Segurado et al., 2006) и географическая точность записей ТН (Hernandez et al., 2006) могут существенно повлиять на эффективность

моделирования. Кроме того, вопрос масштаба является неотъемлемой частью всех методов моделирования (Huettmann, Diamond, 2006; Guisan et al., 2007). С практической точки зрения, все вышеперечисленные факторы взаимосвязаны, поэтому требуют от исследователя принятия решений и экологической интерпретации полученных данных (Elith, Leathwick 2009; Лисовский и др., 2020a). Например, существуют очевидные компромиссы между размером выборки и кластеризацией (неравномерным распределением) записей ТН (Segurado et al., 2006), когда приходится выбирать между полным, но кластеризованным или случайным, но сокращенным набором данных, поскольку кластеризованные полевые наблюдения обычно приводят к пространственно автокоррелированным данным. Еще одна проблема касается использования опубликованных данных и записей видов из коллекций, в данном случае могут быть проблемы с точной географических координат, корректностью определения вида и времени сбора материала (Hijmans et al., 2005; Reese et al., 2005 Elith et al., 2006; Kaliontzopoulou et al., 2008).

1.3.1 Моделирование распространения и экологических ниш видов: правильное понимание концепций

Стремительный рост научных публикаций и увеличение количества методов и подходов к моделированию закономерно внесли путаницу в таких определениях, как моделирование распределения видов (SDM) и моделирование экологических ниш видов (ENM). Многие авторы посвятили этой проблеме свои обзоры (Peterson, 2006; Elith, Leathwick, 2009; Franklin, 2010; Sillero, 2011; Araújo, Peterson 2012; Warren, 2012), однако единой точки зрения по этому вопросу до сих пор нет (Peterson, Soberón, 2013). Путаница в терминологии в основном связана с тем, что любой современный подход в моделировании, в той или иной мере, может быть использован как для исследования экологической ниши (ENM), так и предсказания распределения/распространения видов (SDM) (Guisan et al., 2017). Часть авторов считает эти термины синонимами (Guisan, Zimmermann, 2000; Franklin, 2013), Элит и Летвик в своем обзоре (Elith, Leathwick 2009) предлагают использовать нейтральную формулировку для этих двух терминов, а такие авторы, как Петерсон и Соберон (Peterson, Soberón, 2013), а также Уоррен (Warren, 2012) в своих работах выступают за разделение этих терминов. Петерсон и Соберон в своем обзоре (Peterson, Soberón, 2013) указали на то, что SDM больше ориентирован на географическое распространение видов и предпочитает избегать чрезмерной интерпретации экологической значимости модели. Использование SDM, например, для оценки инвазивного потенциала видов или воздействий глобальных изменений окружающей среды на потенциал распространения видов, требует явной оценки экологической ниши видов и, должно подпадать под термин ENM. Моделирование экологических ниш (ENM), как

правило, сосредоточено на подмножестве всех измерений экологической ниши, которое определяется в измерениях с «грубым» разрешением, которые относительно не связаны популяционными процессами рассматриваемого вида и такое моделирование уделяет больше внимания оценке параметров фундаментальных экологических ниш. Особого внимания заслуживает концепция, предложенная Руне Хальворсеном (Halvorsen, 2012). Суть ее заключается в разделении подходов на моделирование пространственного предсказания (spatial prediction modelling), где важно сохранить соответствие между предсказаниями модели и реальным распределением вида в географическом пространстве и моделирование экологической реакции (ecological response modelling), т.е. поиск и понимание общих закономерностей в экологической реакции вида на независимые переменные среды и сравнении видов в пространстве этих переменных (Halvorsen, 2012). В целом эта концепция согласуется с разделением SDM и ENM Петерсона и Соберона (Peterson, Soberón, 2013), где так же важным положением, лежащим в основе разделения понятий SDM и ENM, является различие между географическим и экологическим пространством. Если географическое пространство определяется двумерными координатами карты или трехмерными цифровыми моделями рельефа, то экологическое пространство потенциально многомерно и определяется набором экологических предикторов (Elith, Leathwick, 2009). Также к терминологическим вопросам можно отнести путаницу в понятиях «распределение» и «распространение» видов. Термин «распространение» относится к обширной (и часто сплошной) области присутствия вида. Хотя, даже в пределах сплошного ареала вид не заселяет его равномерно, выбирая те или иные его участки. В связи с этим, термин «распределение» может быть отнесен к описанию вариаций присутствия вида в рамках его области распространения (ареала). Так, например, область обитания скальной ящерицы *D. rostombekowi* на Кавказе будет распространением, а ее обитание в масштабах отдельных локалитетов в Армении (например, Дилижан или Спитак) – распределением.

1.3.2 Обобщенные регрессионные модели

Модели пространственного распределения (SDM), как мы их понимаем сегодня, возникли, в результате объединения двух направлений научной деятельности: статистических методов, которые применялись для полевых исследований местообитаний видов и геоинформационных систем (ГИС). Первое направление, это экологические исследования взаимосвязей между видами и местообитаниями, сначала в значительной мере опиравшиеся на линейную множественную регрессию и дискриминантный анализ (Stauffer, 2002). Это направление существенно улучшилось благодаря новым методам регрессии, которые обеспечили последовательную обработку множества фактических данных о присутствии-

отсутствии и обилия видов, в зависимости от переменных среды обитания (Elith, Leathwick, 2009). Два метода регрессионного анализа стали активно развиваться в этом направлении – обобщенные линейные модели (Generalized Linear Model, GLM) и обобщенные аддитивные модели (Generalized Additive Model, GAM) (Guisan et al., 2002; Heegaard, 2002; Pearce, Boyce, 2006). Обобщенные линейные модели (GLM) обычно использовались в ранних анализах данных присутствия-отсутствия, часто с простыми аддитивными линейными комбинациями параметров среды. Поскольку нелинейные реакции видов на окружающую среду были признаны обычным явлением (Austin et al., 1990), всё больше исследований включало квадратичные, кубические или другие параметрические преобразования. Обобщенные аддитивные модели (GAM) похожи на GLM, но используют определяемые данными сглаживающие диаграммы рассеяния для описания нелинейных откликов. Они обеспечили полезную дополнительную гибкость для выбора экологически реалистичных настроек в SDM (Elith, Leathwick, 2009). Второе направление, это развитие подходов к ГИС моделированию распределения видов, которые использовали простые выпуклые географические оболочки для экологического представления видов в пространстве. (Nix, 1986). В одном из самых ранних случаев применения этого комплексного подхода, Ферриер (Ferrier et al., 2002) применил GLM (логистическую регрессию) для прогнозирования распространения рufийской кустарниковой птицы *Atrichornis rufescens* (Ramsay, 1867), используя известные записи о местонахождении этого вида, а также нанесенные на карту и смоделированные переменные окружающей среды. В целом регрессионные модели широко применялись для растений (Leathwick, 2001; Frescino et al., 2001), рыб (Beger, Possingham, 2008), амфибий (Johnson et al., 2002; Elith et al., 2010), рептилий (Compton et al., 2002), птиц (Caprio et al., 2009) и млекопитающих (Jaberg, Guisan, 2001).

Несмотря на успешное применение этих моделей одной из главных проблем GLM является необходимость наличия данных об отсутствии вида. В большинстве исследований, например посвященных мобильным видам животных, получить такие данные трудно, поэтому многие исследователи используют псевдо-отсутствия (pseudo-absence). Точки псевдо-отсутствий отражают условия, в которых с большой вероятностью вид отсутствует. Надежность псевдо-отсутствий зависит от характеристики исследуемого вида (Hirzel et al., 2001), его численности (Kéry et al., 2009) и методов сбора данных (MacKenzie, Royle, 2005). Способ получения псевдо-отсутствий является сложным и дискуссионным (Chefaoui, Lobo, 2008; Franklin, 2010) в его основе, в большинстве случаев лежит рандомизация (случайная выборка из большого набора сайтов) (Keating, Cherry, 2004). Моделирование при помощи GLM и GAM подходит только в том случае, если наблюдения (точки находок) являются независимыми (Hosmer, Lemeshow, 2000; Zuur et al., 2010). Во всех случаях, когда

наблюдается временная или пространственная автокорреляция (данные не являются независимыми) применяются, обобщенные линейные смешанные модели (Generalized Linear Mixed Effect Models, GLMM) Смешанные модели (GLMM) представляют собой дальнейшее и более фундаментальное расширение исходной регрессионной модели. В общих чертах они похожи на обобщенные линейные модели, но линейный предиктор содержит как фиксированные (все уровни интересующего эффекта известны и представлены), так и случайные эффекты (уровни эффекта считаются случайными выборками из совокупности значений эффектов) (Venables, Dichmont, 2004). Ключевые структурные особенности GLM (ненормальное распределение ошибок, аддитивные члены, нелинейные функции) по-прежнему полезны и являются частью многих современных методов, например модели максимальной энтропии (MaxEnt) (Phillips et al. 2006).

1.3.3 Максимальная энтропия

Программный пакет MaxEnt (Phillips et al., 2006) обрел широкую популярность в моделировании потенциального распределения видов. Начиная с 2006 года, использование MaxEnt росло экспоненциально (Morales et al., 2017). По базе данных Scopus число публикаций в 2021 году достигло 800 (Scopus.com), такое количество научных работ указывает на то, что MaxEnt является одним из предпочтительных методов прогнозирования потенциального распределения видов среди исследователей (Merow et al., 2013). Широкое использование метода обусловлено несколькими причинами: 1) простота использования и понятные настройки, которые позволяют осуществлять более тщательный контроль полученных результатов; 2) возможность создавать модели, используя данные о присутствии видов и набор экологических переменных как количественных, так и категориальных предикторных переменных (Elith et al., 2010); 3) прогнозные модели (при соблюдении необходимых условий) имеют высокую точность (Elith et al., 2011) даже при небольшом количестве известных точек присутствия (ТН) (около 30). Благодаря этим особенностям MaxEnt применяется для создания моделей потенциального распространения редких и находящихся под угрозой вымирания видов (Clements et al., 2012), построения прогнозных карт при различных сценариях глобального изменения климата (Yin et al., 2022), изучение пригодных местообитаний видов в условиях палеоклимата (Title, Bemmels, 2017), а так же широко применяется для изучения динамики ареалов инвазионных видов (Callen, Miller, 2015).

В основе программы лежит принцип максимальной энтропии, который оценивает потенциальное распределение вида путем нахождения распределения с максимальной энтропией (т.е. наиболее близкого к равномерному), с ограничением, что ожидаемое значение

каждой предикторной переменной при таком способе оценки распределения должно соответствовать ее эмпирическому среднему значению (Phillips et al., 2004, 2006; Phillips, Dudík, 2008). В качестве входных данных MaxEnt использует точки присутствия видов (ТН), а также набор экологических предикторов в рамках заданной пользователем области изучения (экстента), который имеет сетчатую структуру. С помощью итерационного алгоритма, MaxEnt создает выборку равномерно распределенных фоновых точек в рамках области изучения, которые он противопоставляет местам присутствия, изначально с нулевым коэффициентом прироста, то есть точки присутствия и фоновые точки равны между собой. Прирост является мерой схожести выборок и показывает, насколько различаются средняя вероятность выборки по сравнению с вероятностью случайного фонового пикселя. Алгоритм последовательно обновляет веса предикторов до тех пор, пока они не примут оптимальное потенциальное распределение, а прирост окончательной модели можно интерпретировать как меру того, насколько лучше прогнозируемое распределение соответствует точкам выборки по сравнению с теоретическим равномерным распределением (Phillips et al., 2004, 2006; Phillips, Dudík, 2008). Результатом работы MaxEnt является расчет экспоненциальной функции, аргументами которой являются частные функции отдельных предикторов с коэффициентами, оценивающими вклад соответствующего экологического фактора (Шитиков, 2021).

Простота использования и понятные настройки, необходимые для запуска MaxEnt, приводят к тому, что многие исследователи используют его как «черный ящик», несмотря на растущее число доказательств того, что использование MaxEnt с настройками параметров по умолчанию (т.е. с автофункциями) не обязательно приведет к созданию наилучшей модели, а результаты могут быть основаны на слишком сложных или слишком упрощенных моделях (Shcheglovitova, Anderson, 2013; Syfert et al., 2013). В качестве настроек MaxEnt имеет два основных изменяемых параметра – классы признаков и множитель регуляризации. Класс признаков соответствует математическому преобразованию различных ковариат (переменных), используемых в модели, что позволяет моделировать сложные взаимосвязи (Elith et al., 2010). Множитель регуляризации – это параметр, который добавляет новые ограничения, другими словами, это штраф, накладываемый на модель. Множитель игнорирует высокие коэффициенты независимых переменных, принуждая модель фокусироваться на наиболее важных независимых переменных, что дает дополнительный эффект, помогающий устранить мультиколлинеарность (Phillips et al., 2006). Кроме возможных ошибок и предвзятостей (sampling bias) при сборе входных данных (ТН) и генерации фоновых точек (background data) подход MaxEnt может также характеризоваться излишней подгонкой обучающих данных. Ошибки начальной выборки точек могут привести к искажению интересующей биологической закономерности, в то время как другие настройки больше

вливают на репрезентативность этой закономерности (Merow et al., 2013), поэтому для получения точных моделей необходимо предотвращать чрезмерную сложность и/или чрезмерную подгонку, контролируя интенсивность выбранных классов признаков, используемых для построения модели (Elith et al., 2010; Shcheglovitova, Anderson, 2013, Лисовский 2020b).

1.3.4 Методы ординации

Методы определения экологической ниши и оценки различий между нишами обычно опираются либо на модели распределения видов (SDM) (Guisan, Thuiller, 2005), либо на методы ординации (Thuiller et al., 2005; Hof et al., 2010). Техника ординации позволяет напрямую сравнивать отношения между видом и его средой обитания в экологическом пространстве, используя различные приемы для построения синтетических осей из соответствующих экологических переменных (Jongman et al., 1995). На данный момент, ординация широко распространена в экологических исследованиях наряду с SDM методами (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2006; Hernandez et al., 2006; Kaliontzopoulou et al., 2008; de Pous et al., 2011; Di Cola et al., 2017; Ćorović et al., 2018). Подробное сравнение методов SDM и ординации для оценки перекрытий экологических ниш представлено в обзоре Брунниманна с соавторами (Broennimann et al., 2012). Результаты их исследования показали, что для исследования перекрытия ниш ни один из методов SDM не превзошел по производительности методы ординации. Однако, в отличие от ординации, SDM могут выбирать и ранжировать переменные в соответствии с их важностью для разграничения ниши. Таким образом, SDM можно использовать для определения переменных, которые тесно связаны с процессами, определяющими распространение видов, исключая при этом переменные, которые не различают присутствие и отсутствие.

Наиболее известным из этих методов является анализ главных компонент (Principal component analysis, PCA), который определяет множества новых осей представления данных с максимальными вариациями вдоль них. Он обеспечивает низкоразмерную сводку многомерных данных за счет использования ковариационной или корреляционной матрицы. Другими словами, первая главная компонента учитывает как можно больше изменчивости в данных, а каждая последующая компонента учитывает как можно больше оставшейся изменчивости. Данный метод является эффективным, когда между переменными существуют линейные отношения (Peres-Neto et al., 2003). PCA, по сути, является частным случаем другого метода, анализа главных координат (PCoA), который похож на PCA по своей цели, но позволяет использовать более широкий спектр мер сходства (Jackson et al., 1989). Такой выбор предоставляет возможность выбрать меру, которая подчеркивает интересующие атрибуты

данных (например, относительное обилие видов по сравнению с абсолютным обилием). Анализ соответствия (Correspondence analysis, CA) дважды стандартизирует данные по сумме строк и столбцов и вычисляет степень связи на основе расстояния хи-квадрат. В то время как многие другие методы работают с конкретными типами данных или используют различные меры сходства в зависимости от типа задействованных данных, CA показала свою эффективность с данными в диапазоне от присутствия-отсутствия до обилия, а также было показано, что эффективен с композиционными (то есть пропорциональными или процентными) данными, что приводит к трудностям со многими другими подходами (Jackson, 1997). PCA, PCoA и CA подвержены определенному математическому артефакту, в котором первоначальные оси ординации могут быть искажены (Braak, Prentice, 1988), особенно при высокой видовой изменчивости.

Неметрическое многомерное масштабирование (Non-metric multidimensional scaling, NMDS) (Hirst, Jackson, 2007) — это непараметрический подход, который создает графическую сводку (например, двух- или трехмерное графическое решение) исходных отношений в данных путем систематической перестановки матрицы расстояний от этого графика до расстояния между ее элементами ранжируются по возможности аналогично матрице расстояний на основе исходных видовых данных. Факторный анализ экологической ниши (Ecological niche factor analysis, ENFA) (Hirzel et al., 2002) — это метод ординации, который сравнивает экологические вариации в распределении видов со всей территорией. Этот метод отличается от других методов ординации тем, что главные компоненты имеют прямую экологическую интерпретацию. Первый компонент соответствует фактору маргинальности: оси, на которой ниша вида наиболее сильно отличается от имеющихся условий на всей территории. Следующие компоненты соответствуют факторам специализации: оси, которые максимизируют отношение дисперсии глобального распределения к дисперсии распределения вида (Broennimann et al., 2012). Сравнение вышеперечисленных методов, проведенное в обзоре (Hirst, Jackson, 2007) показало, что CA и PCA с использованием данных присутствия-отсутствия были наиболее успешными методами, независимо от ошибки выборки и длины градиента. Подходы, основанные на PCoA и NMDS с использованием данных о численности, не показали хороших результатов независимо от выбора меры расстояния, используемой в анализе.

1.3.5 Использование методов моделирования для анализа потенциального распространения рептилий

В настоящее время существует множество примеров успешного применения методов моделирования пригодности местообитаний, в основном с использованием методов

максимальной энтропии (MaxEnt), для анализа потенциального распространения рептилий. Изучение стенных ящериц рода *Podarcis*, выявило, что температура, влажность и тип растительности являются основными экологическими факторами, обуславливающими распространение видов этого рода в Северной Африке (Kaliontzopoulou et al., 2018). Аналогичные исследования были проведены для прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Linnaeus 1758). Прыткая ящерица является довольно распространенным видом в Центральной Европе (Agasyan et al., 2010), однако в настоящее время происходит сокращение популяции, в частности, из-за изменений среды обитания этого вида (Ellwanger, 2004). В связи с этим эта ящерица была признана видом, находящимся под угрозой исчезновения, и находится под защитой Директивы ЕС о средах обитания (Ellwanger, 2004). Результаты показывают, что присутствие этого вида связано в первую очередь с тремя климатическими переменными: осадками в самый засушливый месяц, сезонностью осадков и средней температурой в самом засушливом квартале. (Rödder et al., 2016; Jorcin et al 2019). Исследователями из Казахстана были созданы модели распространения среднеазиатского серого варана *Varanus griseus caspius* (Eichwald, 1831). Подробно обсуждаются карта потенциального распространения варана и список основных абиотических переменных, где температура и влажность оказывают наибольшее влияние на разные стадии годового цикла ящерицы (Malakhov, Chirkova, 2018). Отечественные публикации посвящены изучению распространения зеленых ящериц *Lacerta* в Дагестане (Доронина и др., 2022). Созданные модели уточнены ареалы таких видов как *L. agilis*, *L. media* и *L. strigata*. Также для этих видов были созданы базы точек находок и растровые слои абиотических переменных, проведена оценка перекрытия экологических ниш. Модели потенциального распространения были созданы для кавказской скальной агамы *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831) (Ananjeva et al., 2021) и бойги китайской *Boiga kraepelini* (Stejneger, 1902) (Ananjeva et al., 2015) Также, биогеографический анализ распространения и определение потенциальных ареалов были сделаны для некоторых видов скальных ящериц рода *Darevskia* (Tarkhishvili et al., 2010; 2013; Доронин, 2015; Freitas et al., 2016; Ćorović et al., 2018). Большинство публикаций показали высокую эффективность прогнозных методов моделирования для амфибий и рептилий, и, при соблюдении всех требований для создания моделей, получались достаточно точные карты распространения и выделялись наборы предикторов, определяющих с высокой вероятностью экологические предпочтения исследуемых видов ящериц.

1.4 Характеристика партеногенетического вида *Darevskia rostombekowi*

Партеногенетический вид *Darevskia rostombekowi* («w» в названии вида по Murphy) (Murphy, 1999) впервые был описан И.С. Даревским в 1957 и назван в честь зоолога В.Н. Ростомбекова (Darevsky, 1957). Данный гибридный вид возник в результате скрещивания двух близкородственных двуполовых видов: «отцовский вид» *D. portschinskii* и «материнский» *D.r. raddei* (Moritz et al., 1992). Ящерица *D. rostombekowi* включена в Красную книгу Армении как вид, «находящийся в опасном состоянии» в соответствии с критериями МСОП (Endangered, EN B1ab) (Aghababyan et.al., 2010). Она также включена в Красный список Международного союза охраны природы (IUCN), как вид, «находящийся в опасном состоянии» (Agasyan, Ananjeva, 2009).

1.4.1 Морфологические признаки

Согласно данным (Даревский, 1967) для данного вида характерна длина туловища с головой 48-57 мм. Хвост приблизительно в два раза длиннее. Отношение длины тела к длине хвоста равно 0,48-0,55. Отличительные морфологические признаки данного вида указаны на рисунке 5 (Petrosyan et al., 2020).

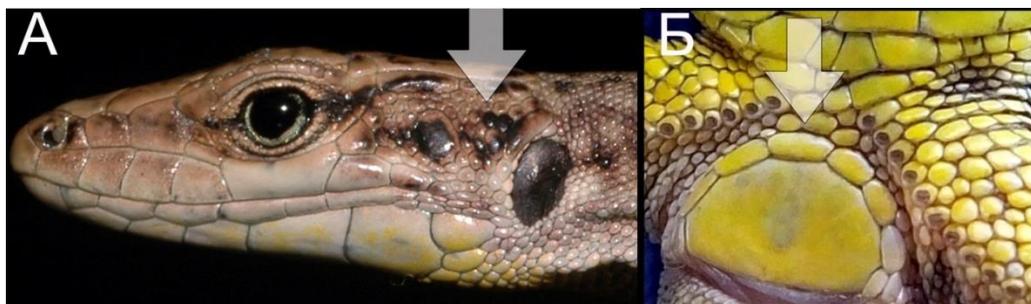


Рисунок 5 – Отличительные признаки *D. rostombekowi*. А. Центально-височный большой, часто разделенный на два; от первого верхне-височного в наиболее узком месте он отделен 1-3, а от большого барабанного 2-4 поперечными рядами увеличенных щитков (указаны стрелкой). Б. Анальный щиток большой, впереди него обычно симметрично расположены 4 небольших, примерно равных по величине преанальных, средний из которых может быть в той или иной степени увеличен (указаны стрелкой).

1.4.2 Цитогенетическая и молекулярно-генетическая характеристика

Наиболее сложный кариотип скальной ящерицы Ростомбекова включает перичентрическую инверсию в хромосоме третьей пары. Кариотип данного вида ($2n = 38$)

состоит из 33A + 1SV + 2m + WZ. Для сравнения кариотипы *D. dahli* и *D. unisexualis*: 2n = 38: 34A + 2m + WZ (Куприянова, 1999). Одно из наиболее ранних исследований ящерицы Ростомбекова (Moritz, 1992) ограничивалось лишь одним найденным клоном, в целом же была признана высокая генетическая однородность всех особей изученных популяций. Однако, несмотря на этот факт, имело место существенное морфологическое разнообразие, что не укладывалось в модель разнообразия гибридных партеногенетических видов, исходя из которой клоны, что имеют морфологические различия, будут различаться и генетически. Похожая ситуация наблюдалась и у *Cnemidophorus tessellatus* – ещё одного вида партеногенетических ящериц (MacCulloch et al., 1997). Полученные данные позволили говорить о наличии межпопуляционной дифференциации у ящериц Ростомбекова, чтобы было подтверждено несколькими методами исследования их генотипа. В частности, ящерицы, обитающие у озера Севан, характеризовались низкой изменчивостью внутри популяции и генетическими отличиями от популяций, обитающих в других частях Армении (Мартirosян и др., 2002; Малышева и др., 2006). В результате дальнейших исследований последовательностей митохондриального гена у ящериц Ростомбекова как из изолированной популяции близ озера Севан, так и из других популяций с двуполовыми подвидами азербайджанской ящерицы (*Darevskia r. raddei*) было доказано, что все они происходят от одного материнского вида *D. r. raddei* из популяции в Ехегнадзоре (Fu et al., 2000b; Малышева и др., 2006). Кроме того, исследование ящериц из изолированной популяции рядом с озером Севан выявило факт существования еще одного митотипа ящерицы Ростомбекова, специфичного для популяции Цовак. Проведение мультилокусного анализа также привело к дифференциации особей ящериц Ростомбекова на две группы популяция Цовак и все остальные популяции, ареал которых находится в северной части Армении (Спитак, Гош, Папанино) (Мартirosян, 2002; Малышева, 2006).

1.4.3 Географическое распространение и характерные местообитания

Darevskia rostombekowi на территории Армении обитает в северной части (провинции Лори и Тавуш), имеется изолированная популяция на юго-восточном берегу озера Севан (провинция Гегаркуник). Наиболее характерные местообитания представлены на рисунке 6.

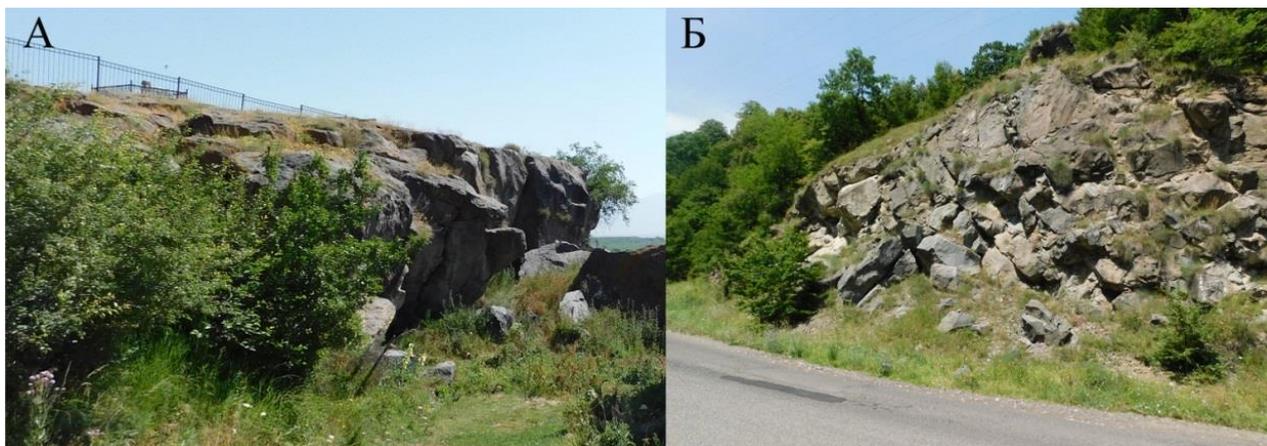


Рисунок 6 – Характерные биотопы. Изолированная популяция село Цовак (А), популяция в окрестностях г. Дилижан (Б). Фото: Осипов Ф.А. 10.07.2018.

На территории Азербайджана вид обнаружен в Северо-Западной части страны на высоте от 700 до 2000 метров – ареал партеновида сравнительно невелик по площади – это несколько изолированных популяций, часто существенно различающихся по численности.



Рисунок 7 – Карта распространения партеногенетического вида *D. rostombekowi* на территории Армении, Азербайджана и Нагорного Карабаха. Точками указаны места находок, полученные из литературных данных (Даревский, 1967; Uzzell, Darevsky, 1975; Arakelyan et al., 2011; Doronin, 2015; Freitas et al., 2016; Petrosyan et al., 2020; Osipov et al., 2021).

1.4.4 Предположительный возраст образования популяций

Как показано на рисунке 7, среди популяций ящерицы Ростомбекова есть одна, территориально расположенная далеко от остальных – она обитает на выходах базальтовых скал рядом с селом Цовак. Изоляция может обуславливаться наличием между этой популяцией и ближайшей к ней, расположенной недалеко от озера Гей-Гель в Азербайджане, непреодолимых для ящериц горных хребтов высотой до 3000 метров. С учетом геологической истории формирования Севанской котловины, можно сделать вывод о высокой вероятности проникновения этого рода ящериц на территорию котловины из северной части Армении в постледниковую эпоху во время существенных изменений климата и рельефа. В этом случае возраст изолированной популяции ящериц Ростомбекова составляет 10–12 тысяч лет (Darevsky et al., 1985; Moritz et al. 1992).

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Молекулярно-генетические методы

2.1.1 Биологический материал

Для исследования были взяты коллекционные образцы ДНК партеногенетического вида *D. rostombekowi* (n = 42) из четырех популяций, а так же образцы родительских двуполовых видов: *D. raddei raddei* (n = 20) из семи популяций, *D. portschinskii portschinskii* (n=15) и *D. portschinskii nigrita* (n = 12) из двух популяций (таблица 2, 3, рисунок 8)

Таблица 2 – Исследованные образцы ДНК ящериц *Darevskia*

Вид	Популяция*	Количество особей	Общее число особей
<i>D. rostombekowi</i>	Гош	4	42
	Цовак	8	
	Папанино	21	
	Спитак	9	
<i>D. raddei raddei</i>	Ехегнадзор	8	20
	Гегард	3	
	Гош	1	
	Кельбаджар	1	
	Татев	3	
	Дорога (окр. Барцраван)	2	
	Горис	2	
<i>D. portschinskii portschinskii**</i>	Зуар	15	15
<i>D. portschinskii nigrita</i>	Дзорагет	12	12

* Названия популяций соответствуют названиям населенных пунктов, в окрестностях которых производился сбор материала

**Образцы ДНК особей, определенных как номинальные подвиды *D. portschinskii nigrita* (см. таблица 1 раздел 1.2.) и *D. portschinskii portschinskii* по отобранные маркерам не показали различий по структуре кластера или SNP, поэтому в дальнейшем оба подвида будут указываться как *D. portschinskii*.



Рисунок 8 – Географическое расположение исследуемых популяций видов рода *Darevskia*. Популяции видов обозначены следующими цветами: *D. rostombekowi* – оранжевый; *D. raddei raddei* – синий; *D. portschinskii portschinskii* – розовый; *D. portschinskii nigrita* – зеленый.

Образцы крови для изученных трех видов ящериц были получены от партеногенетических и бисексуальных видов ящериц в период с 1997 по 2006 годы в их естественных местах обитания в Армении. Образцы были предоставлены коллегами из Ереванского Государственного Университета (М.С. Аракелян и Ф.Д. Даниеляном) (Таблица 2). Все особи были пойманы при помощи специальной петли, которая минимизирует воздействие на ящериц. Образцы крови были взяты из хвостовой вены ящериц под хлороформной анестезией, затем все ящерицы были отпущены в места их отлова. Исследование соответствовало этическими принципами и научными стандартами Армении (ЕГРУ) и России (МГУ). Сбор образцов производился на правительственной земле и не затрагивал особо-охраняемые природные территории. Важно отметить, что полевые исследования и сборы образцов крови проводились до включения вида *D. rostombekowi* в Красную книгу Армении (Endangered, EN B1ab) (Agasyan, Ananjeva, 2009).

Таблица 3 – Географические координаты точек сбора образцов из исследованных популяций:

Номер	Популяция	Широта (десятичные градусы)	Долгота (десятичные градусы)
1	Гош	40.7056	45.0160
2	Цовак	40.1792	45.6230
3	Папанино	40.7077	44.7622
4	Спитак	40.8139	44.2802
5	Гегеард	40.1471	44.8075
6	Горис	39.5526	46.3555
7	Дорога (окр. Барцраван)	39.3816	46.3518
8	Ехегнадзор	39.7968	45.3312
9	Кельбаджар	40.1009	45.9909
10	Татев	39.3870	46.2531
11	Зуар	40.0775	46.2297
12	Дзорагет	40.9042	44.6771

Изученные нами родительские виды ящериц не находились под защитой Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения.

2.1.2 Постановка локус-специфической полимеразной цепной реакции

Для данного исследования были выбраны четыре полиморфных микросателлит-содержащих локуса Du215, Du281, Du323 и Du47G, пригодных для исследования разных партеногенетических видов рода *Darevskia* (Badaeva et al., 2008; Vergun et al., 2014 Ryskov et al., 2017). Данные локусы, подобранные ранее для партеногенетического вида *D. unisexualis* (Корчагин и др., 2004; Korchagin et al., 2007), содержат тетра nukлеотидный микросателлитный кластер, который позволяет получить достаточное разделение отдельных амплифицированных аллельных продуктов в результате электрофореза в неденатурирующем полиакриламидном геле.

Подбор праймеров. Локус-специфическая ПЦР была проведена при использовании праймеров, которые были ранее подобраны для исследования других партеногенетических ящериц *Darevskia*. (Korchagin et al., 2007). Для подбора условий ПЦР были проведены ПЦР реакции с различными вариациями температуры отжига праймеров, и в дальнейшем был проведен анализ полученных фрагментов амплификации ДНК в агарозном геле. В результате анализа, были выбраны и проверены на других партеновидах (*D. unisexualis*, *D. dahli*, *D. armeniaca*), следующие пары праймеров для каждого из четырех локусов (таблица 4). (Korchagin et al., 2007; Vergun et al., 2014; Ryskov et al., 2017; Girnyk et al., 2018).

Таблица 4 – Характеристика праймеров, подобранных к локусам Du215, Du281, Du323, Du47G

Локус	Gene Bank, Access No	Праймеры	Нуклеотидная последовательность	Кол-во нуклеотидов	T _о отжига, °C
Du215	AY574978	F	5' СААСТАГСАГТАГСТСТССАГА 3'	22	58 °C
		R	5' ССАГАСАГГССССААСТТ 3'	18	
Du281	AY442143	F	5' ТТГСТААТСТГААТААСТГ 3'	19	50 °C
		R	5' ТССТГСТГАГАААГАССА 3'	18	
Du323	AY574977	F	5' ААГСАГАСТГТАСААААТСССТА 3'	23	48 °C
		R	5' АСТГАТСТАААГАСААГГТААААТ 3'	24	
Du47G	DQ157450	F	5' ГАТГГААЦГАСТСАСТАТГ 3'	20	54 °C
		R	5' АТАСААССГААТААСААСААТА 3'	23	
F – прямой праймер; R – обратный праймер					

Полимеразную цепную реакцию проводили в объеме 20 мкл на 50 нг ДНК матрицы с использованием набора для ПЦР GenePak[®] PCR Core (Isogene Lab. Ltd, Россия). Количество праймеров, использованных для амплификации - по 2,5 мкл прямого и обратного. Амплификацию проводили на четырехканальном ДНК-амплификаторе «Терцик ТП4-ПЦР-01» (ДНК-технология, Россия) при следующих температурных режимах: денатурация при 94 °C – 3 мин., амплификация в течение 30 циклов (денатурация: 94 °C – 1 мин., отжиг: t^o отжига (в зависимости от используемых пар праймеров: 58 °C для Du215, 50 °C для Du281, 52 °C для Du323 и 54 °C для Du47G);) – 40 сек., элонгация: 72 °C – 40 сек., последний цикл – 5 мин. при 72°C).

2.1.3 Электрофоретическое фракционирование ПЦР-фрагментов ДНК в полиакриламидном геле (ПААГ).

Электрофоретическое фракционирование продуктов амплификации производилось в 8% ПААГ согласно методике, описанной в работе (Vergun et al., 2014). Для определения молекулярного веса продуктов амплификации использовался маркер «GeneRuler 100 bp DNA Ladder» имеющий разрешение 100 пар нуклеотидов. Из ПААГ были вырезаны образцы, которые различались по подвижности в геле, затем они были повторно амплифицированы с теми же праймерами и, затем была проведена их очистка с использованием набора Wizard SV Gel и PCR Clean-up System (Promega, США), согласно протоколу производителя.

2.1.4 Секвенирование ПЦР-продуктов

Секвенирование ДНК проводили по методу Сэнгера с помощью набора реактивов ABI PRISM[®] BigDye[™] Terminator V.3.1 (GE Healthcare, США) с последующим анализом продуктов

реакции на автоматическом секвенаторе ДНК Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems, США). Для исключения возможных ошибок, было проведено секвенирование отобранных последовательностей в прямом и обратном направлениях, затем было проведено сравнение полученных результатов между собой. Полученные уникальные последовательности были депонированы в GenBank (KM573728–KM573762; HM014002–HM014003; KR559279KR559316; MK622868–MK622872), сайт доступен по URL ссылке <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>.

2.1.5 Генотипирование партеногенетического вида

В работе был использован подход микросателлитного генотипирования, описанный и примененный в публикациях (Vergun et al., 2014; 2020; Ryskov et al., 2017). При данном методе используется полиморфизм микросателлитных ДНК и SNP, который может быть установлен в прилежащих к микросателлиту участках аллеля, поэтому амплификация включает как микросателлитный кластер, так и участки (протяженностью не менее 100 п.н.), расположенные вне кластера на флангах. Далее проводится секвенирование продуктов ПЦР и анализ межаллельного полиморфизма по каждому из исследуемых локусов. Для генотипирования партеновида *D. rostombekowi* были выявлены характерные SNP и микросателлитные маркеры.

2.1.6 Методы анализа нуклеотидных последовательностей

Сравнительный анализ секвенированных последовательностей каждого локуса был выполнен в программе MEGA v.7.0.21 (Kumar et al., 2016). Число аллелей, аллельное богатство, как мера количества аллелей с поправкой на размер выборки, и ожидаемая гетерозиготность, как мера разнообразия генов, были рассчитаны по каждому локусу для каждой популяции с использованием Fstat v.2.9.3.2 (Goudet, 1995), GenePop v.4.7 (Rousset, 2008) и веб-версии POPTREEW (Takezaki et al., 2014). Анализ молекулярной дисперсии AMOVA проводился с использованием пакета Poppr (Kamvar et al., 2014). Реализация множественных выравниваний последовательностей микросателлитных аллелей трех видов производилась с помощью алгоритма MUSCLE (Edgar, 2004). Эти матрицы были использованы для построения сети методом ближайшего соседа с использованием MEGA v.7.0.21 (Kumar et al., 2016). Составление генотипов производилось путем сравнения и анализа комбинаций секвенированных аллельных вариантов каждого локуса в популяциях партеновидов и двуполых видов при помощи программы LabConverter V1 (Омельченко и др., 2016). Подробная методика построения исходной матрицы признаков для каждой особи описана в работе (Vergun et al., 2014). Для визуализации распределения полученных генотипов

в исследованных популяциях, а также отображения связей между различными генотипами был использован метод построения парсимониальных сетей с использованием программы TCS v1.21 (Clement et al., 2000). Данная программа позволяет определить количество мутационных шагов, и построить наиболее короткую связь между двумя генотипами, а затем, следуя алгоритмам, объединить полученные генотипы в сеть (Templeton et al., 1992; Crandall et al., 1994).

2.2. Методы построения моделей пространственного распространения (SDM) и экологических ниш (ENM)

2.2.1 Обобщенная схема построения моделей SDM и ENM

Анализ данных был выполнен с помощью пяти последовательных этапов (Рис. 9).



Рисунок 9 – Этап 1 – подготовка векторных данных точек находок и растровых данных предикторных климатических, топографических и ландшафтных переменных в среде ARC GIS 10.6.1 (ESRI, 2017). Этап 2 – пространственное разреживание точек находок и предикторных переменных. Этап 3 – определение параметров модели MaxEnt по информационному критерию AIC. Этап 4 – построение моделей распространения видов (SDM) с использованием метода максимальной энтропии и экологических ниш в пространстве главных компонент (PCA-модели). Этап 5 – сравнительный анализ экологических ниш (ширины, сходства, перекрытия, сдвига) и количественных характеристик использования биотопов.

2.2.2 Подготовка векторных данных точек находок и растровых данных предикторных климатических, топографических и ландшафтных переменных

Этап 1. Материалом для создания векторных слоев мест находок *D. rostombekowi*, *D. r. raddei* и *D. portschinskii* послужили данные, собранные армянскими коллегами из Ереванского государственного университета (Ф.Д. Даниелян и М.С. Аракелян) в период с 1967 по 2018 гг., а также материалы кафедры зоологии Ереванского государственного университета (ЕРГУ) и музеев МГУ (ZMMU), Зоологического института Российской Академии наук (ZISP) и Royal Ontario Museum (ROM). Данные из ROM опубликованы в Глобальной базе данных по биоразнообразию (GBIF: *D. rostombekowi* – GBIF Occurrence data doi: 10.15468/dl.em1hdh; *D. raddei raddei* – GBIF Occurrence data doi: 10.15468/dl.f12ra0; *D. portschinskii* – GBIF Occurrence data doi: 10.15468/dl.i83b94). Кроме того, были проведены дополнительные мониторинговые работы на территории Армении (Бобров В.В., Осипов Ф.А. под руководством Петросяна В.Г.), с 15 июня по 30 июля в 2018 и 2019 гг. В период полевых работ в 2018 – 2019 гг. были найдены новые точки присутствия видов и уточнены координаты точек присутствия видов, которые были представлены в литературе и музейных коллекциях без географических координат. Этот набор данных в работе далее называется «оригинальные полевые записи находок видов». В 2018 – 2019 гг. было изучено 104 местообитания партеногенетических и их двуполых родительских видов, расположенных на скальных выходах, отдельно стоящих каменных глыбах и на глинистых обрывах в горно-степной, альпийской, горно-луговой, горно-лесной и субальпийской зонах на маршрутах общей протяженностью 4800 км (Рис. 10).

Для каждого места географические координаты и высоты в 2018 – 2019 гг. определялись с помощью Garmin Montana 680t GPS receiver (Garmin Corp., USA), а координаты мест, указанных в другие годы, были определены с помощью Magellan SportTrak, Garmin Decota 10, Garmin GPSMap 64. Географические координаты определились с погрешностью ± 3.5 м. Ящерицы в каждом участке были отловлены и определены в полевых условиях с помощью определителей (Darevsky, 1967; Arakelyan et al., 2011). После идентификации видов все особи были немедленно отпущены. Переднебоковая поверхность и височная область головы, а также анальная область отловленных особей были сфотографированы цифровым фотоаппаратом Nikon Coolpix B500 (Nikon Corporation, Япония) для последующего контроля идентификации видов в лабораторных условиях.

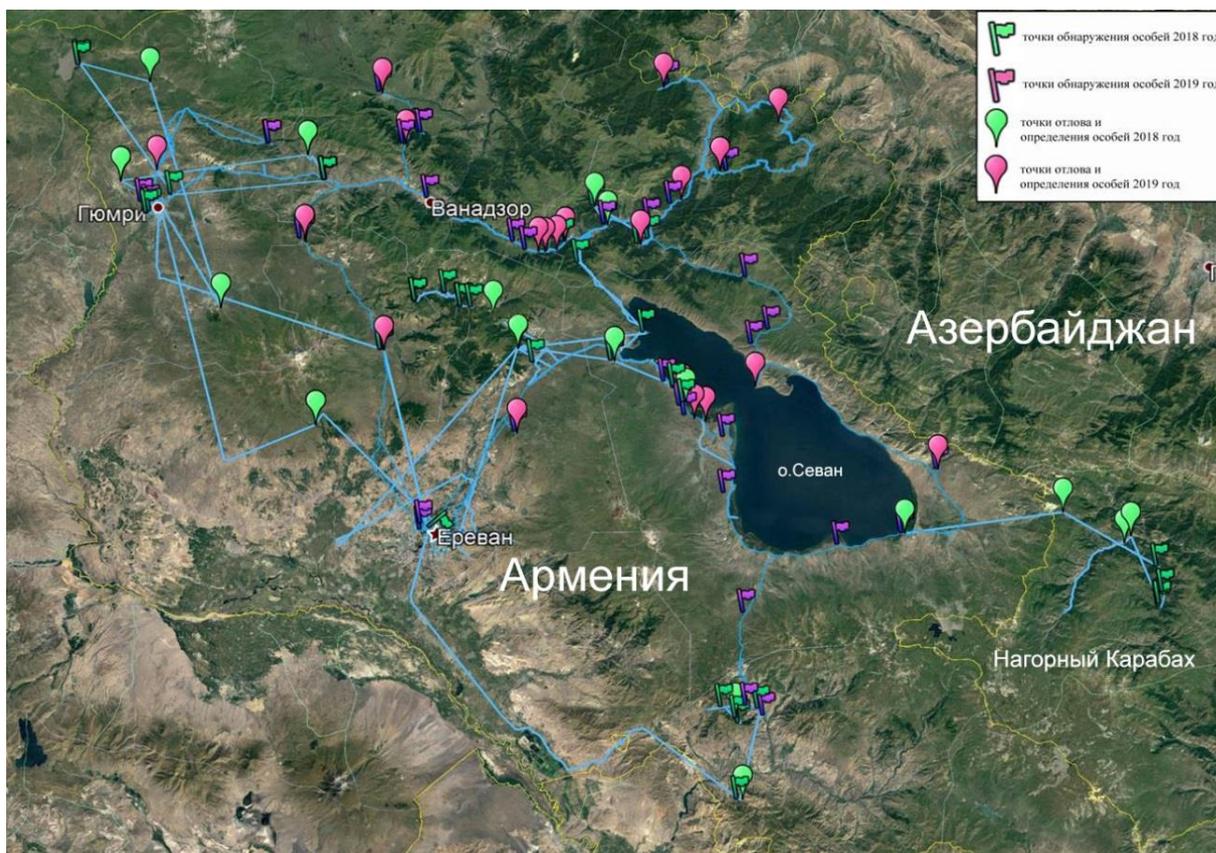


Рисунок 10 – Общий маршрут полевых исследований в 2018-2019 гг.

В основном из разных литературных источников в векторную базу данных были включены местонахождения трех типов. Первый тип включает набор данных, которые были представлены точными географическими координатами в литературных статьях (Fu et al., 1999, 2002; Tarkhnishvili et al., 2010; Gabelaia et al., 2015; Tuniyev et al., 2017). Второй тип местонахождения, характеризуются тем, что в литературе были приведены только картосхемы без указания точечных координат местонахождения (Darevsky 1967; Uzzell, Darevsky, 1975). Для этого типа данных географические координаты были определены после георегистрации и привязки этих картосхем к базовым векторным картам Армении, Грузии и Азербайджана соответственно с выбором не менее 20 опорных точек в среде ArcGIS Desktop 10.6.1. Для третьего типа данных из трех музеев, отобрали только те точки находок, которые были дополнительно проверены в ходе полевых исследований в 2018 – 2019 гг.

Создание растровых слоев параметров среды. Был проведен обзор литературы для выбора важнейших переменных, определяющих распространение ящериц (Darevsky, 1967; Uzzell, Darevsky 1975; Tarkhnishvili et al., 2010; Doronin 2015; Freitas et al., 2016, Kaliontzopoulou et al., 2008, Ćorović et al., 2018, Petrosyan et al., 2019, 2020). Выбранные предикторные переменные характеризуют климат, топографию и земельный покров/землепользование (Таблица 5).

Таблица 5 – Предикторные климатические, топографические и ландшафтные переменные, используемые для построения SDM и ENM

№	Переменная	Сокращение
1	Средняя годовая температура (°C) (BIO1)	C_AMT
2	Средняя суточная амплитуда температуры (°C)	C_MDR
3	Изотермичность (BIO2/BIO7 (x100)), (%) (BIO3)	C_ISOT
4	Стандартное отклонение температур (*100) (%) (BIO4)	C_TSeason
5	Максимальная температура самого тёплого месяца года (°C) (BIO5)	C_MaxTWM
6	Минимальная температура самого холодного месяца года (°C) (BIO6)	C_MinTCM
7	Годовая амплитуда температуры (BIO5-BIO6) (°C) (BIO7)	C_TAnR
8	Средняя температура самой влажной четверти года (°C) (BIO8)	C_MTWetQ
9	Средняя температура самой сухой четверти года (°C) (BIO9)	C_MeanTDrQ
10	Средняя температура самой тёплой четверти года (°C) (BIO10)	C_MTWarQ
11	Средняя температура самой холодной четверти года (°C) (BIO11)	C_MTColdQ
12	Годовая сумма осадков (mm) (BIO12)	C_AnP
13	Сумма осадков в самом влажном месяце года (mm) (BIO13)	C_PWetM
14	Сумма осадков в самом сухом месяце года (mm) (BIO14)	C_PDrM
15	Коэффициент вариации осадков (%) (BIO15)	C_PCoefVar
16	Сумма осадков во влажной четверти года (mm) (BIO16)	C_PWetQ
17	Сумма осадков в сухой четверти года (mm) (BIO17)	C_PDrQ
18	Сумма осадков в самой тёплой четверти года (mm) (BIO18)	C_PWarmQ
19	Сумма осадков в самой холодной четверти года (mm) (BIO19)	C_PColdQ
20	Солнечная радиация ($\text{kJ m}^{-2} \text{ день}^{-1}$) (BIO20)	C_SRad
21	Скорость ветра (m s^{-1}) (BIO21)	C_WindS
22	Высота над уровнем моря (m) (BIO22)	T_EL
23	Экспозиция (°) (BIO23)	T_EXP
24	Угл склона (°) (BIO24)	T_INCL
25	Расстояние до населенных пунктов в сельской местности (m) (BIO25)	L-DSR
26	Расстояние до водных объектов (озера, пруды) (m) (BIO26)	L_DWP
27	Расстояние до населенных пунктов в городской черте (m) (BIO27)	L_DSU
28	Расстояние до дорог (m) (BIO28)	L_DHW
29	Расстояние до рек (m) (BIO29)	L_DRS
30	Расстояние до железных дорог (m) (BIO30)	L_DRW
31	Тип растительности (BIO31)	L_VEG

Пространственные климатические переменные были взяты из набора данных WorldClim 2.0 (<http://worldclim.org/version2>) с разрешением 30 s (Hijmans et al., 2005). Данные WorldClim включали 19 общеизвестных биоклиматических переменных, характеризующих ежегодные тенденции, сезонность и диапазон изменения температуры и осадков, а также переменные по солнечной радиации и скорости ветра (<http://worldclim.org/version2>). В качестве данных о рельефе местности использовались свободно распространяемые растры Shuttle radar

topographic mission (SRTM) разрешением (3 arc second) ~90 м/пиксель (<https://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>). В список предикторных переменных были включены растровые слои высот над уровнем моря, углов наклона и экспозиции точек находок с использованием SRTM в среде ArcGIS Desktop 10.6.1. Данные по землепользованию, автомобильным и железным дорогам, населенным пунктам, рекам, типам растительности, почвам для района исследования, включая территории Армении, Грузии и Азербайджана были получены из открытого ресурса Open Street Map (<http://beryllium.gis-lab.info/project/osmshp/>; <http://ace.aua.am/gis-and-remote-sensing/vector-data/>).

В работе наш анализ проводился для разрешения ~90 м (3arc second) растровых слоев рельефа, климатических параметров и ландшафта. Все эти слои были подготовлены с помощью Arc GIS Desktop 10.6.1 с использованием кубической функции аппроксимации (Табл. 5). Мы использовали высокое пространственное разрешение (~90 м), поскольку низкое пространственное разрешение 30 arc second ($\approx 1000\text{m}$) может привести к ложному высотному распределению в горных условиях, биотопической приуроченности ящериц и неправильному применению переменных среды, которые определяют границы распространения видов.

Этап 2. Для проверки пространственной автокорреляции точек находок использовалась двушаговая процедура. На первом шаге с помощью специального алгоритма выбора подвыборки, доступного в пакете spThin (Aiello-Lammens et al., 2015), были удалены точки присутствия с расстоянием меньше 1 км. На втором шаге полученные наборы данных проверялись на кластеризацию с использованием индекса Average Nearest Neighbor (ANNI) (Ebdon, 1985) в среде ArcGis 10.6.1 (ESRI, 2017). ANNI оценивает степень кластеризации данных и представляет собой отношение среднего наблюдаемого расстояния от каждой точки до ее ближайшего соседа, деленное на ожидаемое среднее расстояние для случайного распределения. Для ANNI =1 распределение является случайным; для ANNI > 1 распределение дисперсное; для ANNI <1 распределение является кластерным. Эти процедуры привели к трем сокращенным наборам данных *D. rostombekowi*, *D. raddei raddei*, *D. portschinskii* соответственно без автокоррелированных точек

Разреживание предикторных переменных. Проверка и выбор переменных для включения их в модель производилась с помощью двухшагового анализа. На первом шаге с помощью пакета Maxent 3.4.1 (Phillips et al., 2006) генерировались 10 000 случайно распределенных фоновых точек (RDBP) в районах исследования для каждого вида и слоя в отдельности. На втором шаге эти RDBP с помощью функций corSelect пакета fuzzySim (Barbosa, 2015) использовались для исключения переменных, между которыми парный коэффициент корреляции Пирсона по абсолютному значению > 0.75. Оценка мультиколлинеарности производилась с использованием фактора инфляции вариации (VIF), fuzzySim (Barbosa, 2015)

при пороговом значении $VIF > 10$ (Hair et al., 1995), т.е. если выполняется это условие, то предикторная переменная считается мультиколлинеарной и исключается из модели.

Этап 3. Хотя настройки параметров по умолчанию MaxEnt при моделировании пространственного распространения базируются на обширном эмпирическом материале (Phillips, Dudik, 2008), тем не менее, недавние работы показали, что они могут привести к неэффективным моделям (Shcheglovitova, Anderson, 2013; Radosavljevic, Anderson, 2014). По этой причине оптимальные параметры MaxEnt моделей для каждого вида мы определяли с применением информационного критерия AIC с помощью R пакета ENMeval (Muscarella et al., 2014).

2.2.3 Построение моделей SDM и ENM

Этап 4. Построение модели распространения видов (SDM) для *D. rostombekowi*, *D. portschinskii* и *D. raddei raddei* были получены на основе метода максимальной энтропии с использованием Maxent 3.4.1 (Phillips et al., 2006) из окружения Dismo (Hijmans et al., 2017) с использованием параметров, полученных на предыдущем шаге. Для построения SDM использовали 10 запусков MaxEnt со случайным выбором тестовых и обучающих выборок. Во всех вариантах запуска MaxEnt 80 % записей находок использовались как обучающие выборки, а 20 % записей - как тестовые выборки. Мы использовали Boyce index (B_{ind}) для оценки производительности моделей (Boyce et al., 2002, Hirzel et al., 2006) с использованием R-пакета EcoSpat (Di Cola et al., 2017). В отличие от индекса AUC, который характеризуется некоторыми недостатками (Lobo et al., 2008), индекс B_{ind} требует только данные присутствия и измеряет, насколько предсказанные модели отличаются от случайного распределения. Мы рассчитали индекс Бойса для каждой из 10 моделей каждого вида и усреднили значения, чтобы получить окончательные оценки. Для всех SDM, построенных для оптимальных значений параметров MaxEnt (см. этап 3, Рис. 9) мы дополнительно определяли важность каждой предикторной переменной на основе процента вкладов (Percent contribution – PC) и значений перестановочной важности (Permutation importance – PI) MaxEnt, определенных с помощью метода складного ножа (Phillips et al., 2006). Выделение ранжированного ряда предикторных переменных важно для понимания различий требований видов к параметрам внешней среды.

Построение модели реализованных экологических ниш с помощью методов ординации. Для построения модели реализованных экологических ниш видов была применена концепция из исследования (Broennimann et al., 2012), предполагающая представление такой модели в сетчатом плане, изображенном первыми двумя компонентами анализа главных компонент (PCA), предикторных переменных среды обитания. В рамках этой концепции пространство

окружающей среды сравниваемых видов было привязано к сетке, а данные присутствия видов были преобразованы в плотности с использованием функции ядра для сглаживания распределения плотностей. Вся окружающая среда, т. е. все доступные сайты в районах исследования, также были преобразованы в плотности. Таким образом, все доступные условия среды для видов оцениваются с учетом их плотности присутствия и плотностей окружающей среды (Petitpierre et al., 2012; Di Cola et al. 2017). Оценка перекрытия ниш проводилась на основе метода, описанного в работах (Warren et al., 2008; Broennimann et al., 2012) с использованием индекса Шонера (Schoener's) D . Индекс D определяется в пространстве окружающей среды, изображенного двумя осями главных компонент. Этот индекс отражает меру пересечения ниш в экологическом пространстве и колеблется между 0 (отсутствие перекрытия) и 1 (полное перекрытие). Тест на сходство ниш определяет, является ли ниша, занимаемая видом в одном ареале, более похожей на занимаемую нишу в другом ареале по сравнению со случайным распределением. Тест сходства ниш проводился с использованием индекса D , реализованного в пакете EcoSpat (Di Cola et al., 2017).

2.2.4 Методы оценки ширины, сходства, пререкрывания, сдвига экологических ниш и сравнительного анализа предпочитаемых биотопов

Этап 5. Для оценки ширины экологических ниш видов использовалось расстояние Махаланобиса (Mahalanobis distance) (MD) (Manly, 1986). Вначале мы определяли расстояние от каждого локалитета до центроида вида с использованием одного и того же набора важнейших переменных, потом определяли SD MD и коэффициент вариации CV MD для каждого вида. CV MD между видоспецифическими центроидами и отдельными локалитетами (участками) видов интерпретировались как многомерная количественная оценка нишевой ширины (N_b). Для установления различия ширины ниш проводили два этапа. На первом этапе проверяли однородность ширины ниш с помощью множественного сравнения (Zar, 2010). На втором этапе, если нулевая гипотеза отклонялась, тогда проводили парные сравнения этих N_b ниш (Feltz, Miller 1996) для каждого вида в отдельности.

Оценка перекрытия ниш. Для сравнительного анализа экологических ниш материнских и дочернего видов в многомерном экологическом пространстве использовались три категории пересечения: (1) стабильные области, в которых виды встречаются в обоих ареалах, (2) незаполненные области, которые встречаются только у материнского вида, и (3) новые области, которые встречаются только у дочернего вида. Индексы, количественно определяющие эти три категории в пакете EcoSpat (Di Cola et al., 2017), оцениваются следующим образом. Индекс стабильности (S) — это доля ареала у *D. rostombekowi*, которая пересекается с родительским видом. Индекс не заполнения (U) — это доля ареала у

родительского вида, которая отсутствует у *D. rostombekowi*. Индекс расширения (E) — это доля ареала *D. rostombekowi*, расположенная в других условиях, чем родительского вида. Поскольку эти индексы оцениваются в пространстве важнейших переменных, определяющих характер распространения видов, поэтому индекс расширения можно рассматривать как сдвиги ниш, например, вызванные с возникновением нового клона или биотическими взаимодействиями с родительскими видами, хотя ограничение расселения родительских видов также может внести свой вклад.

Анализ сдвигов центроидов экологических ниш вдоль градиентов среды. Поскольку в пакете EcoSpat средние положения и сдвиги (центроидов) экологических ниш вдоль градиентов среды определяются на основе данных, полученных с применением функций сглаживания плотностей присутствия видов и доступной среды, то достоверность этих сдвигов мы дополнительно проверяли с использованием процедуры общей линейной модели (GLM). В этой модели сравнение центроидов проводилось только на основе данных присутствия видов с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с равными и неравными количествами повторностей в ячейках. Во всех случаях применяли модели дисперсионного анализа типа I, т.е. модели с фиксированными факторами. В качестве фактора с тремя уровнями в разных моделях служило попарное сравнение центроидов, т.е. средних значений важнейших параметров среды, определяющих их местоположение. Если дисперсионный анализ с фиксированными эффектами показывал существенное различие уровней факторов, то с помощью методов множественного сравнения Post hoc Тьюки HSD определяли, какие именно уровни фактора отличались друг от друга. При неравных размерах выборок, т.е. в случае несбалансированной модели I-ого типа, применялся тест множественного сравнения Тьюки-Крамера. Для множественного сравнения с неравными дисперсиями по критерию Левена использовали критерий Тьюки-Крамера с модификацией Уелча (Zar, 2010). Все данные перед анализом были \log_{10} -трансформированы для достижения нормальности остатков и равенства дисперсий.

Графические представления сдвигов центроидов экологических ниш вдоль градиентов среды были получены с помощью пакета EcoSpat (Di Cola et al., 2017), а проверка достоверности сдвигов с помощью базовых R-пакетов в среде RStudio Version 1.1.463 с использованием R 3.3 (R Core Team, 2017). Множественное сравнение пропорций использования ключевых типов растительности видами, было выполнено с использованием критерия хи-квадрат и множественного сравнения с помощью Post hoc теста Тьюки (Zar, 2010). Кроме этого, в работе также был использован индекс Шеннона для оценки меры разнообразия использования биотопов видами. Сравнительный анализ индексов Шеннона выполнен с помощью критерия, предложенного Хатчесоном (Hutcheson, 1970).

ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1 Структурная организация микросателлитсодержащих локусов изученных видов, генотипическое разнообразие и происхождение клональных линий

D. rostombekowi

3.1.1 Анализ структурной организации микросателлитсодержащих локусов партеногенетического вида *D. rostombekowi* и наследование аллелей от двуполых родительских видов *D. r. raddei* и *D. portschinskii*

Для установления клонального разнообразия был проведен анализ внутривидового полиморфизма *D. rostombekowi* и двуполых *D. r. raddei* и *D. portschinskii* видов по локусам Du215, Du281, Du323 и Du47G. Показано, что все особи являются гетерозиготными по данным локусам. В четырех исследованных популяциях партеновида было выявлено от двух до пяти аллельных вариантов (в зависимости от локуса), которые отличаются друг от друга не только структурой микросателлитного кластера, но и различным количеством единичных точковых замен (SNP), расположенных на фиксированных расстояниях от кластера. Такое сочетание определенных микросателлитов и SNP можно рассматривать как единый гаплотип, специфический для каждого аллеля, наследуемого от двуполых родительских видов *D. r. raddei* и *D. portschinskii*. В таблицах 6–9 представлены структурные различия аллельных вариантов четырех микросателлитсодержащих локусов – Du215, Du281, Du323 и Du47G партеновида *D. rostombekowi*, а также их ортологов у двуполых родительских видов *D. r. raddei* и *D. portschinskii*.

Таблица 6 – Структурные вариации аллелей локуса Du215 у *D. rostombekowi* и его ортологов у двуполых родительских видов *D. raddei raddei* и *D. portschinskii*

Вид	Аллельный вариант	Длина (п.о.)	Последовательность микросателлитного кластера	Фиксированные нуклеотидные замены на флангах*
<i>D. rostombekowi</i>	Du215(rost)1	256	5' (GAT)(GATA) ₁₀ (GCAA) ₁₁ 3'	C (-19)
	Du215(rost)2	252	5' (GAT)(GATA) ₉ (GCAA) ₁₁ 3'	C (-19)
	Du215(rost)3	250	5' (GAT)(GATA) ₉ (GCAA) ₁₀ 3'	TT (-98/99) C (-19)
	Du215(rost)4	248	5' (GAT)(GATA) ₈ (GCAA) ₁₁ 3'	C (-19)

	Du215(rost)5	227	5'(GAT)(GATA) ₄ (GAT)(GATA) ₇ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
<i>D. raddei raddei</i>	Du215(rad)1	256	5' (GATA) ₉ (GCAA) ₁₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)2	242	5' (GATA) ₈ GAT(GATA) ₃ GATTGAT(GATA) ₃ (GCAA) ₂ 3'	T (-19)
	Du215(rad)3	239	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₁₀ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)4	239	5' GATT(GATA) ₉ GAT(GATA) ₄ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)5	235	5' GATA ₄ GAT(GATA) ₉ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)6	235	5'(GATA) ₅ GAT(GATA) ₈ (GCAA) ₂ 3'	T (-19)
	Du215(rad)7	235	5' GATAGACA(GATA) ₅ GAT (GATA) ₆ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)8	235	5' GATA ₇ GAT(GATA) ₆ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)9	231	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₈ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)10	231	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₈ (GCAA) ₂ 3'	T (-19)
	Du215(rad)11	230	5' (GAT) ₂ (GATA) ₄ GAT(GATA) ₇ (GCAA) ₂ 3'	T (-19)
	Du215(rad)12	227	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₇ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)13	227	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₇ (GCAA) ₂ 3'	T (-19)
	Du215(rad)14	227	5' GATT(GATA) ₆ GAT(GATA) ₄ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)15	226	5' (GATA) ₄ GAT(GATA) ₂ GAT (GATA) ₄ (GCAA) ₂ 3'	T (-19)
	Du215(rad)16	223	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₆ (GCAA) ₂ 3'	T (-19)
	Du215(rad)17	223	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₆ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)18	219	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₅ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(rad)19	215	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₄ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
<i>D. portschinskii</i>	Du215(port)1	268	5' (GATA) ₁₂ (GCAA) ₁₂ 3'	C (-19)
	Du215(port)2	264	5' (GATA) ₁₁ (GCAA) ₁₂ 3'	C (-19)
	Du215(port)3	264	5' (GATA) ₁₀ (GCAA) ₁₃ 3'	C (-19)
	Du215(port)4	260	5' (GATA) ₁₀ (GCAA) ₁₂ 3'	C (-19)
	Du215(port)5	256	5' (GATA) ₉ (GCAA) ₁₂ 3'	C (-19)
	Du215(port)6	256	5' (GATA) ₁₁ (GCAA) ₁₀ 3'	C (-19)
	Du215(port)7	256	5' (GATA) ₁₀ (GCAA) ₁₁ 3'	C (-19)
	Du215(port)8	252	5' (GATA) ₁₀ (GCAA) ₁₀ 3'	C (-19)
	Du215(port)9	248	5' (GATA) ₁₀ (GCAA) ₉ 3'	C (-19)
	Du215(port)10	248	5' (GATA) ₉ (GCAA) ₁₀ 3'	C (-19)
	Du215(port)11	244	5' (GATA) ₁₀ (GCAA) ₈ 3'	C (-19)
	Du215(port)12	244	5' (GATA) ₁₁ (GCAA) ₇ 3'	C (-19)
	Du215(port)13	240	5' (GATA) ₉ (GCAA) ₈ 3'	C (-19)
	Du215(port)14	236	5' (GATA) ₉ (GCAA) ₇ 3'	C (-19)
	Du215(port)15	235	5' (GATA) GACA(GATA) ₅ GAT(GATA) ₆ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(port)16	228	5' (GATA) ₁₀ (GCAA) ₄ 3'	C (-19)
	Du215(port)17	228	5' (GATA) ₉ (GCAA) ₅ 3	C (-19)
	Du215(port)18	227	5'(GATA) ₄ GAT(GATA) ₇ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)
	Du215(port)19	224	5' (GATA) ₁₀ (GCAA) ₃ 3'	C (-19)
	Du215(port)20	220	5' (GATA) ₉ (GCAA) ₃ 3'	C (-19)
	Du215(port)21	216	5' (GATA) ₉ (GCAA) ₂ 3'	C (-19)

* Расстояния даны в п.н. до (-) и после (+) микросателлитного кластера.

Как видно из таблицы 6, локус Du215 у *D. rostombekowi* представлен пятью аллельными вариантами (Du215(rost)1 – Du215(rost)5) отличающимися по количеству нуклеотидных звеньев внутри микросателлитного кластера. Микросателлитный кластер представлен звеньями GCAA и GATA. Несовершенные GAT повторы были обнаружены во всех аллельных вариантах локуса Du215 у *D. rostombekowi*, однако, в случае аллельных вариантов Du215(rost)1, Du215(rost)2, Du215(rost)3 и Du215(rost)4 несовершенный повтор GAT был расположен только в начале кластера. Так же можно заметить наличие у варианта Du215(rost)3 динуклеотидной вставки TT на расстоянии 98 нуклеотидов от начала микросателлитного кластера. У родительских видов аллелей с дупликацией TT вне микросателлита выявлено не было.

Анализ аналогичного локуса у родительских видов выявил 19 аллельных вариантов у «материнского» вида *D. r. raddei* и 21 аллельный вариант у «отцовского» *D. portschinskii*. Структура микросателлитного кластера двуполых видов варьировала по количеству GATA и GCAA звеньев, а также по наличию несовершенных GAT повторов. Однако, точечные замены в фиксированных положениях С (-19) и Т (-19) были характерны как для партеновида (С (-19)), так и для двуполых родительских видов. В связи с отсутствием характерных SNP, по данному локусу нельзя точно определить наследование аллельных вариантов от родительских видов. Однако анализ сходства кластеров партеновида и его родительских видов позволяет предположить набор наследованных аллелей. Вероятно, если исходить из состава микросателлитных кластеров, то аллельные варианты Du215(rost)1–Du215(rost)4 *D. rostombekowi* были унаследованы от «отцовского» вида *D. portschinskii*, а аллельный вариант Du215(rost)5, обладающий более сложной структурой микросателлитного кластера – от «материнского» вида *D. r. raddei*.

Анализ структуры локуса Du281 (Таблица 7) у *D. rostombekowi* выявил четыре аллельных варианта (Du281(rost)1- Du281(rost)4), которые различались размером и составом микросателлитного кластера. Микросателлитный кластер аллелей Du281(rost)1 – Du281(rost)3 содержал GAGAT, GAT и TA мотивы, которые имели включения звеньев GATA. Однако структура микросателлитного кластера у аллельного варианта Du281(rost)4 значительно отличалась от остальных и содержала только повторы GATA. По наличию точечных замен вне кластера, исследованные аллельные варианты разделялись на 2 группы: Т (-84), А (-19), Т (+15), А (+25) и С (-84), G (-19), С (+15), G (+25) соответственно. Примечательно, что только в аллельных вариантах локуса Du281 было обнаружено наибольшее количество SNP (4) во фланкирующих областях. Анализ аналогичного локуса у родительских двуполых видов выявил 14 аллельных вариантов у *D. r. raddei* и 9 у *D. portschinskii*. Структура микросателлитного кластера родительских видов, так же, как и у партеновида, имела мотивы GAGAT, GAT и TA с включением GATA повторов, встречались и варианты, аналогичные

Du281(rost)4, то есть имеющие только GATA повторы в своем составе. Однако по фиксированным точечным заменам вне кластера, аллели родительских видов хорошо различались. Так все проанализированные особи «материнского» вида *D.r. raddei* имели состав T (-84), A (-19), T (+15), A (+25), особи «отцовского» вида *D. portschinskii* C (-84), G (-19), C (+15), G (+25). Из таблицы 7 следует, что варианты Du281(rost)1, Du281(rost)2 и Du281(rost)3 локуса Du281 вероятно были унаследованы партеновидом от «материнского» вида *D. r. raddei*, имеющего аллельный вариант Du281(rad)3, который обладает наиболее близким по структуре микросателлитным кластером и схожим набором SNP. Аллельный вариант Du281(rost)4 с нуклеотидными заменами C (-84), G (-19), C (+15), G (+25) вероятно был унаследован от «отцовского» вида *D. portschinskii* с аллельным вариантом Du281(port)6, схожим по набору SNP-замен на флангах и по строению микросателлитного кластера.

Таблица 7 – Структурные вариации аллелей локуса Du281 *D. rostombekowi* и его ортологов у двуполовых родительских видов *D.r. raddei* и *D. portschinskii*

Вид	Аллельный вариант	Длина (п.о.)	Последовательность микросателлитного кластера	Фиксированные нуклеотидные замены на флангах *
<i>D. rostombekowi</i>	Du281(rost)1	265	5'(GATA) ₂ (GAGAT)(GATA) ₁ ₁ (GAT)(GATA) ₁₂ (TA)(GATA) ₃ '	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rost)2	261	5'(GATA) ₂ (GAGAT)(GATA) ₁ ₀ (GAT)(GATA) ₁₂ (TA)(GATA) ₃ '	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rost)3	253	5' (GATA) ₂ (GAGAT)(GATA) ₁₁ (GAT)(GATA) ₉ (TA)(GATA) ₃ '	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rost)4	191	5' (GATA) ₁₀ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)
<i>D. r. raddei</i>	Du281(rad)1	226	5' (GATA)GAT(GATA) ₇ (GAT) ₂ GATA 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)2	220	5' (GATA) ₇ GAT(GATA) ₈ 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)3	214	5'(GATA) ₂ GAGAT(GATA) ₄ (GACA) ₃ (GATA) ₄ 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)4	208	5' (GATA) ₁₀ GATGATATA(GATA) ₂ 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)5	205	5' (GATA) ₁₂ TAGATA 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)6	204	5' (GATA) ₁₀ GATGATA 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)7	200	5' (GATA) ₉ GATGATA 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)

	Du281(rad)8	197	5' (GATA) ₁₀ TAGATA 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)9	196	5' (GATA) ₈ GATGATA 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)10	195	5' (GATA) ₁₁ 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)11	192	5' (GATA) ₇ GATGATA 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)12	191	5' (GATA) ₁₀ 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)13	188	5' (GATA) ₆ GATGATA 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
	Du281(rad)14	183	5' (GATA) ₈ 3'	T (-84), A (-19), T (+15), A (+25)
<i>D. portschinskii</i>	Du281(port)1	217	5'(GATA) ₁₀ GAT(GATA) ₂ GAT(GATA) ₃ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)
	Du281(port)2	213	5' GATA) ₉ GAT(GATA) ₂ GAT(GATA) ₃ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)
	Du281(port)3	195	5' (GATA) ₂ GATAT(GATA) ₈ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)
	Du281(port)4	195	5' (GATA) ₁₁ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)
	Du281(port)5	195	5' (GATA) ₁₁ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)
	Du281(port)6	191	5' (GATA) ₁₀ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)
	Du281(port)7	191	5' (GATA) ₁₀ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)
	Du281(port)8	187	5' (GATA) ₉ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)
	Du281(port)9	183	5' (GATA) ₈ 3'	C (-84), G (-19), C (+15), G (+25)

* Расстояния даны в п.н. до (-) и после (+) микросателлитного кластера

Секвенирование и анализ структуры локуса Du323 установили, что данный локус не является полиморфным и партеновида представлен двумя аллельными вариантами: Du323(rost)1 и Du323(rost)2.

В таблице 8 показано, что структура локуса включает три микросателлитных кластера: (AC)_n, (GATA)_n и (GA)_n. Аллельные варианты различаются вариациями числа GATA- и AC-звеньев, а также распределением вставок (GGT, GAT), разделяющих GATA-повторы. По структуре микросателлитного кластера и SNP аллельные варианты можно разделить на две группы: C (-23), T (+39) и A (-23), C (+39). При сравнении аллелей локуса Du323(rost) партеновида *D. rostombekowi* с гаплотипами родительских видов оказалось, что аллель с гаплотипом C (-23), T (+39) унаследована от «отцовского» вида *D. portschinskii* (предположительно аллель Du323(port)5), а аллель с гаплотипом A (-23), C (+39)– от

«материнского» вида *D. r. raddei* (Du323(rad)1). Примечательно, что по локусу Du323 исследованные особи *D. r. raddei* оказались гомозиготами и содержали один аллельный вариант Du323(rad)1.

Таблица 8 – Структурные вариации аллелей локуса Du323 *D. rostombekowi* и его ортологов у двуполовых родительских видов *D.r raddei* и *D. portschinskii*

Вид	Аллельный вариант	Длина (п.о.)	Последовательность микросателлитного кластера	Фиксированные нуклеотидные замены на флангах*
<i>D.rostombekowi</i>	Du323 (rost)1	195	5'(AC) ₆ ...(GATA) ₆ (GAT)(GATA) ₂ ...(GA) ₄ 3'	C (-23), T (+39)
	Du323 (rost)2	184	5'(AC) ₄ ...(GATA)(GGT)(GATA) ₃ (GAT)(GATA)...(GA) ₄ 3'	A (-23), C (+39)
<i>D. r. raddei</i>	Du323 (rad)1	184	5'(AC) ₄ ...(GATA)(GGT)(GATA) ₃ (GAT)(GATA) 3'	A (-23); C (+39)
<i>D. portschinskii</i>	Du323 (port)1	215	5'(AC) ₆ ...(GATA) ₁₁ GAT(GATA) ₂ 3'	C (-23), T (+39)
	Du323 (port)2	211	5'(AC) ₆ ...(GATA) ₁₀ GAT(GATA) ₂ 3'	C (-23), T (+39)
	Du323 (port)3	203	5'(AC) ₆ ...(GATA) ₈ GAT(GATA) ₂ 3'	C (-23), T (+39)
	Du323 (port)4	199	5' (AC) ₆ ...(GATA) ₇ GAT(GATA) ₂ 3'	C (-23), T (+39)
	Du323 (port)5	195	5' (AC) ₆ ...(GATA) ₆ GAT(GATA) ₂ 3'	C (-23), T (+39)
	Du323 (port)6	191	5' (AC) ₆ ...(GATA) ₅ GAT(GATA) ₂ 3'	C (-23), T (+39)
	Du323 (port)7	187	5' (AC) ₆ ...(GATA) ₄ GAT(GATA) ₂ 3'	C (-23), T (+39)
	Du323 (port)8	179	5' (AC) ₆ ...(GATA) ₂ GAT(GATA) ₂ 3'	C (-23), T (+39)

* Расстояния даны в п.н. до (-) и после (+) микросателлитного кластера

При анализе молекулярной структуры локуса Du47G *D. rostombekowi* было выявлено пять аллельных вариантов (Du47G(rost)1 – Du47G(rost)5), которые различались структурой микросателлитного кластера, для которого характерны GATA и GACA повторы, а также несовершенные звенья GAT (Таблица 9). По фиксированным точечным заменам на флангах (SNP), аллели партеновида можно разделить на две группы: первая – А (+7), А (+21), G (+52) Т (+58), характерная для аллелей Du47G(rost)1 и Du47G(rost)5; вторая – Т (+7), Т (+21), С (+52) Т (+58) к которой относятся аллельные варианты Du47G(rost)2–Du47G(rost)4.

Таблица 9 – Структурные вариации аллелей локуса Du47G *D. rostombekowi* и его ортологов у двуполовых родительских видов *D.r. raddei* и *D. portschinskii*

Вид	Аллельный вариант	Длина (п.о.)	Последовательность микросателлитного кластера	Фиксированные нуклеотидные замены на флангах*
<i>D. rostombekowi</i>	Du47G (rost)1	180	5' GATA ₈ (GACA) ₄ (GATA) ₂ (GAT)(GATA) ₂ 3'	A(+7), A(+21), G(+52) T (+58)
	Du47G (rost)2	168	5'(GATA) ₉ (GACA)(GATA)(GAT)(GATA) ₂ 3'	T(+7), T(+21), C(+52) T (+58)
	Du47G (rost)3	168	5'(GATA) ₈ (GACA)(GATA) ₂ (GAT)(GATA) ₂ 3'	T(+7), T(+21), C(+52) T (+58)
	Du47G (rost)4	164	5'(GATA) ₈ (GACA)(GATA)(GAT)(GATA) ₂ 3'	T(+7), T(+21), C(+52) T (+58)
	Du47G (rost)5	152	5'(GATA) ₂ (GACA)(GATA) ₄ (GAT)(GATA) ₂ 3'	A(+7), A(+21), G(+52) T (+58)
<i>D. r. raddei</i>	Du47G(rad) 1	172	5'(GATA) ₉ (GACA) ₂ GATAGA T(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52) T (+58)
	Du47G(rad) 2	164	5'(GATA) ₈ GACA(GATA)GAT (GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52) T (+58)
	Du47G(rad) 3	152	5'(GATA) ₃ (GACA) ₃ GATAGA T(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52) T (+58)
	Du47G(rad) 4	152	5'(GATA) ₂ (GACA)(GATA) ₄ GAT(GATA) ₂ 3'	A (+7) A(+21) G (+52) T (+58)
	Du47G(rad) 5	148	5'(GATA) ₃ (GACA)(GATA) ₂ GAT(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52) T (+58)
	Du47G(rad) 6	148	5'(GATA) ₂ (GACA)(GATA) ₃ GAT(GATA) ₂ 3'	T (+7) A(+21) G (+52) T (+58)
<i>D. portschinskii</i>	Du47G(port) 1	212	5'(GATA) ₁₉ (GACA) ₂ GATAGA T(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)T (+58)
	Du47G(port) 2	188	5'(GATA) ₁₄ GACAGATAGAT(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)G (+58)
	Du47G(port) 3	184	5'(GATA) ₁₂ (GACA) ₂ GATAGA T(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)T (+58)
	Du47G (port)4	180	5'(GATA) ₁₂ GACAGATAGAT(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)G (+58)
	Du47G (port)5	176	5'(GATA) ₁₁ GACAGATAGAT(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)G (+58)
	Du47G (port)6	172	5' (GATA) ₁₀ GACAGATAGAT(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)T (+58)
	Du47G (port)7	172	5'(GATA) ₁₀ GACAGATAGAT(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)G (+58)
	Du47G (port)8	168	5'(GATA) ₉ GACAGATAGAT(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)T (+58)
	Du47G (port)9	168	5'(GATA) ₉ GACAGATAGAT(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)G (+58)
	Du47G (port)10	168	5'(GATA) ₈ (GACA) ₂ GATAGA T(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)T (+58)
	Du47G (port)11	164	5'(GATA) ₇ (GACA) ₂ GATAGA T(GATA) ₂ 3'	T (+7) T(+21) C (+52)T (+58)

*Расстояния даны в н.п. до (-) и после (+) микросателлитного кластера.

При анализе аналогичного локуса у родительских двуполых видов было установлено, что аллель Du47G(rost)5, по-видимому, унаследована от «материнского» вида *D. r. raddei* и соответствует аллели Du47G(rad)4, которая широко распространена в популяциях «материнского» вида. Наблюдаются сходства аллелей не только в структуре микросателлитного кластера, но и в фиксированных заменах А (+7), А (+21), G (+52) Т (+58). Хотя отметим, что для «материнского» вида характерны как А (+7), А (+21), G (+52) Т (+58), так и Т (+7), Т (+21), С (+52) Т (+58) SNP-замены. В виду особенностей данного локуса, выявить аллель, унаследованную от «отцовского» *D. portschinskii* проблематично, так как фиксированные замены (SNP), которые формируют гаплотипический маркер, у «отцовского вида» характеризуются набором замен Т (+7), Т (+21), С (+52) Т (+58) во всех случаях, и совпадают с аналогичными заменами у «материнского» вида *D. r. raddei*. Предположительно можно сказать, что это аллель Du47G (port)8 имеет сравнительно схожий состав микросателлитного кластера с аллелью Du47G(rost)2. Поскольку все исследованные особи *D. rostombekowi* гетерозиготны по данному локусу, а гаплотип А(+7), А(+21), G(+52) Т (+58) унаследован от «материнского» вида *D. r. raddei*, то гаплотип Т(+7), Т(+21), С(+52) Т (+58), видимо, унаследован от «отцовского» вида *D. portschinskii*.

При анализе аналогичного локуса у родительских двуполых видов было установлено, что аллель Du47G(rost)5, по-видимому, унаследована от «материнского» вида *D. r. raddei* и соответствует аллели Du47G(rad)4, которая широко распространена в популяциях «материнского» вида. Наблюдаются сходства аллелей не только в структуре микросателлитного кластера, но и в фиксированных заменах А (+7), А (+21), G (+52) Т (+58). Хотя отметим, что для «материнского» вида характерны как А (+7), А (+21), G (+52) Т (+58), так и Т (+7), Т (+21), С (+52) Т (+58) SNP-замены. В виду особенностей данного локуса, выявить аллель, унаследованную от «отцовского» *D. portschinskii* проблематично, так как фиксированные замены (SNP), которые формируют гаплотипический маркер, у «отцовского вида» характеризуются набором замен Т (+7), Т (+21), С (+52) Т (+58) во всех случаях, и совпадают с аналогичными заменами у «материнского» вида *D. r. raddei*. Предположительно можно сказать, что это аллель Du47G (port)8 имеет сравнительно схожий состав микросателлитного кластера с аллелью Du47G(rost)2. Поскольку все исследованные особи *D. rostombekowi* гетерозиготны по данному локусу, а гаплотип А(+7), А(+21), G(+52) Т (+58) унаследован от «материнского» вида *D. r. raddei*, то гаплотип Т(+7), Т(+21), С(+52) Т (+58), видимо, унаследован от «отцовского» вида *D. portschinskii*.

На основе полученных данных можно сделать утверждение, что сочетание определенных микросателлитов и однонуклеотидных вариаций, расположенных на фиксированных расстояниях от микросателлитного кластера, можно рассматривать как

единый гаплотип, который является специфическим для каждого аллеля и унаследован партеногенетическим видом от «материнского» или «отцовского» двуполовых видов. Изменчивость аллелей клонального вида обусловлена мутациями микросателлитного кластера, возникающими спонтанно под воздействием различных генетических и экологических факторов.

3.1.2 Генотипическое разнообразие исследованных популяций *D. rostombekowi*

Генотипы в популяциях *D. rostombekowi* были установлены по сочетанию аллелей четырех исследованных локусов (таблицы 6 – 9). Анализ аллельных комбинаций по данным локусам выявил семь генотипов, неравномерно распространенных в исследуемых популяциях (таблица 10). Особи с одинаковыми генотипами формировали отдельные группы - клональные линии. Распространение генотипов было получено исходя из их встречаемости в популяциях. Генотипическое разнообразие (отношение количества различающихся генотипов в популяции к общему количеству исследованных особей в популяции) *D. rostombekowi* варьировалось от 14,2% до 75% (таблица 10).

Таблица 10 – Генотипическое разнообразие в популяциях в *D. rostombekowi*

Генотип	Комбинация аллельных вариантов	Популяции				Количество особей с данным генотипом (частота генотипов)
		Гош	Цовак	Папанино	Спитак	
1	Du215(2+5)+Du281(1+4)+Du323(1+2)+Du47G(4+5)	2	0	14	8	24 (57%)
2	Du215(2+5)+Du281(2+4)+Du323(1+2)+Du47G(4+5)	0	0	6	1	7 (16,6%)
3	Du215(4+5)+Du281(3+4)+Du323(1+2)+Du47G(2+1)	0	5	0	0	5 (11,9%)
4	Du215(4+5)+Du281(3+4)+Du323(1+2)+Du47G(4+5)	0	3	0	0	3 (7,14%)
5	Du215(2+5)+Du281(2+4)+Du323(1+2)+Du47G(3+5)	0	0	1	0	1 (2,4%)
6	Du215(3+5)+Du281(2+4)+Du323(1+2)+Du47G(4+5)	1	0	0	0	1 (2,4%)
7	Du215(1+5)+Du281(1+4)+Du323(1+2)+Du47G(4+5)	1	0	0	0	1 (2,4%)
Общее количество особей		4	8	21	9	42
Генотипическое разнообразие		3 75%	2 25%	3 14,2%	2 22,2%	7

Мажорный клон (генотип 1), был установлен у 24 особей (57% от всех исследованных особей) и представлен в трех популяциях – Гош, Папанино, Спитак. Клон с генотипом 2 встречался у 7 особей (16,6%). Клоны с генотипами 3 (5 особей – 11,9%) и 4 (3 особи – 7,14%) были обнаружены только в изолированной севанской популяции Цовак. Остальные генотипы (5, 6 и 7), предположительно клоны, были представлены только одной особью (2,4%) и встречались в популяциях Гош, Папанино, Спитак. В таблице 11 приведены данные расчетов индексов генетического разнообразия в популяциях партеновида по четырем микросателлитным локусам. Уровень ожидаемой гетерозиготности (H_E) варьируется от 0.533 до 0.783 (в среднем 0.581), а число аллелей (N) от 2 до 4. Показатель степени аллельного богатства (R_s) варьируется от 1.995 до 4.000 (в среднем 2.685). Самый высокий показатель данного значения установлен в популяции Гош по локусам Du215, Du281 и Du323.

Таблица 11 – Показатели генетического разнообразия в популяциях *D. rostombekowi* по четырем микросателлитным локусам.

Локус	Популяция	N	R_s	H_E
Du215	Гош	4	4.0	0.75
	Цовак	2	2.0	0.533
	Папанино	2	1.997	0.512
	Спитак	2	2.000	0.529
	Σ	5	2.738	0.581
Du281	Гош	3	3.000	0.679
	Цовак	2	2.000	0.533
	Папанино	3	2.773	0.626
	Спитак	3	2.443	0.582
	Σ	4	3.127	0.605
Du323	Гош	2	2.000	0.571
	Цовак	2	2.000	0.533
	Папанино	2	1.997	0.512
	Спитак	2	2.000	0.529
	Σ	2	1.995	0.536
Du47G	Гош	2	2.000	0.571
	Цовак	4	3.774	0.783
	Папанино	3	2.186	0.535
	Спитак	2	2.000	0.529
	Σ	5	2.883	0.604
Все локусы		16	2.685	0.581

N-число аллелей, R_s -уровень аллельного богатства, H_E -значение ожидаемой гетерозиготности.

3.1.3 Происхождение клональных линий (генотипов) *D. rostrombekowi*

На основе комбинации аллель-специфических SNP маркеров, представляющих собой сочетание консервативных замен, расположенных в фиксированных позициях от микросателлитного кластера и различающихся последовательностей самого кластера, были выявлены генотип-специфические маркеры, которые наследуются от двуполовых родительских видов. Данные маркеры позволяют установить количество актов гибридизации между двуполовыми видами, которые привели к образованию партеногенетической ящерицы *D. rostrombekowi*, а также дать оценки клональному разнообразию популяций партеновида.

В результате анализа генотип-специфических маркеров по четырем микросателлитным локусам в популяциях *D. rostrombekowi* было установлено семь клональных линий (генотипов). Генотипы 1-7 отличались друг от друга только последовательностью микросателлитного кластера (Рис. 11). Отсутствие вариаций SNP по всем исследованным локусам указывает на единственный акт гибридизации при котором, согласно установленным последовательностям микросателлитного кластера (таблицы 6 – 9), участвовала одна особь двуполого вида *D.r. raddei* («материнский вид») и одна особь *D.portschinskii* («отцовский вид»). Можно предположить, что редкие генотипы единичных особей образовались в следствие мутаций основного генотипа 1 (найденного в трех из четырех изученных популяций). Генотипы 3 и 4 встречаются лишь в популяции Цовак, изолированной от остальных – как следствие, они больше других генотипов отличаются от основного. Изучение пространственно-частотных распределений генотипов с 1 по 4 также позволяет утверждать о наличии зависимости частот клонов и географического разделения у трех северных и южной севанской популяцией Цовак.



Рисунок 11 – Схематическое изображение семи генотипов, образованных аллельными комбинациями микросателлитных локусов Du215, Du281, Du323 и Du47G у 42 особей *D. rostrombekowi*. В желтых квадратах указаны SNP (специфичные для родительских видов маркеры).

На рисунке 12 представлена дендрограмма, показывающая генетическое сходство партеновида и его родительских видов по локусам Du281 и Du323, для которых были установлены SNPмаркеры. Она наглядно демонстрирует, что оба двуполовых вида образуют отдельные кластеры. Причем некоторые аллели партеновида унаследованы от материнского вида *D. r. raddei*, а другие от отцовского вида *D. portchinskii*. Так, аллели Du281 D. rost 1, 2 и 3 имеют сходство со всеми аллелями Du281 материнского вида *D. r. raddei*, а аллель D.rost 4 проявляет сходство с двумя аллелями отцовского вида *D. portchinskii* – D.port 3 и D.port 6. По локусу Du323, аллель партеногенетического вида D. rost1 имеет высокое сходство с аллелями отцовского вида *D. portchinskii*, а аллель D.rost 2 имеет высокое сходство с аллелью, установленной для материнского вида *D. r. raddei*.

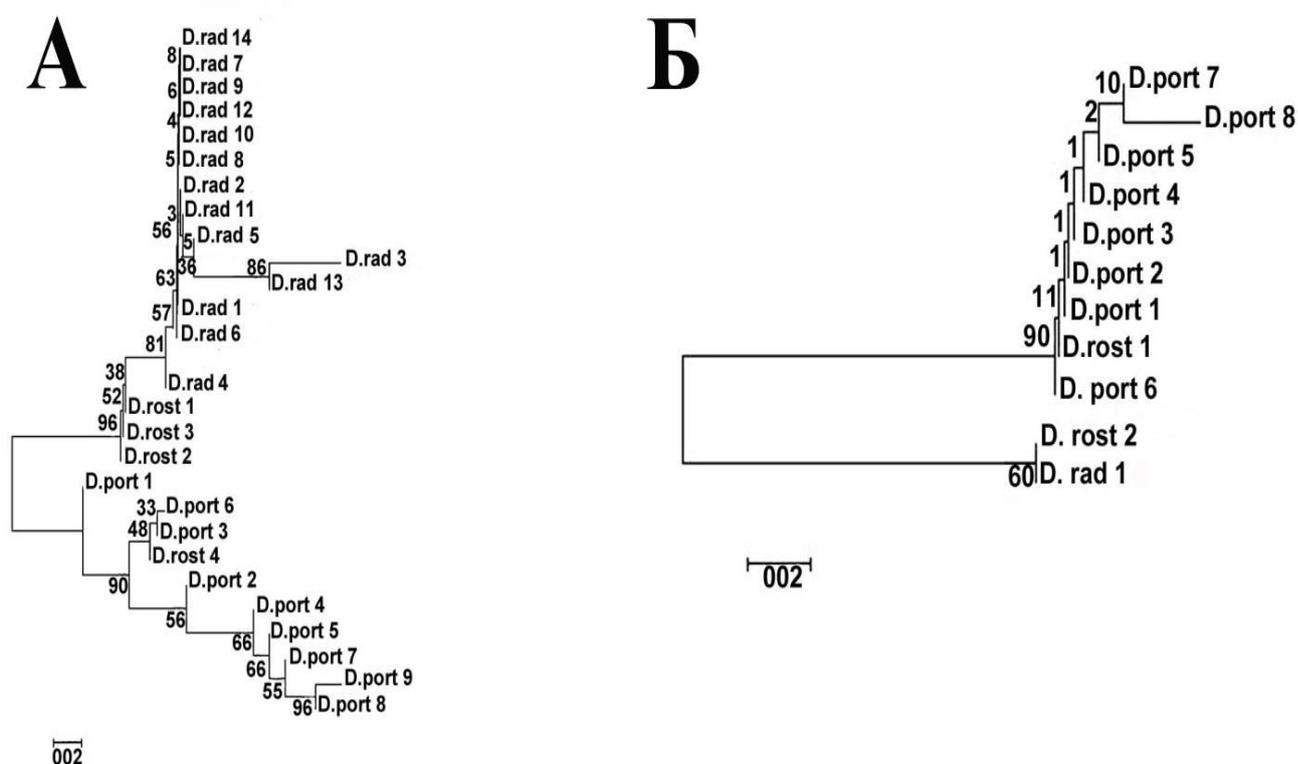


Рисунок 12 – Генетическое сходство между последовательностями аллелей Du281 (А) и Du323 (Б) для видов *D. rostombekowi* (*D. rost*), *D. portschinskii* (*D. port*) и *D. raddei raddei* (*D. rad*).

Если считать, что исходным (первоначальным, эндемичным) клоном представляется генотип 1 (G1) (поскольку он встерчается в популяциях высокой частотой), то, согласно модели Паркера (Parker et al., 1989), можно утверждать, что остальные обнаруженные генотипы были образованы в результате микросателлитных мутаций уже сформировавшегося основного клона. Это событие отражено на рисунке 13, данная схема построена на основе сравнительного анализа сочетаний аллельных вариантов по каждому локусу с учетом распространения генотипа и частоты его встречаемости в популяциях.

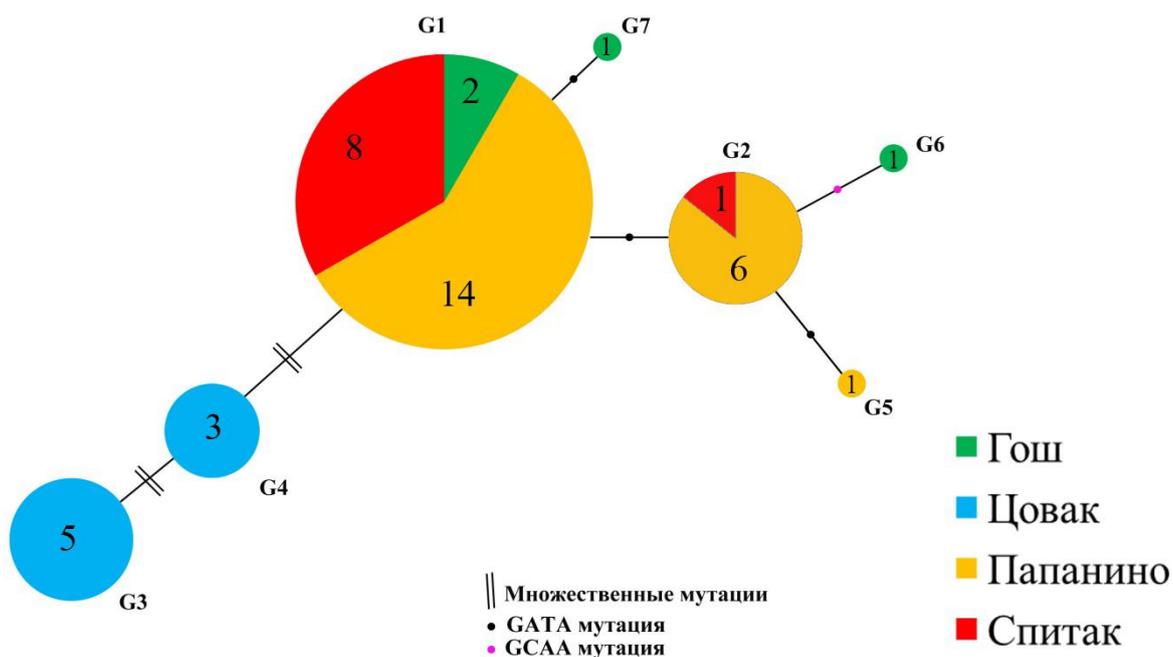


Рисунок 13 – Схематическое изображение, отражающее взаимоотношения между генотипами 1-7(G1-G7) в исследованных популяциях *D. rostrombekowi*. Числа указывают количество особей с данным генотипом в популяции. Размер кругов отражает представленность генотипа в популяции. Цветами обозначены исследованные популяции.

Как видно из рисунка 13 – генотипы 2 и 7 (G2, G7) отличаются от генотипа 1(G1) одной GATA мутацией в микросателлитном кластере по одному из 4 локусов. Такая же картина наблюдается между генотипами G2 и G5. Генотип 6 (G6) хоть и представлен в популяции Гош, однако имеет сходство с генотипом 2 (G2) (представленным в популяциях Спитак и Папанино) за исключением делеции одного GCAA звена в локусе Du215. Несмотря на то, что генотипы 3 и 4 (G3, G4) не были обнаружены в других популяциях, кроме Цовак; они связаны с основным генотипом G1 общими аллельными вариантами. Однако они удалены от него множественными изменениями внутри микросателлитного кластера.

3.2 Модели пространственного распространения партеногенетического вида

D. rostrombekowi и его двуполых родительских видов

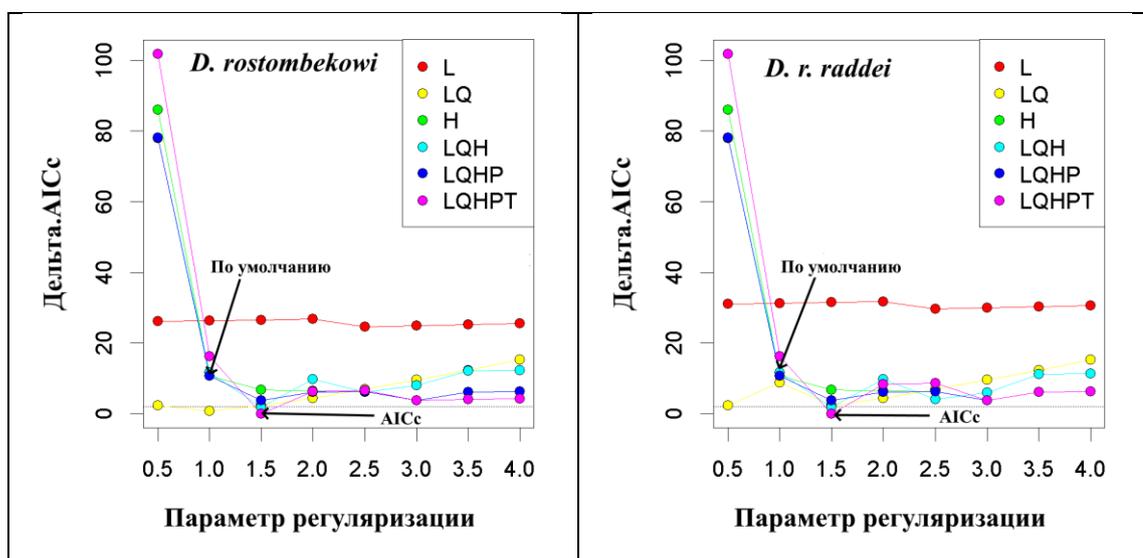
Для создания SDM моделей было использовано 118 записей с географическими координатами присутствия партеновида *D. rostrombekowi* на территории Армении и Азербайджана (49 из литературных данных и 69 из полевых записей, собранных в результате экспедиций сотрудников ЕРГУ и собственных экспедиций 2018-2019 гг.). После удаления кластерных точек осталось 56 записей, использованных для дальнейшего анализа. Также в

результате анализа литературных, полевых и музейных данных, было собрано 296 точек «материнского» вида *D. r. raddei* и 259 точек «отцовского» вида *D. portschinskii*. После процедуры удаления кластерных точек осталось 132 точки присутствия *D. r. raddei* и 197 точек присутствия *D. portschinskii*.

3.2.1 Оптимальные параметры моделей MaxEnt

Установленные параметры моделей MaxEnt с помощью критерия AICc отличались от настроек по умолчанию для всех видов. Мы не обнаружили общих тенденций в отношении выбора классов функций (FC), выбранных с помощью AICc модели. Для всех видов были получены более высокие значения параметров регуляризации (RM), чем значение по умолчанию (Рис. 14). Например, оптимальный параметр регуляризации (RM) и набор классов функций для *D. rostombekowi* были установлены как RM=1.5 и полный набор функций (L, Q, H, P, T) (Рис. 14). Если при создании модели распространения *D. rostombekowi* с помощью MaxEnt использовались бы параметры по умолчанию, тогда эти величины принимали бы следующие значения: RM=1.0 и три набора функций (L, Q, H).

На рисунке 14 мы видим, что горизонтальная пунктирная линия представляет собой $\Delta AICc = 2$, ниже которой представлены лучшие модели по критерию AICc (AICc — информационный критерий Акаике, скорректированный для небольших размеров выборки, (Muscarella et al., 2014)), $\Delta AICc$ — разница между AICc данной модели и AICc модели с наименьшим значениями статистики AICc. Настройки по умолчанию и оптимальной модели по критерию AICc, указаны стрелками.



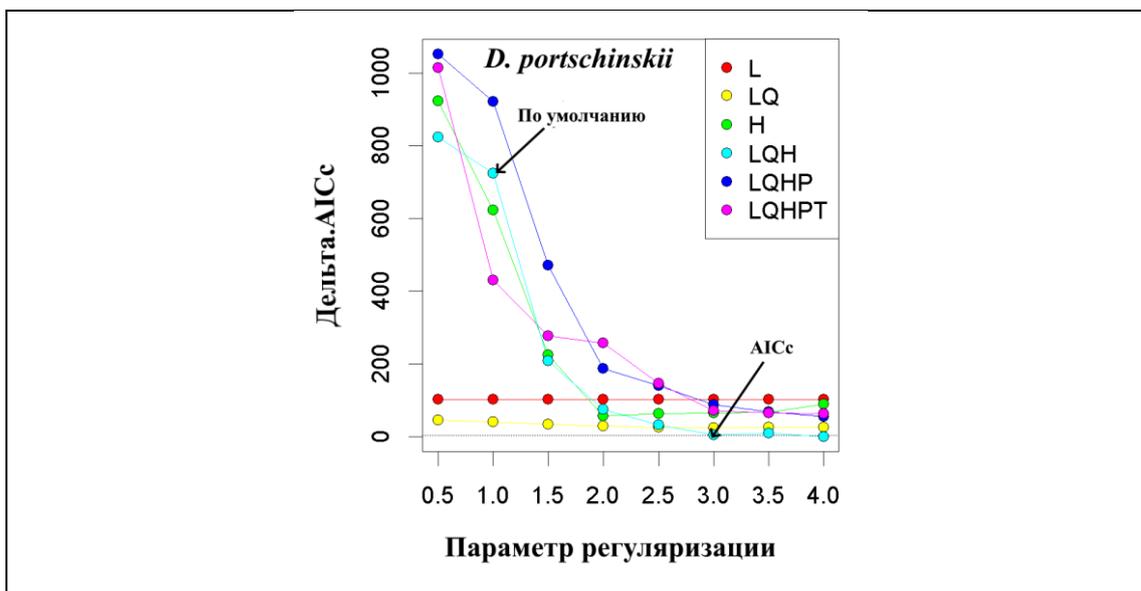


Рисунок 14 – Оценки оптимальных параметров MaxEnt для *D. rostombekowi*, *D. r. raddei* и *D. portschinskii*, полученных для ряда комбинаций допустимых классов функций (L, Q, H, P, T : L = линейная, Q = квадратичная, H = шарнирная, P = произведение числовых функций, T = пороговая) и параметра регуляризации (RM- regularization multiplier) по терминологии MaxEnt (Phillips et al., 2006).

Оптимальные параметры для построения модели распространения материнского вида *D. r. raddei* такие же, как для партеновида *D. rostombekowi*, т.е. RM=1.5 и используется полный набор функций (L, Q, H, P, T). В отличие от них у отцовского вида *D. portschinskii* по критерию AICc установлены оптимальные параметры, которые значительно больше отличаются по параметру регуляризации. Значения параметра регуляризации равен RM=3.0, набор функций включает только три класс функций L, Q, H (Рис. 14). Известно, что в программе MaxEnt при создании SDM параметр RM по умолчанию равен 1, а набор классов функции устанавливается в зависимости от количества точек находок. Например, когда имеется не менее 80 точек находок, MaxEnt по умолчанию допускает использование всех типов функции (L, Q, H, P, T), от 15 до 79 - используются линейные, квадратичные и шарнирные функции (L, Q, H), от 10 до 14 - используются линейные и квадратичные ((L, Q) , меньше 10 – используются только линейная функция (L). Из этого можно заключить о необходимости определения параметров MaxEnt с помощью дополнительных программ с использованием информационного критерия Akaike (Akaike, 1974). Анализ показал, что использование параметров MaxEnt по умолчанию приводили бы к переобученным моделям SDM.

3.2.2 Производительность моделей SDM *D. rostombekowi*, *D. r. raddei*, *D. portschinskii* и важнейшие предикторные переменные

После применения оптимальных параметров MaxEnt мы получили «высокие» значения индекса Бойса ($B_{ind} \pm SD$) и AUC ($\pm SD$) для всех SDM моделей распространения вида. Вклады переменных для различных SDM представлены в таблице 12. В таблице представлены только переменные, которые внесли вклад больше 5% либо по PC (процент вклада) или по PI (процент перестановочной важности). Жирным цветом выделены переменные, значимые для каждого вида в отдельности. Из таблицы следует, что индекс AUC (Phillips et al., 2006) принимает достаточно высокие значения и варьировались от 0.926 (± 0.01) до 0.983 (± 0.006), индекс Бойса, который позволяет оценить пригодность наилучших моделей, варьировался от 0.914 (± 0.062) до 0.964 (± 0.02).

Таблица 12 – Набор важнейших предикторных переменных, определяющих SDM изучаемых видов с указанием индексов пригодности Бойса и AUC.

Предикторные переменные*	<i>D. rostombekowi</i>		<i>D. portschinskii</i>		<i>D. r. raddei</i>	
	PC**	PI***	PC	PI	PC	PI
C_ISOT	10.4	9.1	12.4	21.6	1.2	2.2
C_TAnR	3.7	7.2	2	10.9	1.7	1.7
C_MeanTDrQ	26.7	46.2	8.3	5.5	5	4.3
C_PCoefVar	17	7.1	3.9	2.7	1.8	9.1
C_PWarmQ	10.9	2.1	33.4	27.6	4.4	9.5
C_PColdQ	5.4	16.8	1.1	4.8	10.1	17.6
C_SRad	17	10.4	19.2	22.7	34.3	42
T_EL	0.1	0.4	8.5	3	1.7	2
L_DSU	0.1	0	0.6	0	7.4	2.3
L_DHW	6.2	0	6.4	0.3	26	6.3
L_VEG	2.5	0.6	5.1	1	6.4	3
Индекс Бойса	0.914 (± 0.062)		0.964 (± 0.02)		0.941 (± 0.031)	
Индекс AUC	0.983 (± 0.006)		0.982 (± 0.004)		0.926 (± 0.01)	

*Указаны сокращенные названия климатических переменных, подробные обозначения приведены в таблице 5. ** PC- процент вклада, ***PI- процент перестановочной важности.

В таблице 12 показано, что четыре переменные: средняя температура самой сухой четверти года (C_MeanTDrQ), сумма осадков в самой тёплой четверти года (C_PWarmQ), солнечная радиация (C_SRad) и расстояние до дорог (L_DHW) являются важными для всех трех изучаемых видов. Для партеногенетического вида *D. rostombekowi* было выявлено восемь важнейших предикторов: Изотермичность (C_ISOT); Годовая амплитуда температуры (C_TAnR); Средняя температура самой сухой четверти года (C_MeanTDrQ); Коэффициент вариации осадков (C_PCoefVar); Сумма осадков в самой тёплой четверти года (C_PWarmQ); Сумма осадков в самой холодной четверти года (C_PColdQ); Солнечная радиация (C_SRad);

Расстояние до дорог (L_DHW). Родительский «отцовский» вид *D. portschinskii* имеет шесть переменных, общих с «дочерним» партеновидом (C_ISOT, C_TAnR, C_MeanTDrQ, C_PWarmQ, C_SRad, L_DHW), однако для *D. portschinskii* кроме вышеуказанных также были установлены два дополнительных предиктора (высота над уровнем моря (T_EL) и тип растительности (L_VEG)). Результаты показали, что два последних предиктора не являются важными для партеновида. Для «материнского» двуполого вида *D. r. raddei* также было выделено две предикторные переменные (расстояние до населенных пунктов в городской черте (L_DSU) и тип растительности (L_VEG)) по которым данный двуполый вид отличается от *D. rostombekowi*, однако остальные шесть предикторных переменных (C_MeanTDrQ, C_PCoefVar, C_PWarmQ, C_PColdQ, C_SRad, L_DHW) – общие с «дочерним» видом. Всего для трех изученных видов было установлено 11 предикторов, которые определяют их пространственное распространение. Важно отметить, что переменная тип растительности (L_VEG) значима только для двуполых родительских видов, и не является значимой (2,5%) для партеновида *D. rostombekowi*. Общая сумма вкладов важнейших переменных в моделях SDM *D. rostombekowi*, *D. portschinskii* и *D. r. raddei* составляла 93.6%, 93.3% и 89.2 % соответственно (см. таблицу 12).

Кривые, отражающие связь между предикторными переменными и вероятностью присутствия видов представлены на рисунках 15–17. Из этих рисунков видно, что для количественных переменных, за исключением расстояния до дорог (Рис. 15 И, 16 И, 17 К) и расстояния до населенных пунктов в городской черте (17 И), кривые имеют колоколообразную форму. Это означает, что зоны толерантности для данных предикторных переменных характеризуются узкими диапазонами. Важно отметить, что кривая, указывающая зону толерантности *D. rostombekowi* по высоте над уровнем моря (Рис. 15 З), в отличие от родительских видов, также не имеет колоколообразную форму. Этот факт позволяет утверждать, что пригодные местообитания партеновида могут быть обнаружены на высоте до 2500 м. Качественная предикторная переменная тип растительности (Рис.15 К, 16 К, 17 Л), показывающая биотопическую приуроченность видов указывает на то, что *D. rostombekowi* больше использует антропогенно-трансформированные местообитания чем родительские виды.

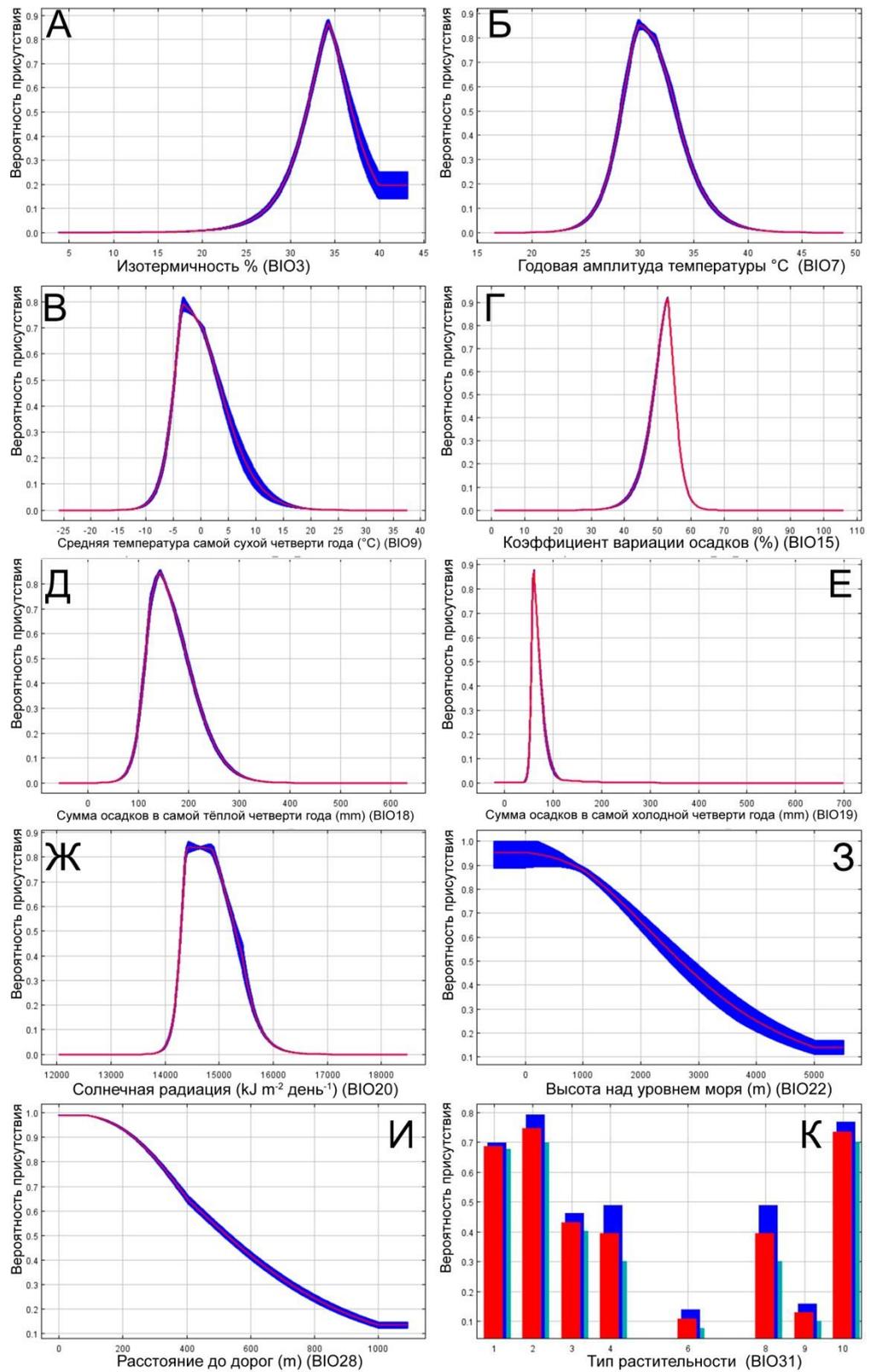


Рисунок 15 – Взаимосвязь между важнейшими предикторными переменными и вероятностью пригодности местообитания *D. rostombekowi*.

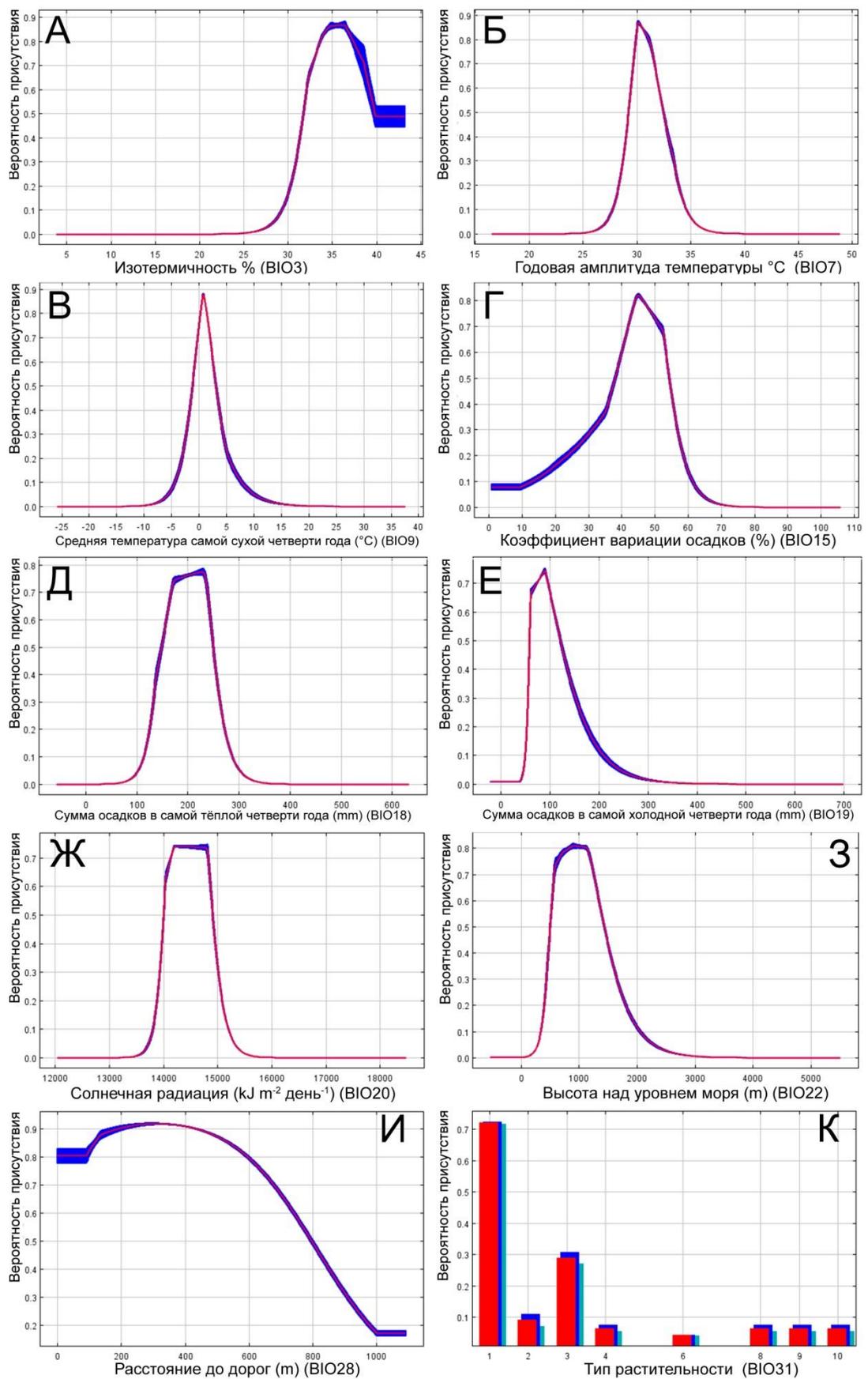


Рисунок 16 – Взаимосвязь между важнейшими предикторными переменными и вероятностью пригодности местообитания *D. portschinskii*.

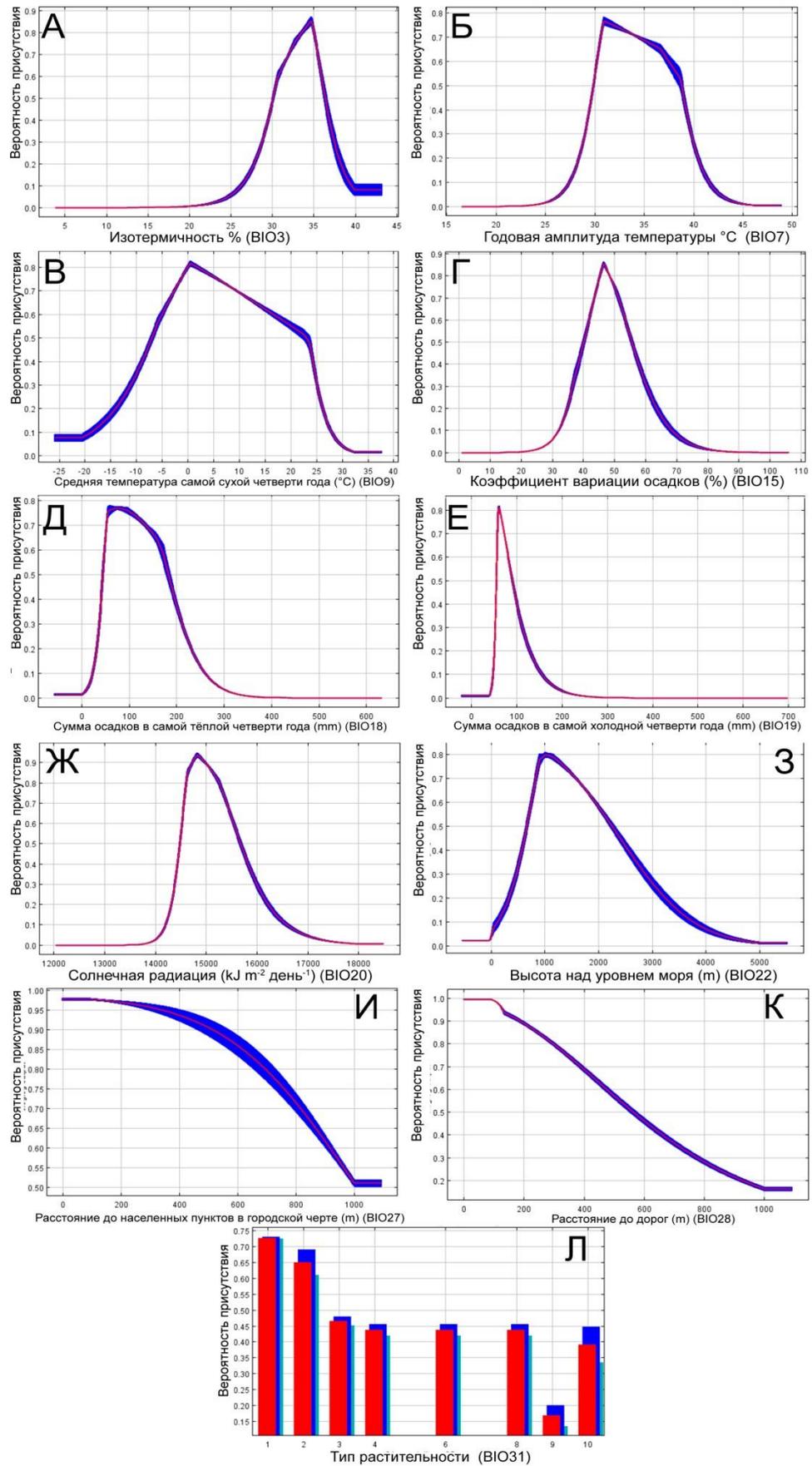


Рисунок 17 – Взаимосвязь между важнейшими предикторными переменными и вероятностью пригодности местообитания *D. r. raddei*.

3.2.3 Карты пригодных местообитаний партеногенетического *D. rostombekowi* и родительских двуполовых видов

На основе десяти моделей распространения (SDM) MaxEnt для каждого вида в отдельности, были созданы карты пригодных местообитаний партеногенетического вида *D. rostombekowi* и родительских двуполовых видов *D. portschinskii* и *D.r. raddei*. Сравнительный анализ SDM моделей различного разрешения (3, 9 и 30 arc second, т.е. ~90, ~270 и ~900 м соответственно) был приведен в статье (Osipov et al., 2021), в которой показано, что для получения наиболее точных карт пригодных местообитаний видов рекомендуется использование SDM моделей с высоким разрешением 3 arc sec (~90 м).

Карта распространения партеновида *D. rostombekowi* (Рис. 18 А) показывает, что с вероятностью более 60% наиболее пригодными местами обитания для этого вида является северная часть Армении – все известные местообитания популяций – Севан, Спитак, Гош, Дилижан, Иджеван-Ноемберян), а также новые небольшие местообитания, расположенные на границе с Грузией, в западной части оз. Севан и в восточной части Нагорного-Карабаха. Пригодные местообитания *D. portschinskii* (Рис.18 Б) включают южную часть Грузии, северо-восточную Армению, идут по северной границе Армении с Азербайджаном, охватывают западную часть Нагорного Карабаха и Азербайджана. «Материнский» вид *D. r. raddei* имеет самое широкое географическое распространение (Рис.18 В) из трех изученных видов. Территория пригодных местообитаний начинается с севера Армении, вблизи границы с Грузией, охватывает северную границу Армении с Азербайджаном и Нагорный Карабах. На южной части Армении потенциальный ареал вида доходит до границы с Турцией и Ираном, а также идет восточнее по территории Ирана.

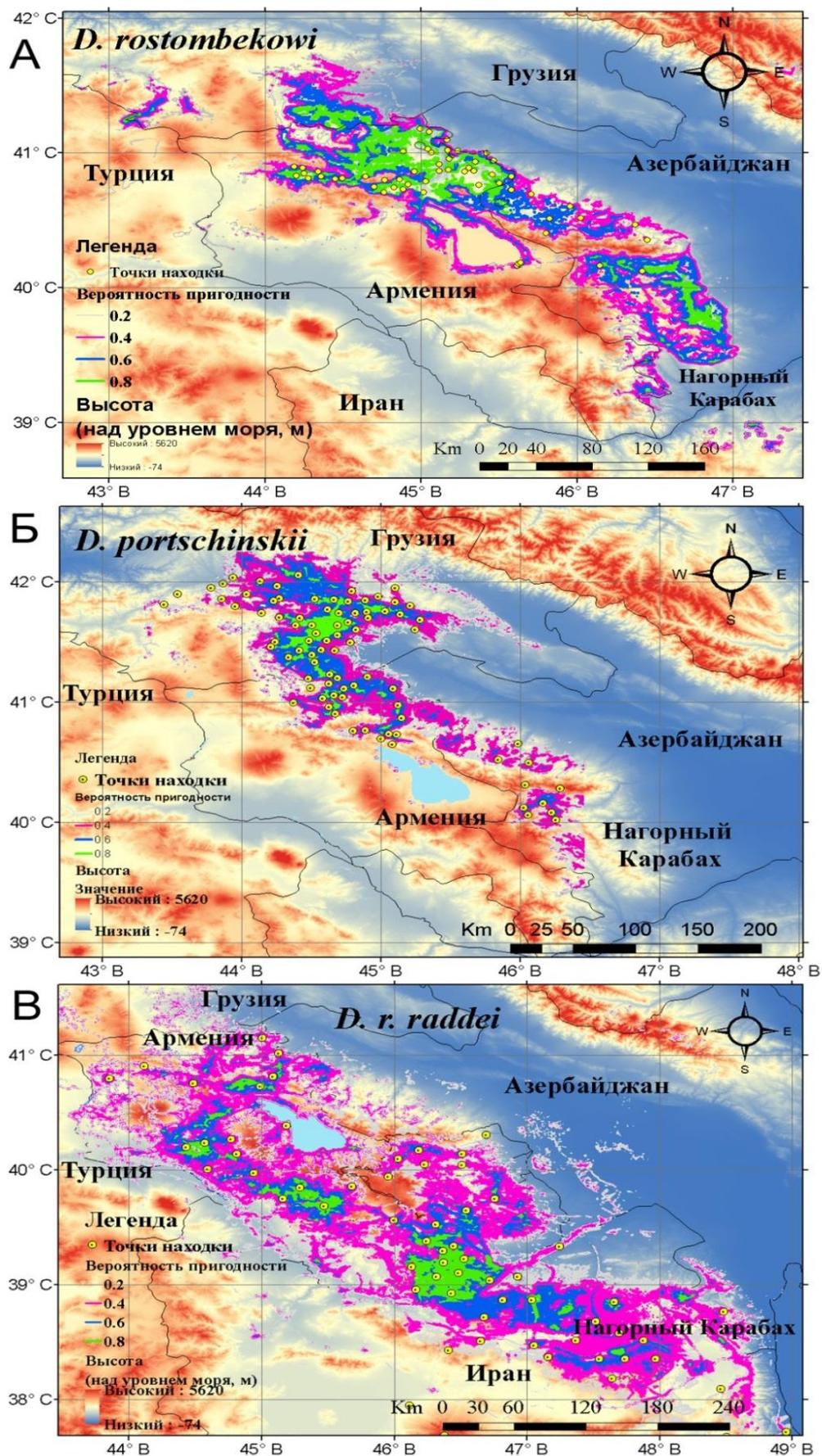


Рисунок 18 – Карты пригодных местообитаний партеногенетического вида *D. rostombekowi* (А) и родительских двуполовых видов *D. portschinskii* (Б) и *D. r. raddei* (В).

3.3 Сравнительный анализ моделей экологических ниш (ENM)

партеногенетического и родительских видов: ширина, сходство, перекрытие, сдвиг

3.3.1 Оценка ширины экологических ниш

Оценка ширины ниш для всех видов была проведена с использованием одного набора предикторных переменных: C_ISOT (BIO3), C_TAnR (BIO7), C_MeanTDrQ (BIO9), C_PCofVar (BIO15), C_PWarmQ (BIO18), C_PColdQ (BIO19), C_SRad (BIO20), T_EL(BIO22), L_DHW(BIO31), L_VEG(BIO34). Сравнительный множественный анализ ширины ниш трех видов показал, что нулевая гипотеза отклоняется ($\chi^2 = 19.1$, $v=2$, $P \ll 0.001$), т.е. в многомерном пространстве важнейших переменных ширины ниш видов разные. Наибольшая ширина наблюдается для *D. portschinskii* – $N_b = 1.21 (\pm 0.17)$, среднее значение имеет *D. r. raddei* – $N_b = 0.86 (\pm 0.93)$ и наименьшее значение имеет партеновид *D. rostombekowi* – $N_b = 0.60 (\pm 0.08)$. Парное сравнение двуполох и однополого видов показало, что ширины ниш родительских N_b видов *D. r. raddei* и *D. portshinskii* значимо больше, чем *D. rostombekowi* $F=1.61$, $P= 0.02$ и $F=2.24$, $P \ll 0.0001$ соответственно. Наибольшее MD расстояние между центроидами ниш наблюдается между родительскими видами *D. portschinskii* и *D. r. raddei* $MD=6.16$, среднее значение – между центроидами *D. portschinskii* и *D. rostombekowi* – $MD=4.55$, и наименьшее расстояние между центроидами *D. r. raddei* и *D. rostombekowi* – $MD= 2.78$.

3.3.2 Сходство и перекрытие экологических ниш

Здесь приводятся результаты количественной оценки перекрытия ниш *D. rostombekowi* и родительских видов (*D. portschinskii*, *D. r. raddei*) во всем пространстве экологических предикторных переменных с помощью методов ординации (см. Материалы и методы). Первая ось коррелирует с осадками теплой четверти года (C_PWarmQ), а вторая ось с высотой над уровнем моря (T_EL).

Первая и вторая компоненты объясняют 84% общей вариации предикторных переменных (Рис. 19). Мы не включили больше осей, поскольку они объясняют лишь незначительную долю общей вариации.

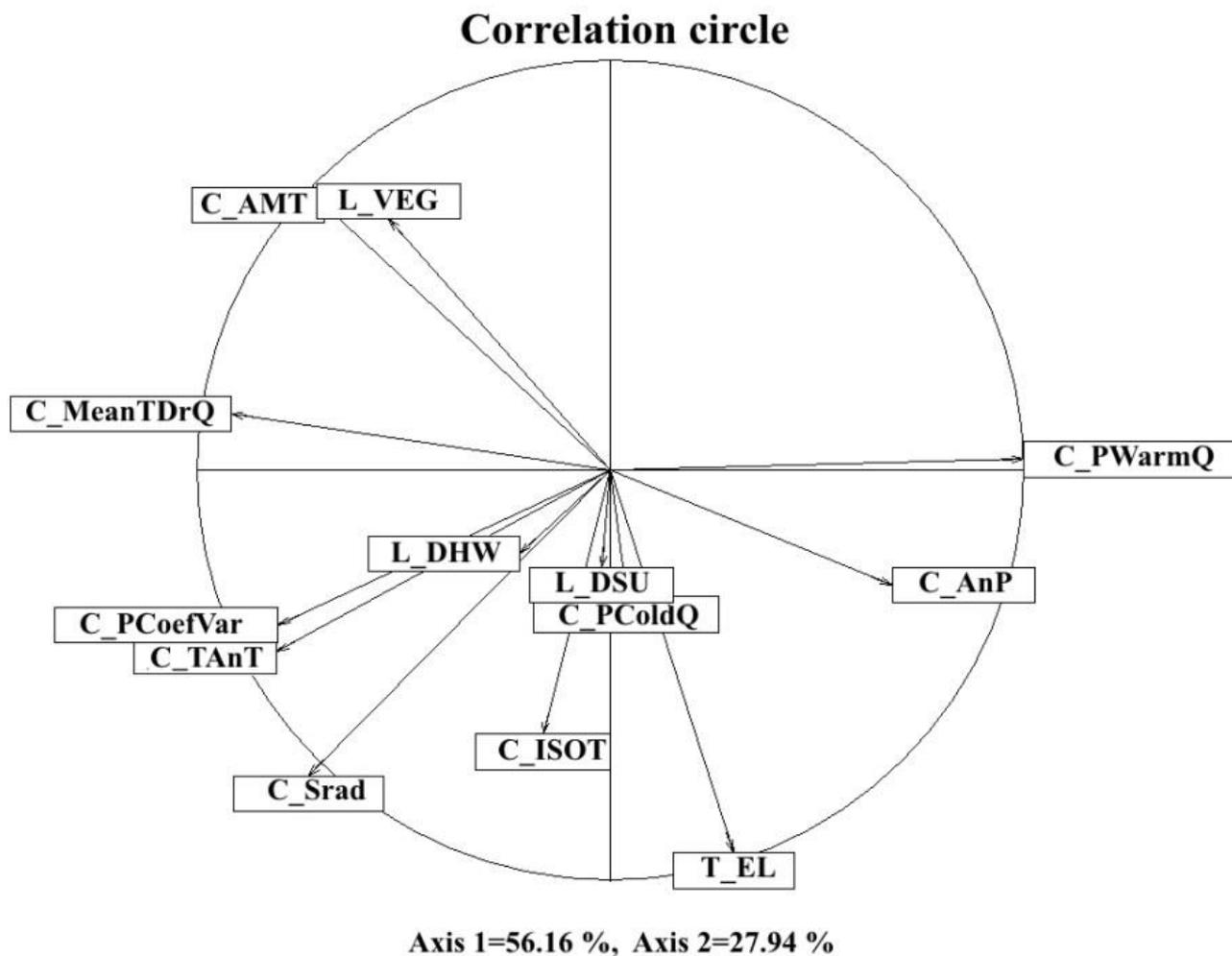


Рисунок 19 – Корреляционный круг, отражающий корреляцию между предикторными переменными с осями главных компонент PCA.

Результаты анализа перекрытия ниш «дочернего» *D. rostombekowi* и «материнского» видов *D. r. raddei*, а также *D. rostombekowi* и «отцовского» вида *D. portschinskii* представлены на рисунке 20.

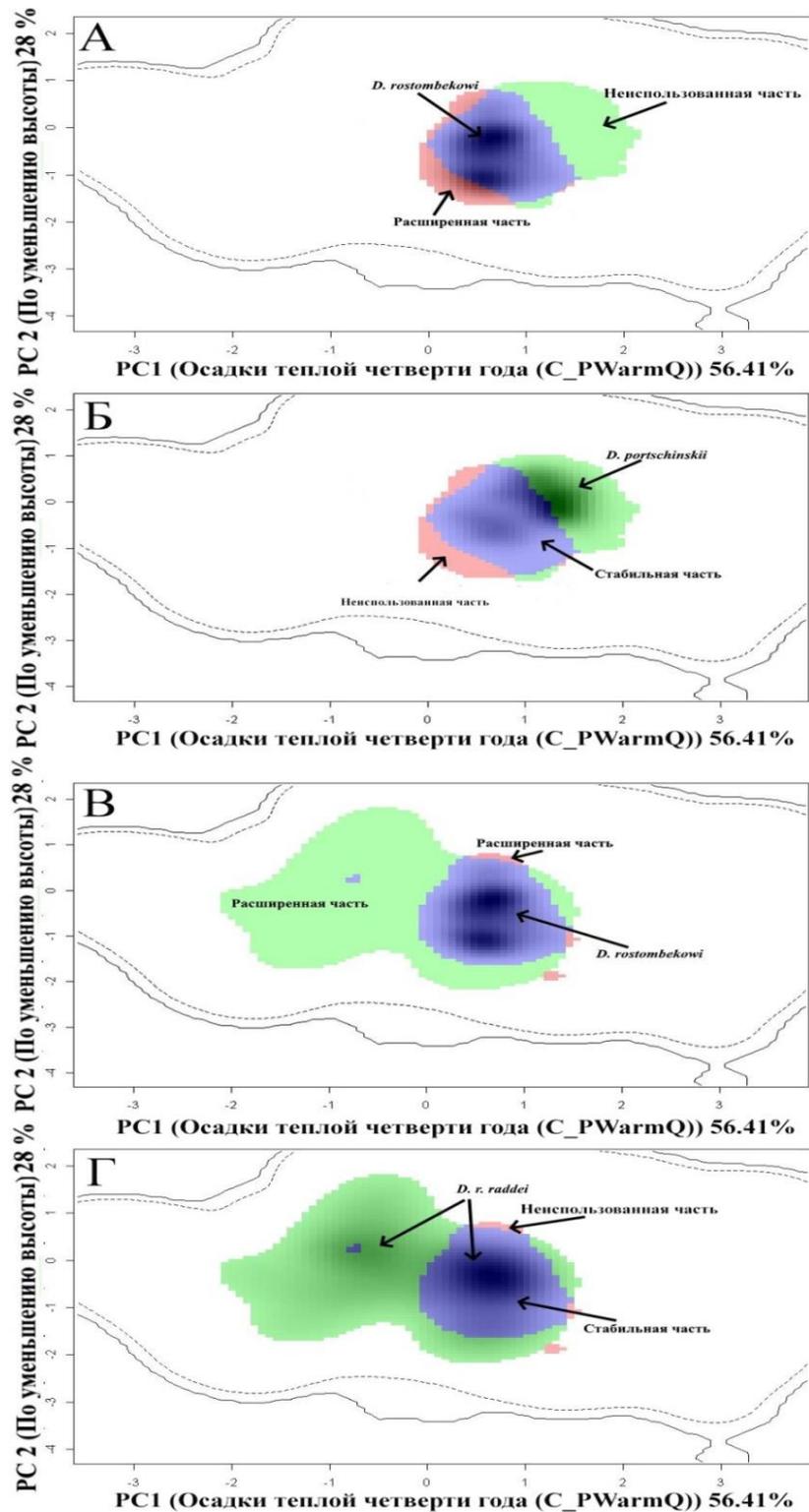


Рисунок 20 – Перекрытие ниш *D. rostombekowi*, *D. portschinskii* и *D. r. raddei* в многомерном пространстве предикторных переменных с использованием метода главных компонент (PCA), где А и Б показывают перекрытие ниш *D. rostombekowi* и *D. portschinskii* в плоскости главных компонент, В, Г - перекрытие ниш *D. rostombekowi* и *D. r. raddei*. Затемненные области показывают плотность встречаемости *D. rostombekowi* (А, В), *D. portschinskii* (Б), *D. r. raddei* (Г) в плоскости главных компонент. Сплошные и пунктирные линии иллюстрируют соответственно 100% и 90% области доступной среды.

На рисунке показано, что реализованная ниша *D. rostombekowi* разделяется на две зоны по высоте, одна из которых сдвинута вверх, а другая находится ниже (Рис.ис. 20 А). По осадкам теплой четверти года (C_PWarmQ) незначительно меньше по сравнению с *D. portschinskii*. На этом рисунке также видно, что реализованная ниша *D. rostombekowi* включают область, которая расположена внутри диапазона реализованной ниши *D. r. raddei* по высоте (Рис. 20 Г) и сдвинут в сторону увеличения осадков теплого квартала (Рис. 20 Г). Количественная оценка мер перекрытия ниш с использованием индекса Шонера (Schoener's D) представлена в таблице 13.

Таблица 13 – Перекрытие экологических ниш партеногенетического вида *D. rostombekowi* с родительскими двуполовыми видами (*D. r. raddei* и *D. portschinskii*) по индексу Шонера (Schoener's D indices).

Родительские виды	D	P	E	S	U
<i>D. r. raddei</i>	0.441	0.03	0.007	0.993	0.53
<i>D. portschinskii</i>	0.465	0.04	0.113	0.887	0.47

*D–индекс Шонера, P– P-значение, E– расширение, S–стабильность, U–неиспользование

Из таблицы следует, что *D. rostombekowi* использует около 99.3 % местообитаний, используемых *D. r. raddei*, а 0.7 % составляют местообитания, которые находятся вне экологической ниши «материнского» вида. Тест на сходство ниш *D. rostombekowi* и *D. r. raddei* показывает, что не существует статистическое значимое различие экологических ниш между этими видами (P=0.03). В отличие от «материнского» вида, *D. rostombekowi* меньше использует (88.7 %) местообитаний, используемых отцовским видом *D. portschinskii*. Кроме этого, *D. rostombekowi* на 11.3 % расширил ареал вне экологической ниши «отцовского» вида. Тест сходства экологических ниш *D. rostombekowi* и *D. portschinskii* не отклоняется (P=0.04).

3.3.3 Сдвиг центроидов экологической ниши вдоль градиентов предикторных переменных

Для демонстрации сдвига центроида экологической ниши партеновида *D. rostombekowi* вдоль градиентов среды по сравнению с центроидами родительских видов *D. r. raddei* и *D. portschinskii* были построены графики (Рис. 21, 22). Отметим, что при интерпретации сдвига ниш набор 11 предикторных переменных, которые использовались для построения SDM и ENM, был расширен двумя дополнительными переменными C_AMT (средняя годовая температура) и C_AnP (годовая сумма осадков), которые ранее в классических работах (Uzzell, 1975) использовались для описания местообитания ящериц рода *Darevskia*. Эти

графики отражают сдвиг ниш вдоль градиентов в отдельности по каждой переменной, где по оси X представлена важнейшая предикторная переменная, а по оси Y плотности встречаемости видов по терминологии пакета EcoSpat (Di Cola et al., 2017) во всем многомерном пространстве среды. Графики сдвига ниш *D. rostombekowi* по сравнению с «материнским» *D. r. raddei* и отцовским *D. portschinskii* видами представлены на рисунках 21 и 22 соответственно.

Из рисунка 21 видно, что по переменным изотермичности (C_ISOT) (Б), суммарными годовыми осадками (C_AnP) (Д), сумме осадков в самой теплой четверти года (C_PwarmQ) (Ж) и расстояния до населенных пунктов (L_DSU) (Л) центроид *D. rostombekowi* сдвинут в сторону увеличения этих значений, сравнительно в меньшей степени центроид сдвинут в сторону увеличения коэффициента вариации осадков (C_PCoefVar) (Е), это означает, что «маргинальные» местообитания характеризуются более стабильными температурными условиями (Б), но высокими значениями количества осадков в теплый период года (Ж). Данные местообитания также характеризуются уменьшенными, по сравнению с «материнским» видом, значениями средней годовой температуры (C_AMT) (А), годовой амплитуды температуры (C_TAnR) (В), средней температуры в сухой период года (C_MeanTDrQ)(Г), осадками в сухой период года (C_PColdQ) (Г), солнечной радиации (S_Srad) (И), высоты над уровнем моря (T_EL) (К) и расстояния до дорог L_DHW(М), т.е. центроид ниши по этим переменным сдвинут в сторону уменьшения. Из рисунка также видно, что пределы толерантности *D. rostombekowi* к некоторым переменным среды (C_MeanTDrQ (Г), C_PrecipCoefVar (Е), C_PColdQ (З), L_DHW(М)) полностью расположены в пределах толерантности «материнского» вида к этим переменным.

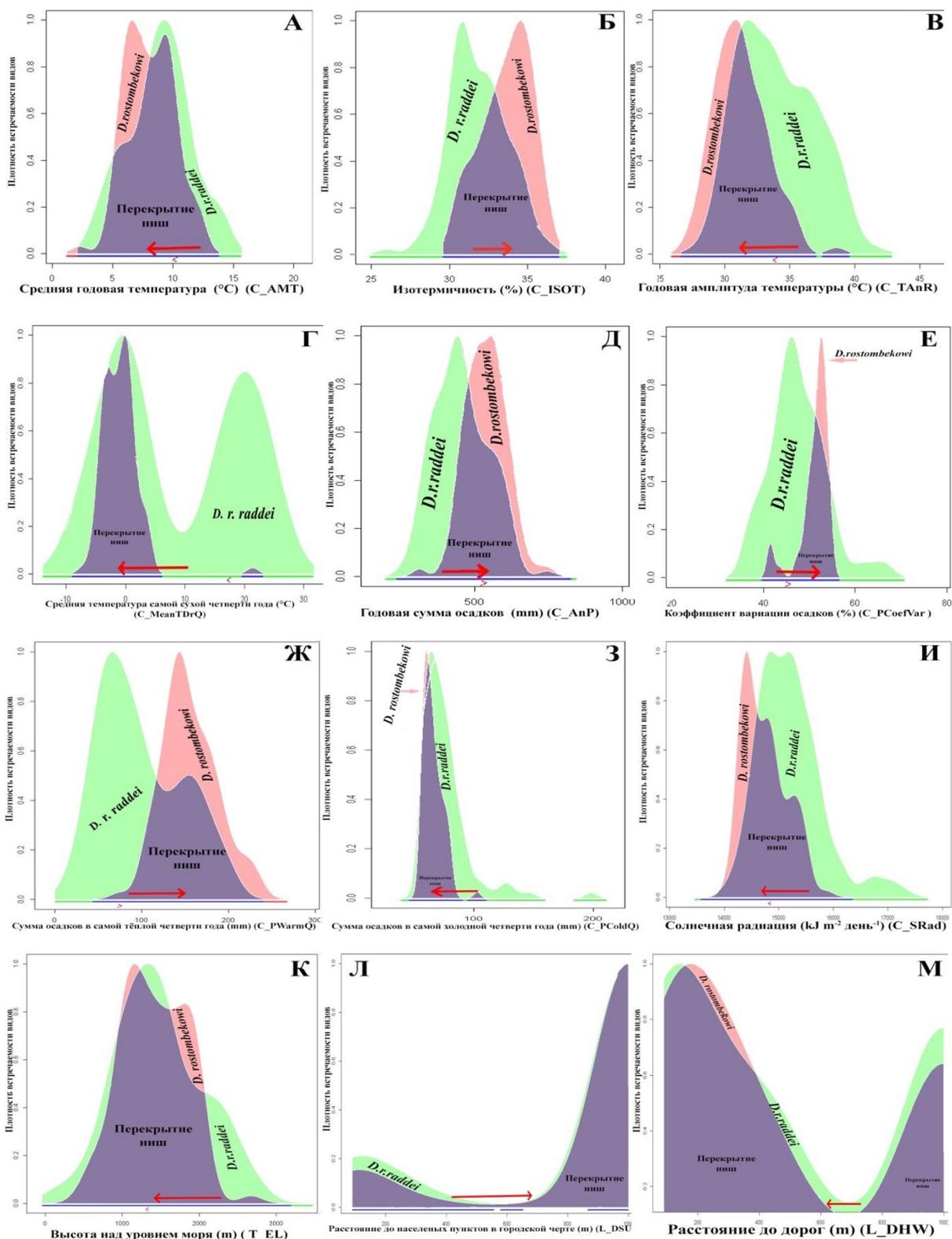


Рисунок 21 – Графики сдвигов центроидов вдоль градиентов предикторных переменных партеногенетического вида *D. rostombekowi* и его «материнского» двуполюсного вида *D. r. raddei*. Розовым цветом отмечена экологическая ниша *D. rostombekowi*; Зеленым – *D. r. raddei*; Фиолетовым – зона перекрывания экологических ниш обоих видов. Красная стрелка указывает направление сдвига экологической ниши.

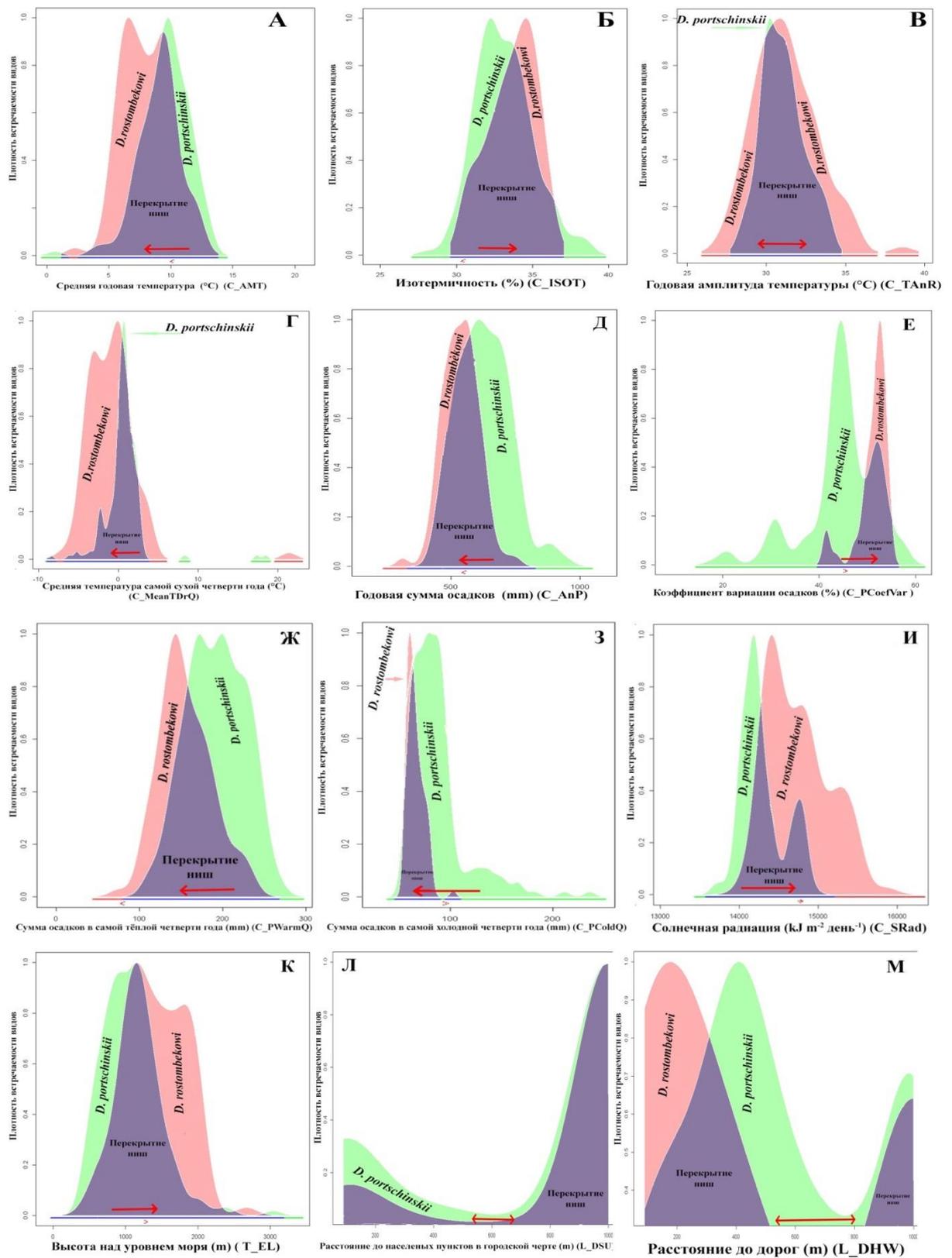


Рисунок 22 – Графики сдвигов центроидов вдоль градиентов важнейших предикторных переменных партеногенетического вида *D. rostombekowi* и его «отцовского» двуполого вида *D. portschinskii*. Розовым цветом отмечена экологическая ниша *D. rostombekowi*; Зеленым – *D. portschinskii*; Фиолетовым – зона перекрывания экологических ниш обоих видов. Красная стрелка указывает направление сдвига экологической ниши.

Как видно из рисунка 22 экологическая ниша партеновида *D. rostombekowi* по диапазону изменения средней годовой температуры (C_AMT) (А), средней годовой температуры в сухой период года (C_MeanTDrQ) (Г), суммарными годовыми осадками (C_AnP) (Д), суммарными осадками в теплый (C_PWarmQ) (Ж) и холодный (C_PColdQ) (З) периоды года сдвинута в сторону уменьшения, т.е. «маргинальные» местообитания характеризуются наименьшими значениями средней температуры (годовой и в сухой период) и осадками (суммарными годовыми, включая теплые и холодные периоды). Уменьшения температуры и влажности сопровождается сдвигом центроида экологической ниш в сторону увеличения коэффициента изотермичности (C_ISOT) (Б), коэффициента вариации осадков (C_PCoefVar) (Е), солнечной радиации (C_SRad) (И), высоты над уровнем моря (T_EL) (К). Это означает, что по сравнению «отцовским» видом *D. portschinskii*, «маргинальные» местообитания *D. rostombekowi* сдвинуты вверх по высоте над уровнем моря (T_EL) (К) с высокими значениями солнечной радиации (C_SRad) (И) и коэффициентами изотермичности (C_ISOT) (Б) и вариации осадков (C_PCoefVar) (Е). Из рисунка 22 следует, что сдвиг экологической ниши партеновида по вышеуказанным предикторам происходит не только в сторону увеличения или уменьшения значений, но и расширения пределов зон толерантности по таким переменным, как диапазон вариации температуры (C_TAnR) (В), расстояния до населенных пунктов (L_DSU) (Л) и дорог (L_DHW) (М).

3.3.4 Оценка значимости схождения сдвига экологических ниш

Поскольку сдвиги центроидов реализованных ниш видов, представленных на рис. 21, 22 и были получены с помощью пакета EcoSpat (Di Cola et al., 2017) без проверки их значимости, достоверность этих сдвигов мы дополнительно проверили с использованием процедуры общей линейной модели (GLM). Результаты однофакторного дисперсионного анализа ANOVA с использованием GLM модели представлены на рисунке 23.

Проведенный дополнительный анализ достоверности сдвига ниш с помощью множественного критерия Тьюки (Рис. 23), показал, что местообитания *D. rostombekowi* занимают промежуточное, по сравнению с родительскими видами, положение вдоль градиентов трех предикторных переменных: годовой суммы осадков (C_AnP) (Д), суммарными осадками теплого квартала года (C_PwarmQ) (Ж) и солнечной радиации (C_Srad) (И).

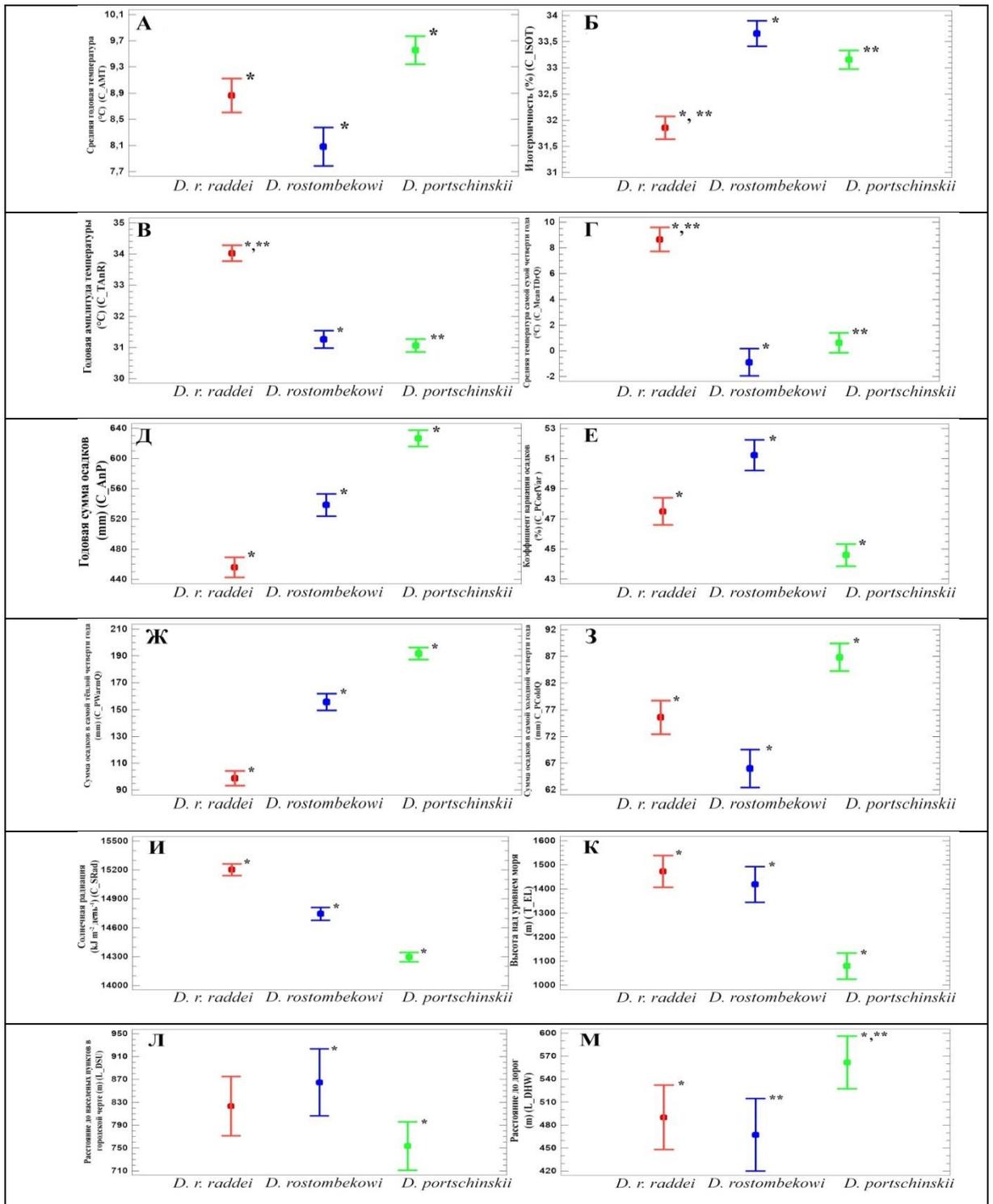


Рисунок 23. Положение центроидов экологических ниш изученных видов скальных ящериц по градиентам среды с 95% доверительными интервалами Tukey HSD с помощью GLM ANOVA. Различие средних значений, представлено с помощью множественного сравнения Post Hoc Tukey HSD теста - **А**: $F= 16.35$; $P < < 0.01$; **Б**: $F= 33.9$; $P < < 0.01$; **В**: $F= 89.9$, $P < < 0.01$; **Г**: $F= 81.5$; $P < < 0.01$; **Д**: $F= 140.6$, $P < < 0.01$; **Е**: $F= 38.9$; $P < < 0.01$; **Ж**: $F= 233.9$; $P < < 0.01$; **З**: $F= 32.5$; $P < < 0.01$; **И**: $F= 188.1$; $P < < 0.001$; **К**: $F= 35.3$; $P < < 0.01$; **Л**: $F= 3.63$, $P=0.03$; **М**: $F= 3.11$, $P=0.046$ (F - значение теста Фишера; P - P значение). Значимое различие центроидов отмечено символами * и **.

«Маргинальные» местообитания партеновида по средней годовой температуре воздуха (C_АМТ) (А) и суммарным осадкам в холодный квартал года (C_PColdQ) (З) существенно меньше, чем у родительских видов. По коэффициенту вариации осадков (C_PCoefVar) (Е) *D. rostombekowi* значимо отличается от родительских видов и предпочитает более влажные места. Местообитания *D. rostombekowi* по коэффициенту изотермичности (C_ISOT) (Б), годовому диапазону изменения температуры (C_TAnR) (В) значимо отличаются от «материнского» вида *D. r. raddei*, но не отличаются от «отцовского» вида *D. portschinskii*. Важно также отметить, что по девяти переменным *D. rostombekowi* существенно отличается от «материнского» вида, и по восьми переменным от «отцовского» вида. По высоте (К) ниже всех расположен «отцовский» вид *D. portschinskii* (T_EL=1079±33 м), выше всех «материнский» вид *D. r. raddei* (T_EL=1472 ±40). Высотное распространение *D. rostombekowi* соответствует промежуточному положению (T_EL=1418 ±45). По удаленности от населенных пунктов (L_DSU) (Л) ближе всех располагается *D. portschinskii*, а партеновид выбирает местообитания на большем расстоянии от них. Наименьшее расстояние до дорог (L_DHW) (М) имеют местообитания «дочернего» вида *D. rostombekowi*, а самым удаленным от дорог является «отцовский» вид *D. portschinskii*.

3.3.5 Анализ сдвига центроидов ниш разных популяций

Для проверки статистической значимости различия центроидов ниш по абиотическим факторам среды разных популяций мы проводили сравнительный анализ. Результаты сравнения средних значений предикторных переменных (центроидов ниш) объединенных северных популяций Гош, Спитак и Дилижан (Группа 1) и изолированной популяции Цовак представлены (Группа 2) на рисунке 24.

Из рисунка ниже следует, что экологические условия южной популяции Цовак статистически значимо различаются от северных популяций по следующим предикторам: средней температуре (А), суммарными осадками теплой четверти года (Г), средней солнечной радиацией (Д), коэффициентом вариации осадков (Ж), изотермичностью (Б) и высотой над уровнем моря (З). Южная популяция от северных не различается только по расстоянию до дорог (В) и по стандартному отклонению температуры (Е).

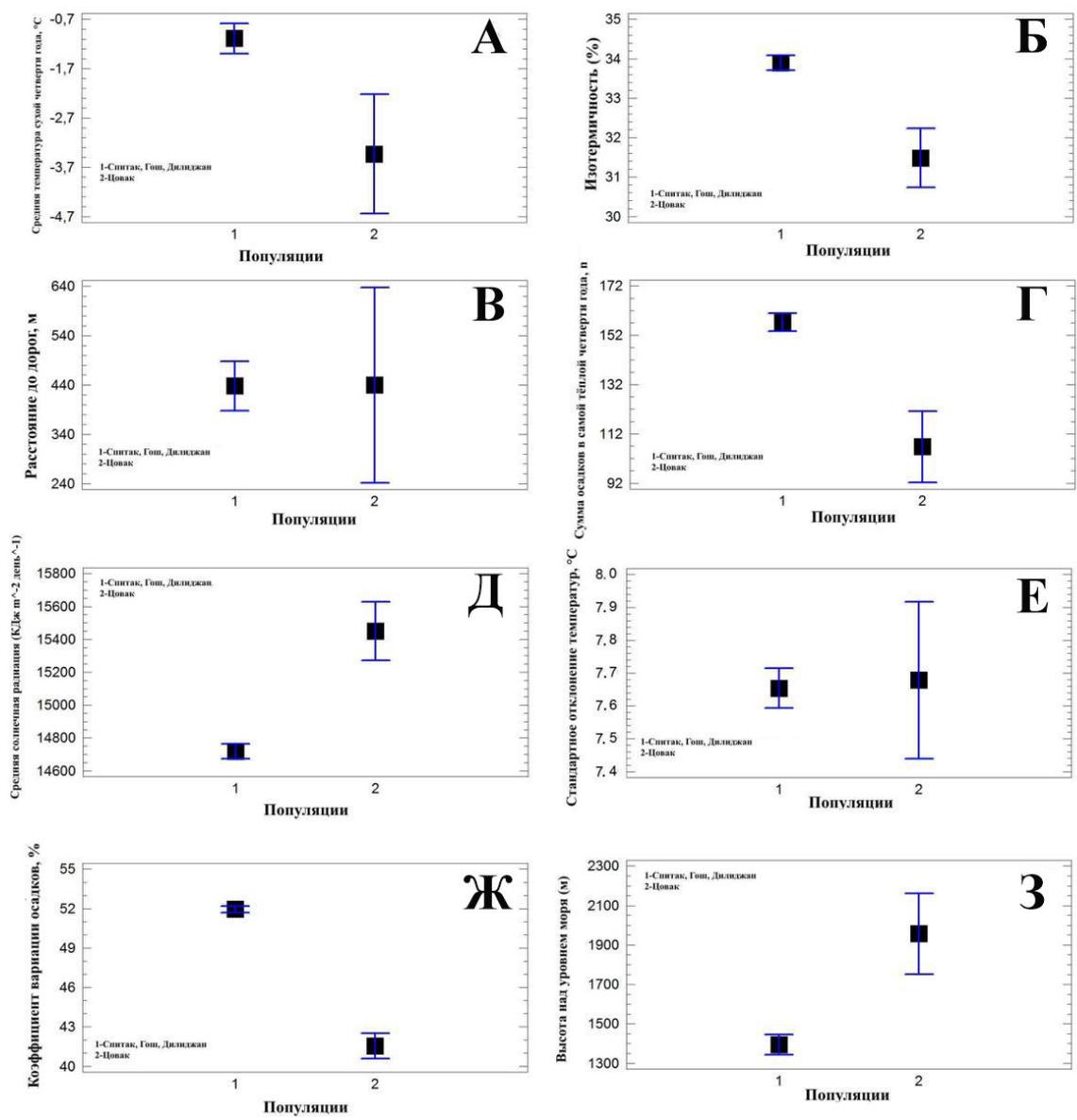


Рисунок 24. Сравнение средних значений предикторных переменных (центроидов) серверных популяций и изолированной популяции Цовак. На графике представлены средние значения с 95 % доверительными интервалами Тьюки с использованием ANOVA GLM: (А) – $F=6.9$; $P=0.01$; (Б) – $F=0.001$; $P=0.99$; (В) – $F=30.95$, $P<<0.001$; (Г) – $F=212.8$, $P<<0.001$; (Д) – $F=18.98$, $P<<0.001$; (Е) – $F=22.36$, $P<<0.001$; (Ж) – $F=0.02$, $P=0.89$; (3) – $F=13.9$, $P=0.0003$.

3.3.6 Оценка биотопической приуроченности и разнообразия использования биотопов

Сравнительный анализ предпочтительных типов растительности (качественный предиктор) показал, что *D. portschinskii* значительно больше использует лесные биотопы (86%), чем *D. rostombekowi* (62 %) и *D. r. raddei* (65%) (Рис. 25.). На данном рисунке видно,

что *D. rostombekowi* эксплуатирует горные луга и урбанизированные биотопы более эффективно (9.6 % и 10.5 %), чем родительские виды. Биотопы (кустарники) в горных степях *D. rostombekowi* использует также как «материнский» вид, но более эффективно, чем «отцовский». Из рисунка 24 следует, что *D. rostombekowi* населяет наибольшее разнообразие биотопов по индексу Шеннона (H) в сравнении с родительскими видами: *D. rostombekowi*- H=1.06 (± 0.11), *D. r. raddei*- H= 0.92(± 0.12), *D. portschinskii* – H=0.46 (± 0.09). Сравнительный анализ биотопического разнообразия партеновида и родительских видов по критерию Хатчесона показал, что индекс Шеннона *D. rostombekowi* значимо больше родительских видов *D. r. raddei* (t=3,01, DF=226, P=0.005) и *D. portschinskii* (t=8.32, DF=227, P<<0.001).

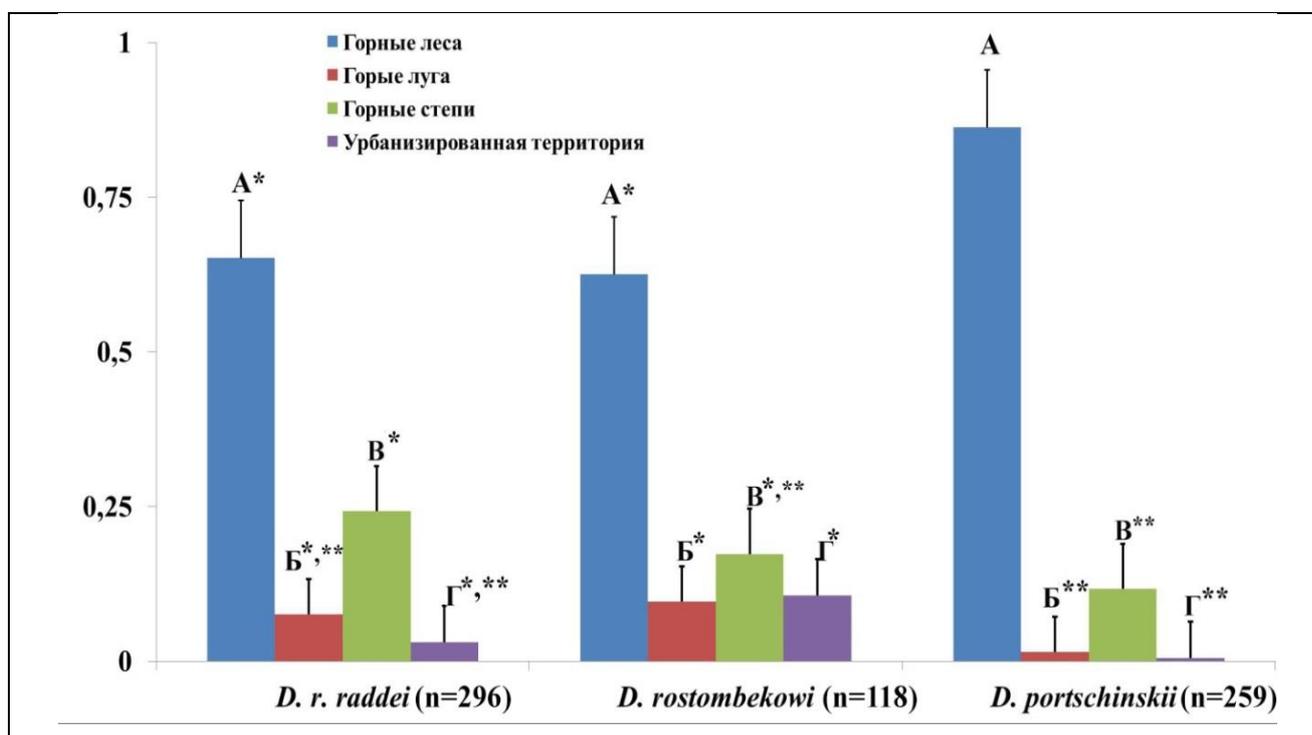


Рисунок 25. Доли предпочитаемых местообитаний изучаемых видов с 95 % доверительными интервалами Уалда. Сравнение долей для каждого типа (А, Б, В, Г) в начале проводилось с использованием критерия Хи-квадрат (А: 28.1, DF = 2, P<<0.01; Б: 1072; DF = 2, P <<0.001; В: 747, DF = 2, P<<0.001; Г: 1124, DF = 2, P<<0.001), далее для множественного сравнения и выявления статически значимых долей был использован Post Hoc тест Тьюки. Отсутствие значимых различий для каждого типа местообитаний указано с помощью символов * или **. n– размер выборки (кол-во точек находок).

3.4. Проверка выполнения условий географического партеногенеза для клональных видов рода *Darevskia*

Для проверки условий выполнения географического партеногенеза кроме оценки перекрывания, сходства и сдвига ниш партеновидов по сравнению с родительскими видами, мы также проводили сравнительный анализ ширины экологических ниш видов, поскольку в гипотезе географического партеногенеза предполагается, что родительские виды имеют более широкую экологическую нишу, чем дочерние клоны. Сравнительный множественный анализ ширины ниш показал, что нулевая гипотеза отклоняется для многих партеногенетических и их двуполых родительских видов в отдельности, т.е. в многомерном пространстве важнейших переменных ширины ниш видов разные (Таблица 14). Множественное сравнение ширины экологических ниш (N_b) представлено в правом столбце таблицы 14.

Таблица 14. Ширина экологических ниш партеновидов *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*, *D. unisexualis* и их родительских двуполых видов, где MD - расстояние Махаланобиса, SD MD – стандартное отклонение расстояния Махаланобиса, N_b - ширина ниши, n – размер выборки (кол-во точек находок).

Сравнение характеристики экологических ниш <i>D. armeniaca</i> и родительских видов	
<i>D. armeniaca</i>	MD=9.95 (± 0.93 , n=187), SD MD=12.6, $N_b=1.27(\pm 0.17)$
<i>D. mixta</i>	MD=10.83 (± 0.91 , n=58), SD MD=5.2, $N_b=0.48(\pm 0.08)$
<i>D. valentini</i>	MD= 9.90 (± 1.1 , n=107), SD MD=10.94, $N_b=1.1(\pm 0.11)$
Расстояние между центроидами ниш	<i>D. armeniaca</i> u <i>D. mixta</i> (MD=26.9)
	<i>D. armeniaca</i> u <i>D. valentini</i> (MD=2.98)
	<i>D. mixta</i> u <i>D. valentini</i> (MD=25.2)
Множественное сравнение ширины экологических ниш (N_b) – <i>D. armeniaca</i> , <i>D. mixta</i> , <i>D. valentini</i>	$\chi^2=13.8$; DF=2, P=0.001
Индивидуальное сравнение ширины ниш (N_b) по Форкману	
<i>D. armeniaca</i> - <i>D. mixta</i>	F=3.29, DF1=186; DF2=57, P<<0.001
<i>D. armeniaca</i> - <i>D. valentini</i>	F=1.12, DF1=186; DF2=106, P=0.26
<i>D. mixta</i> - <i>D. valentini</i>	F=2.94, DF1=106, DF2=57, P<<0.001
Сравнение характеристики экологических ниш <i>D. dahli</i> и родительских видов*	
<i>D. dahli</i>	MD= 9.94 (0.87 \pm , n=165), SD MD=9.4, $N_b=0.86(\pm 0.12)$
<i>D. portschinskii</i> (* <i>D. mixta</i> представлен выше)	MD= 9.96(± 0.75 , n=259), SD MD=12.1, $N_b=1.21(\pm 0.17)$
Расстояние между центроидами ниш	<i>D. dahli</i> u <i>D. mixta</i> (MD=16.5)
	<i>D. dahli</i> u <i>D. portschinskii</i> (MD=0.78)
	<i>D. mixta</i> u <i>D. portschinskii</i> (MD=21.1)

Множественное сравнение ширины экологических ниш (N_b) – <i>D. dahli</i> , <i>D. mixta</i> , <i>D. portschinskii</i>	$\chi^2 = 19.1$; DF=2, P <<0.01
Индивидуальное сравнение ширины ниш (N_b) по Форкману	
<i>D. dahli</i> - <i>D. mixta</i>	F=2.96, DF=165; DF2=57; P<<0.001
<i>D. dahli</i> - <i>D. portschinskii</i>	F=1.39, DF1=165, DF2=258; P=0.009
<i>D. mixta</i> - <i>D. portschinskii</i>	F=3.2, DF1=57, DF2=258; P<<0.001
Сравнение характеристики экологических ниш <i>D. rostombekowi</i> и родительских видов*	
<i>D. rostombekowi</i>	MD= 9.91 (± 0.55 , n=118), SD MD=5.97, $N_b=0.6$ (± 0.08)
<i>D. r. raddei</i> (* <i>D. portschinskii</i> представлен выше)	MD= 9.97(± 0.5 , n=296), SD MD=8.6, $N_b= 0.86$ (± 0.9)
Расстояние между центроидами ниш	<i>D. rostombekowi</i> - <i>D. portschinskii</i> (MD= 4.56)
	<i>D. rostombekowi</i> – <i>D. r. raddei</i> (MD=2.76)
	<i>D. portschinskii</i> - <i>D. r. raddei</i> (MD=6.16)
Множественное сравнение ширины экологических ниш (N_b) – <i>D. rostombekowi</i> , <i>D. r. raddei</i> , <i>D. portschinskii</i>	$\chi^2 = 26.9$; DF=2, P <<0.01
Индивидуальное сравнение ширины ниш (N_b) по Форкману	
<i>D. rostombekowi</i> - <i>D. portschinskii</i>	F=2.24, DF1=258; DF2=117, P<<0.001
<i>D. rostombekowi</i> - <i>D. r. raddei</i>	F=1.61, DF1=295, DF2=117, P=0.02
<i>D. portschinskii</i> - <i>D. r. raddei</i>	F=1.39; DF1=295, DF2=258; P=0.05
Сравнение характеристики экологических ниш <i>D. unisexualis</i> и родительских видов*	
<i>D. unisexualis</i>	MD= 10.87(± 0.76 , n=89), SD MD=7.2, $N_b= 0.66$ (± 0.11)
<i>D. r. nairensis</i> (* <i>D. valentini</i> представлен выше)	MD= 10.91(± 0.69 , n=133), SD MD=7.96, $N_b= 0.72$ (± 0.11)
Расстояние между центроидами ниш	<i>D. unisexualis</i> - <i>D. r. nairensis</i> (MD=2.18)
	<i>D. unisexualis</i> - <i>D. valentini</i> (MD=2.02)
	<i>D. valentini</i> - <i>D. r. nairensis</i> (MD=2.77)
Множественное сравнение ширины экологических ниш (N_b) – <i>D. unisexualis</i> , <i>D. r. nairensis</i> , <i>D. valentini</i>	$\chi^2 = 14.4$; DF=2, P <0.01
Индивидуальное сравнение ширины ниш (N_b) по Форкману	
<i>D. unisexualis</i> - <i>D. r. nairensis</i>	F=1.24, DF1=88; DF2=132, P=0.87
<i>D. unisexualis</i> - <i>D. valentini</i>	F=1.81, DF1=88; DF2=108, P=0.01
<i>D. r. nairensis</i> - <i>D. valentini</i>	F=1.58, DF1=132, DF2=108; P=0.07

При сравнении ширины ниши *D. armeniaca* с родительскими видами мы обнаружили, что наибольшая ширина наблюдается для партеногенетического вида *D. armeniaca* – $N_b=1.27$ (± 0.17), среднее значение имеет «отцовский» вид *D. valentini* $N_b=1.1$ (± 0.11) и наименьшее значение имеет «материнский» вид *D. mixta* – $N_b=0.48$ (± 0.08) (Табл. 14). Парное сравнение показало, что ширина ниши N_b *D. armeniaca* существенно больше *D. mixta* (F=3.29, P<<0.001) и не отличается от *D. valentini* (F=1.12, P=0.26). Результаты сравнительного анализа ширины ниш партеновида *D. dahli* с родительскими видами показали, что наибольшая ширина наблюдается у «отцовского» вида *D. portschinskii* – $N_b= 1.21$ (± 0.17), среднее значение имеет

D. dahli – $N_b = 0.86 (\pm 0.12)$ и наименьшее значение имеет «материнский» *D. mixta* (Таблица 14). Парное сравнение показало, что N_b *D. portschinskii* значимо шире, чем *D. dahli* ($F=1.39$, $P=0.009$), а *D. mixta* уже, чем *D. dahli* ($F=2.96$, $P \ll 0.001$). Сравнительный анализ ширины ниш для *D. rostombekowi* $N_b=0.6 (\pm 0.08)$ и родительских видов *D. r. raddei* – $N_b = 0.86(\pm 0.9)$, *D. portschinskii* – $N_b=1.21(\pm 0.17)$ показал, что для этого партеногенетического вида выполняется одно из важнейших условий географического партеногенеза (Таблица 14). Результаты позволяют утверждать, что существует достаточно строгое выполнение этого условия (сравнение ниш *D. rostombekowi* – *D. portschinskii* – $F=2.24$, $P \ll 0.001$; *D. rostombekowi* – *D. r. raddei* – $F=1.61$, $P=0.02$). Сравнительный анализ партеновида *D. unisexualis* и родительских видов показал, что положение о ширине ниш географического партеногенеза выполняется частично, т.е. ширина ниши *D. unisexualis* ($N_b= 0.66(\pm 0.11)$) не отличается от «материнского» вида *D. r. nairensis* ($N_b= 0.72(\pm 0.11)$; $F=1.24$, $P=0.87$), однако существенно уже «отцовского» вида *D. valentini* ($N_b=1.1 (\pm 0.11)$; $F=1.81$, $P=0.01$). Если использовать простую схему (N_b отцовского вида <условие выполнение>– N_b партеновида – <условие выполнение> N_b материнского вида) представления выполнения положения о ширине ниш, то можно она представлена в следующем виде:

1. $N_b D. valentini \leq N_b D. armeniaca > N_b D. mixta$;
2. $N_b D. portschinskii > N_b D. dahli > N_b D. mixta$;
3. $N_b D. portschinskii > N_b D. rostombekowi < N_b D. r. raddei$;
4. $N_b D. valentini > N_b D. unisexualis \leq N_b D. r. nairensis$.

В заключение данного раздела можно отметить, что гипотеза географического партеногенеза полностью выполняется только для одного вида *D. rostombekowi*, для остальных видов *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis* наблюдается частичное выполнение условий вышеуказанной гипотезы.

ГЛАВА 4 ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

4.1 Мультиклональная структура популяций партеногенетических видов *Darevskia*

В рамках основных положений сетчатой эволюции партеногенез, по мнению ряда авторов (Боркин, Даревский, 1980), считается промежуточным этапом эволюции, направленный на образование новых видов с высоким уровнем ploидности. С этой точки зрения, сетчатую эволюцию можно рассматривать как процесс взаимодействия гибридных геномов, а возникающие однополые ди- и три- ploидные гибридные формы и виды рассматриваются как резерв эволюции при переходе к более высокому уровню ploидности и возможному возврату таких полиploидных видов ящериц к обоеполости при последующих гибридизациях (Куприянова, 2014). За последние полвека, изучению генетического и клонального разнообразия кавказских скальных ящериц уделяется большое внимание. Например, данные, полученные на основании аллозимного анализа (определения полиморфизма белков) и митохондриальной ДНК позволили определить, что популяции таких партеновидов как *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis* представлены несколькими клонами, при этом отмечался низкий уровень клонального разнообразия (Fu et al., 1998; Murphy et al., 2000b;). Однако аллозимные маркеры не являются в необходимой степени полиморфными и дают заниженные оценки генетической изменчивости популяций. Для устранения этих ограничений в данной работе используется новый подход, который основан на методе микросателлитного генотипирования и предполагает выявление как микросателлитной изменчивости, так и анализ точечных замен (SNP – Single Nucleotide Polymorphism) вне микросателлитного кластера, что позволяет установить намного более глубокий уровень клональной изменчивости в популяциях партеновидов. Например, при анализе 35 аллозимных локусов партеновида *D. dahli* было выявлено пять аллозимных клонов (Murphy et al., 1997), в то время как микросателлитный анализ установил, по меньшей мере, 11 клонов (Vergun et al., 2014). При анализе 117 особей *D. armeniaca* по 35 аллозимным локусам было выявлено четыре клона, один из которых был распространённым (MacCulloch et al., 1995; Fu et al., 2000a), при микросателлитном анализе выявлено 13 клонов (Girnyk et al., 2018). Анализ партеновида *D. unisexualis* выявил три клона (Fu et al., 1998), в то время как с помощью микросателлитов было установлено 11 клональных линий (Vergun, et al., 2020).

Анализ партеновида *D. rostombekowi* так же выявил, по меньшей мере, семь клональных линий, среди которых были отмечены как широко распространённые, так и единично установленные. Что опровергает гипотезу о моноклональности данного вида, основанного на

изучении аллозимных локусов, сформулированную ранее (MacCulloch et al., 1997). О мультиклональности данного вида могут дополнительно свидетельствовать данные морфометрических и физиологических признаков особей, отобранных из северных популяций Гош, Папанино и Спитак и южной популяции Цовак (Петросян, 2018). По этим данным было установлено, что особи из изолированной южной популяции «Цовак» значительно отличаются от северных популяций. Кроме того, в пользу мультиклональности партеновида свидетельствуют результаты полевых исследований, которые выявили морфологическую неоднородность особей в популяциях данных видов (Darevsky, 1967; Uzzell, Darevsky, 1975).

4.2 Сценарии формирования клонов в популяциях партеногенетического вида

D. rostombekowi

Наши результаты показывают, что метод микросателлитного генотипирования позволяет устанавливать сценарии формирования клонов в популяциях, а именно выявить количество гибридизационных событий, в результате которых образовались партеновиды. Полученные результаты генотипирования *D. rostombekowi* согласуются с гипотезой, которая была выдвинута ранее на основе большого количества данных по аллозимному анализу разных видов однополых позвоночных (Moritz et al., 1989a, b; Murphy et al., 1997). Согласно данной гипотезе, *D. rostombekowi*, как и некоторые другие партеновиды, возникли в результате одного акта межвидовой гибридизации с образованием одного основного клона и нескольких редких клонов. При сравнительном анализе SNP особей *D. rostombekowi* и их «материнского» *D. r. raddei* и «отцовского» *D. portschinskii* видов был выявлен всего один акт гибридизации. К тому же идентичные SNP, выявленные у обоих родительских видов, указывают на то, что гибридизация осуществлялась между очень близкими по данным микросателлитным маркерам особями *D. r. raddei* и *D. portschinskii*, вероятно, из одной популяции (Ryskov et al., 2017., Osipov et al., 2021). Анализ аллельных вариантов установил, что «материнским» видом считается именно *D. raddei raddei*, а не близкий этому двуполому подвиду *D. raddei nairensis*. Остается нерешенным вопрос, какой из семи установленных клонов *D. rostombekowi* образовался первым. Предполагая, что у партеновида, образованного в результате одного гибридизационного события имеется распространенный и чаще всего встречающийся «мажорный» клон с несколькими «минорными» клонами (Parker et al., 1989), то, вероятно, генотип 1(G1) мог быть исходным. Остальные же генотипы являются мутациями исходного генотипа. Мутации *de novo* во всех четырех исследованных локусах обусловлены делецией или вставкой микросателлитного повтора. На рисунке 13 (см. результаты) видно, что

генотипы 2 и 7 (G2, G7) отличаются от генотипа 1(G1) одной GATA мутацией в микросателлитном кластере. В одном из 4 локусов (G1 отличается от G7 одной мутацией в локусе Du215, G1 от G2 – одной мутацией в локусе Du281). Такая же картина наблюдается между генотипами G2 и G5. Генотип 6 (G6) хотя и представлен в популяции Гош, однако имеет сходство с генотипом 2(G2) (представленным в популяциях Спитак и Папанино) за исключением делеции одного GCAA звена в локусе Du215. Наличие генотипов (G3 и G4), не обнаруженных в других популяциях, может ставить под сомнение, установленное нами единичное гибридизационное событие. Однако в результате сравнительного анализа связь с общим генотипом G1 имеется, хотя они и сильно «удалены» от него множественными изменениями внутри микросателлитного кластера. Так, например, отличия G1 от G4 наблюдаются в аллельных вариантах сразу по двум (Du215 и Du281) микросателлитным локусам, а G1 отличается от G3 мутациями по трем локусам (кроме Du323). Вероятно, другие (переходные клональные линии) между генотипами 1– 3 и 4 могли быть утеряны в результате сокращения и/или разрыва ареала *D. rostombekowi*.

Как отмечалось выше, особенность данного метода генотипирования заключается в использовании аллель-специфических микросателлитных и SNP-маркеров. При этом генотипические маркеры, основанные на совокупности аллель-специфических SNP-маркеров и наследуемые от особей двуполых родительских видов, давали информацию о числе независимых гибридизационных событий с образованием исходных гибридных генотипов (клонов). Анализ происхождения детектированных клонов у других партеновидов *D. armeniaca*, *D. dahli* и *D. unisexualis* (Vergun, et al., 2014; 2020; Girnyk et al., 2018) дополнительно подтверждает установленную общую закономерность. Полученные результаты позволяют утверждать, что все подобные клоны имеют общее происхождение от основного широко распространенного (мажорного) клона и возникновение партеновидов *Darevskia* связано либо с однократным гибридизационным событием (*D. unisexualis*, *D. rostombekowi*), либо с очень небольшим числом таких событий (*D. armeniaca*, *D. dahli*). Редкие клоны, как это теоретически предполагалось, являются мутационными производными от исходных, однако в работе впервые показано, что они возникли в результате микросателлитных мутаций.

Еще одним нерешённым вопросом является время появления партеновидов. Партеногенетические виды скальных ящериц рода *Darevskia* демонстрируют низкий уровень клонального разнообразия и высокую степень сходства мтДНК по сравнению с их родительскими видами. Их недавнее происхождение, вероятно, лучше всего объясняет эти закономерности. Даревский (Даревский, 1958) предположил, что все партеногенетические виды рода *Darevskia* возникли на Кавказе после последнего ледникового периода и что у всех видов было одинаковое количество времени для развития новых клонов, примерно 5000–

12000 лет назад. Тем не менее, мультилокусный анализ партеновидов *D. unisexualis*, *D. bendimahiensis* и *D. izzeli* установил, что образование этих видов могло быть значительно раньше от 200 000 до 70 000 лет назад (Fu et al., 2000a). Эти результаты могут подтверждать независимое происхождение партеногенеза у скальных ящериц, и данное событие предшествует последнему ледниковому периоду. Разные родительские линии несколько раз гибридизовались в разных географических регионах (Murphy et al., 2000). Далее Irwin et al., (1991) предоставили оценку скорости расхождения приблизительно 10% на миллион лет для молчащей замены в положении третьего кодона на основе данных Cytb млекопитающих. Если данный расчет применим к ящерицам, возраст *D. rostombekowi* будет примерно 200 000 лет (расхождение 2%) (Irwin et al., 1991). Однако на данный момент нет единой точки зрения на время образования партеновидов.

Электрофоретические исследования белков и митохондриальной ДНК показали, что партеногенетические ящерицы имеют тенденцию быть мультиклональными видами. Высокий уровень вариабельности аллозимных локусов был обнаружен у *Heteronotia binoei* (Gekkonidae) (Moritz et al., 1989a). Генетическая гетерогенность была также продемонстрирована у американских партеногенетических ящериц *Aspidoscelis tessellatus* и *A. neomexicanus* (Simon et al., 2003) и у партеногенетических *D. dahli*, *D. armeniaca* и *D. unisexualis* (Korchagin et al., 2007; Vergun et al., 2014; Girnyk et al., 2018). У *Darevskia rostombekowi* клональное разнообразие в два раза ниже, чем у *D. dahli* (Vergun et al., 2014). Хотя данные ограничены, это говорит о том, что либо *D. rostombekowi* может иметь более недавнее происхождение, чем *D. dahli*, либо на этот вид эффект «бутылочного горлышка» действует значительно сильнее.

Некоторые цитогенетические и молекулярные характеристики генома гибридных видов отличаются от таковых у бисексуальных видов из-за нарушения сегрегации хромосом. Это приводит к цитогенетической изменчивости, различной геномной активности и мутациям в некоторых локусах (Kupriyanova, 1989; Murphy et al., 1997; 2000; Ryskov, 2008). Кариотипическая нестабильность гибридных геномов может привести к генетическому разнообразию партеногенетических видов и появлению хромосомных мутаций (Kupriyanova, 1999). Такие мутации могут управлять образованием новых клонов и/или географически изолированных хромосомных рас. Наши данные не могут исключить возможность того, что изолированная популяция *D. rostombekowi*, населяющая побережье озера Севан (южная популяция Цовак), представляет собой хромосомную расу и/или клон, возникший из-за хромосомных мутаций, происходящих в ходе кариологической эволюции.

4.3 Важнейшие переменные, определяющие модели распространения партеногенетических и двуполых родительских видов *Darevskia*

Применение комплексного подхода моделирования экологических ниш является мощным инструментом для анализа видоспецифических требований ящериц к среде обитания и дифференциации их ниш в многомерном пространстве предикторных переменных. Более того, если SDM характеризуют потенциальные пригодные местообитания доступные для расширения ареалов в будущем, то метод ординации позволяет проводить анализ реализованных экологических ниш (REN) однополых и их родительских двуполых видов, что дает возможность измерить их перекрывание сходство и различие. Этот комплексный подход, который применяется к партеногенетическим видам рода *Darevskia* (Petrosyan et al., 2019, 2020, Osipov et al., 2021), позволяет надежно представлять экологические ниши и оценить степень разделения ниш между конкурирующими и/или сосуществующими видами. Полученные данные свидетельствуют о том, что генетически детерминированные и экологически значимые различия между клональными формами и их родительскими видами, способствуют сосуществованию этих видов на Кавказе (Petrosyan et al., 2020b).

Построенные SDM для изученных видов показали, что четыре переменные: средняя температура самой сухой четверти года (C_MeanT), сумма осадков в самой тёплой четверти года (C_PWarmQ), солнечная радиация (C_SRad) и расстояние до дорог (L_DHW) являются важными факторами, определяющими пространственное распространение *D. rostrombekowi* и его родительских видов на территории Армении, Нагорного Карабаха и Азербайджана (рис. 15–17, табл. 12). Из полученных оценок следует, что набор переменных, определяющих пригодные местообитания, в значительной степени характеризуют термические условия сухой четверти года (C_MeanTDrQ), диапазон суточной вариации температуры (C_TAnR), и, что немаловажно, солнечную радиацию (C_SRad), которая обеспечивает прогреваемость грунта в местообитаниях и меняется в узком диапазоне для всех трех видов (рис. 15-17Ж). Также в выборе мест обитания для всех трех видов играют роль суммарные осадки в теплой четверти года (C_PWarmQ) и расстояние до дорог (L_DHW). Партеновид в большей степени зависим от показателей влажности (сумма осадков в самой теплой (C_PWarmQ) и холодной четвертях года (C_PColdQ)), коэффициента вариации осадков (C_PCoefVar), а также от изотермичности (C_ISOT). Узкий диапазон изменения этих переменных означает достаточно высокую чувствительность *D. rostrombekowi* к изменению климата. Из восьми установленных важнейших переменных для *D. rostrombekowi*, шесть также является ключевыми для *D. portschinskii* (Таблица 12). Такое же количество переменных (6) важно для «материнского» *D.*

r. raddei (Таблица 12). Тип растительности важен только для родительских двуполовых видов. Общая сумма вкладов важнейших переменных в модели SDM *D. rostombekowi* и *D. r. raddei* составляла 93.6% и 89.2 % соответственно. Важно отметить, что изотермичность, отражающая достаточно высокую стабильность температуры и низкие ее колебания в местообитаниях, ранее не была отмечена для других видов кавказских скальных ящериц, как важнейшая предикторная переменная (Kaliontzopoulou et al., 2008; De Pous et al., 2011). В результате анализа другого партеновида *D. dahli*, для которого «отцовским» двуполовым видом также является *D. portschinskii*, было выявлено пять важных предикторов: изотермичность (C_ISOT), расстояние до дорог (L_HighWay), сумма осадков в самой тёплой четверти года (C_PWarmQ), солнечная радиация (C_SRad) и высота над уровнем моря (T_EL) (Pertrosyan et al., 2020b). Все важнейшие переменные для *D. dahli*, актуальны также для *D. portschinskii*, за исключением типа растительности (L_VEG). Полученные в результате SDM анализа карты распространения *D. dahli* указывали на то, что ареал вида охватывает северо-западную Армению, и южную Грузию, а также существуют некоторые пригодные местообитания в средней части Армении. И, в отличие от *D. rostombekowi*, точки находок и пригодные местообитания по преимуществу расположены в лесных и луговых биотопах в северной части Армении, южной и центральной Грузии. Данные различия в выборе местообитаний, вероятно, связаны с «материнским» для *D. dahli* двуполовым видом *D. mixta*, ареал которого расположен в лесных зонах Грузии (Gabelaia, 2015; Pertrosyan, 2020b). Также стоит отметить, что партеновид *D. dahli* схож с *D. rostombekowi* по важнейшим переменным, из пяти установленных четыре являются важными и для *D. rostombekowi*, что связано с происхождением от общего «отцовского» двуполого вида *D. portschinskii*.

Отдельного обсуждения заслуживает «материнский» для *D. rostombekowi* двуполовый вид *D. r. raddei*, который рассматривается как видовой комплекс (*Darevskia raddei sensu lato*), содержащий 4 формы (подвида) «*raddei*», «*nairensis*», «*vanensis*» и «*chaldoranensis*» (Grechko et al., 2007; Rastegar-Pouyani et al., 2011; Freitas et al., 2016; Омельченко и др., 2016). Хотя исследования (Bobyn et al., 1996; Fu et al., 2000b) обнаружили очень низкие генетические различия между *D. r. raddei* и *D. r. nairensis*, тем не менее, последние исследования (Arnold et al., 2007; Grechko et al., 2007, Омельченко и др., 2016), рассматривали их как два вида, находящиеся на ранней стадии дивергенции. Предполагается, что *D. r. raddei* и *D. r. nairensis* можно относить к разным подвидам, поскольку они репродуктивно изолированы, имеют различные временные периоды размножения и различное половое поведение. Дополнительный анализ SDM выявил, что *D. r. nairensis* характерен такой же набор важнейших переменных, что и для *D. r. raddei*, что подтверждает близкое родство данных

видов, однако, такой качественный предиктор как биотопическая приуроченность у них различен (Рис. 26).

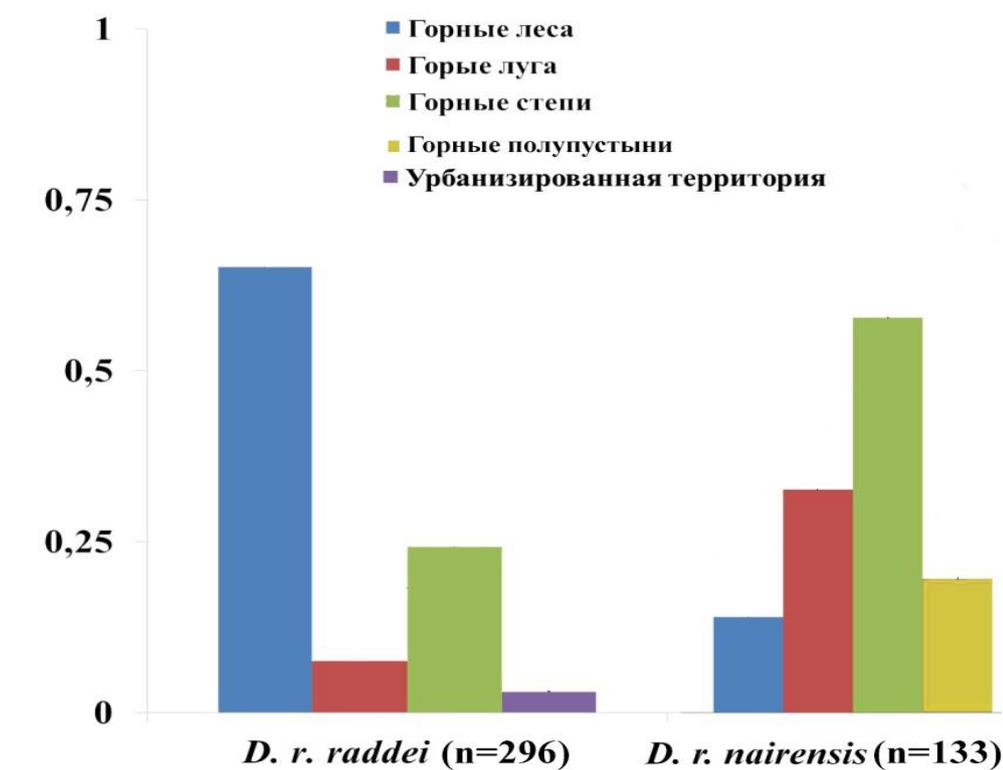


Рисунок 26 – Доли предпочитаемых местообитаний двуполовых видов *D. r. raddei* и *D. r. nairensis* с 95 % доверительными интервалами Уалда. n – размер выборки (количество точек находок).

Так *D. r. raddei* предпочитает горные леса и горные степи, в меньшей степени использует горные луга и урбанизированные территории, в то время как *D. r. nairensis* в значительной степени освоила горные луга и горные степи, кроме того, населяет горные полупустыни и горные леса, и практически не использует урбанизированные территории. Созданная на основе SDM карта показывает, *D. r. raddei* единственная форма, которая распространена в Армении, Нагорном-Карабахе, Азербайджане и северной провинции Ардебиль Ирана, что значительно шире ареала *D. r. nairensis*.

4.4 Потенциальный ареал партеногенетического вида *D. rostombekowi* и родительских двуполовых видов с оптимальными параметрами SDM

Карты пригодных местообитаний партеновида *D. rostombekowi* указывают, что данный вид в основном расположен на севере Армении, включая все известные местообитания популяций (Севан, Спитак, Гош, Папанино, Дилижан, Иджеван-Ноемберян), а также новые

небольшие местообитания западной части оз. Севан и в восточной части Нагорного-Карабаха, северной части Армении на границе с Грузией (Рис. 18А). Ареал *D. rostombekowi*, в отличие от других партеногенетических скальных ящериц относительно небольшой и разорван на несколько частей, наибольшее присутствие вида определено в северной части Армении на границе с Грузией, а также с Азербайджаном. В северной части озера Севан и окрестностях Дилижанского национального парка, Ванадзор, Спитак, Папанино, Джаршен и Арагац. Другая часть находится на территории Нагорного Карабаха и границы с Арменией. Кроме того, имеются локальные популяции, например установленная популяция Цовак на юго-востоке озера Севан, а также прогнозируются локальные популяции вдоль южной части оз. Севан. Образование локальной популяции Цовак до сих пор является дискуссионным вопросом, однако молекулярно-генетические данные свидетельствуют о том, что особи в данной популяции, вероятно, произошли от общего предка (основного клона), который был распространен в северной части Армении (Ryskov et al., 2017; Osipov et al., 2021). Судя по полученным картам (Рис. 18 А), наиболее вероятным является предположение, что ареал изолированной популяции ранее был шире и проходил по южной границе озера Севан и был связан с северными популяциями. Особого внимания заслуживают такие районы на юге Севана как Лтап (40.457061, 45.077513), Норашен (40.503525, 45.027530), Товазард (40.475130, 45.057571), поскольку SDM дает высокую (более 0.8) вероятность присутствия вида в них, что требует более детальных полевых исследований. Однако нельзя исключать возможность разрыва ареала из-за формирования горного хребта, разделившего популяции Нагорного Карабаха и юга Севана от сформировавшихся популяций на северной части Армении и проходящего по южной территории Азербайджана. О таком разрыве косвенно свидетельствуют небольшие области пригодных местообитаний в районах Варденис (40.191900, 45.737235) и Сотк (40.197546, 45.878437), которые находятся вблизи границы Нагорного Карабаха, которые тянутся к южной границе озера Севан, где была установлена популяция Цовак.

Проведенный анализ точек находок и SDM показывают, что ареал «отцовского» вида *D. portschinskii* охватывает долины среднего течения Куры в пределах центральной и южной Грузии, северную Армению и северо-западную часть Азербайджана (Рис. 18 Б). Северо-восточная граница ареала ограничивается Карталинским хребтом и долиной среднего течения р. Иори, примерно около села Бочормы (41.914424, 45.125015). На северо-западе в Грузии ареал включает пригодные местообитания, расположенные между г. Гори (41.983975, 44.127525) и северных предгорий хребтов Малого Кавказа (41.2003, 44.4667) до границы Армении. Южная граница ареала в Армении начинается с окрестности г. Степанавана (41.0063, 44.3831) на западе и ограничивается на востоке Севанским хребтом. Пригодные

местообитания в Азербайджане охватывают пограничные территории с Арменией до долины среднего течения р. Гянджачая. SDM показывает наличие пригодных местообитаний в районах Шаумянской провинции Нагорного-Карабаха (40.133, 46.079) и (40.0702, 46.2387). Присутствие вида на территории Нагорного-Карабаха ранее отмечалось в работе (Arakelyan et al., 2011) и получило дополнительное подтверждение в период полевых работ в 2018 г. Созданная SDM предсказала более широкий диапазон распространения за пределами уже известных подходящих местообитаний на территории Грузии севернее г. Гори (42.208, 43.988), и на границе Армении с Азербайджаном. В целом потенциальный ареал *D. portschinskii*, на территории Армении схож с *D. rostombekowi*.

Самый обширный потенциальный ареал из всех изученных видов кавказских скальных ящериц занимает *D. r. raddei*, которая распространена в Армении, Нагорном-Карабахе, Азербайджане и северной провинции Ардебиль Ирана (Рис 18 В). Пригодные местообитания данного вида занимают практически всю территорию Армении и располагаются от северных границ Армении с Грузией вдоль южной части Армении вблизи границы с Турцией до границы с Нагорным Карабахом на юго-востоке Армении. Также выделяются районы к северо-западу от оз. Севан в окрестностях города Дилижан (40.76671, 44.919407), где существуют зоны симпатрии с «дочерним» видом *D. rostombekowi* и «отцовским» *D. portschinskii*. Зоны контакта между родительскими двуполыми видами были также обнаружены на территории Нагорного Карабаха (Зуар и прилежащие территории 40.046295, 46.235253). Все эти районы могли быть вероятными зонами контакта родительских видов в прошлом и вероятными местами гибридизации. Столь обширный потенциальный ареал данного вида согласно SDM может быть объяснен тем, что сам вид *D. r. raddei* вероятно может состоять из еще нескольких пока не установленных подвидов, поэтому точки находок скальных ящериц определенных с помощью генетического и морфологического анализов как *D. r. raddei* могут относиться к близкому подвиду этого комплекса, что дает искаженную картину модели.

Создание SDM моделей позволяет выявить новые зоны контакта партеновидов с двуполыми родительскими видами, такие места важны для изучения различных аспектов сетчатой эволюции поскольку в них могут образовываться гибридные особи, которые в свою очередь способны дать начало новым клональным формам (Petrosyan et al., 2020a). *Darevskia rostombekowi* на данный момент имеет установленные зоны симпатрии как «отцовским» *D. portschinskii* (популяция около города Дилижан 40.735191, 44.820752), так и с материнским *D. raddei raddei* (Агарцин 40.777101, 44.973546, Ачаркут 41.034585, 45.084431), видами. Важно отметить, что многие зоны симпатрии были обнаружены нами в период полевых работ в 2018-2019 гг. Например, на маршруте от г. Дилижан в Агарцин мы обнаружили зоны

симпатрии партеногенетического и родительских видов, что крайне редко для остальных партеновидов рода *Darevskia*. Высокая чувствительность к основным климатическим переменным и, как следствие, относительно узкие границы ареала, наличие установленного единичного акта гибридизации и сравнительно небольшого количества клональных линий, а также существование зон симпатрии с каждым из родительских видов могут косвенно указывать на то, что *D. rostombekowi* один из наиболее молодых партеновидов на территории Армении.

4.5 Экологические ниши партеногенетического вида *D. rostombekowi* и родительских двуполых видов: ширина, перекрытие, сходства и сдвиги

Несмотря на то, что в основном партеногенетические виды кавказских скальных ящериц аллопатричны со своими родительскими двуполыми видами, сохраняется немало зон симпатрии между ними (Petrosyan et al., 2020a). Такое сосуществование обусловлено многими факторами, как поведенческими, так и экологическими (Галоян, 2011; Целлариус и др., 2016, 2017; Petrosyan et al., 2020b). Разделение экологических ниш позволяет партеновидам не только сосуществовать с двуполыми видами, но и расширять свой ареал на территории Армении. Анализ реализованных экологических ниш (REN), включающий оценку ширины, перекрытия, теста на сходство, сдвига и графического представления относительной плотности распространения, однополых и двуполых видов вдоль важнейших переменных среды позволяют получить наиболее точные результаты по разделению ниш. Сравнение с использованием индекса Шонера (Schoener's D) показало, что *D. rostombekowi* в равной степени использует экологические ниши своих родителей, и существует незначительное расширение относительно «материнского» вида *D. r. raddei* и чуть большее относительно «отцовского» вида *D. portchinskii* (Таблица 13). Несмотря на то, что центроиды экологической ниши *D. rostombekowi* лежат внутри экологических ниш родительских видов, тем не менее, клональный вид проявляет незначительно больше сходство с отцовским видом *D. portchinskii* ($D=0.47$) чем с материнским ($D=0.44$) *D. r. raddei*, что подтверждают картосхемы, полученные при помощи SDM. Высокий показатель перекрытия ниш *D. rostombekowi* и родительских видов, а также незначительное расширение ареала клональных линий относительно своих двуполых родителей позволяет утверждать о наличии большого количества вероятных зон симпатрии.

Результаты анализа сдвига центроида экологической ниши партеновида *D. rostombekowi* вдоль градиентов среды по сравнению с центроидами родительских видов *D. r. raddei* и

D. portschinskii показали, что в основном, клональный вид по большинству предикторов находится внутри значений своего материнского двуполого вида и не сильно выходит за границы его толерантности (Рис. 21, 22). Сравнительный анализ построенных SDM показывает, что хотя потенциальный ареал *D. r. raddei* в географическом пространстве шире остальных изученных видов скальных ящериц, однако ширина экологической ниши имеет высокие значения лишь по нескольким переменным, таким как средняя температура и сумма осадков самой сухой четверти года. Это может говорить о том, что *D. r. raddei* населяет однообразные биотопы, но на большой территории. Относительно «отцовского» *D. portschinskii* существуют значительные сдвиги по большому числу предикторов, что может быть связано с тем, что оба эти вида активно используют горные леса, как предпочитаемые биотопы (Рис. 25), а из-за схожести экологических ниш, *D. rostombekowi* как более пластичный вид, стал активно населять горные луга и урбанизированные территории, не свойственные «отцовскому» двуполому виду. Различие экологических условий в этих разных биотопах, скорее всего и имеют отражение в сдвиге центроидов партеновида относительно двуполого родителя, показанного на графиках (Рис. 22).

Окончательная оценка достоверности сдвига экологических ниш с помощью множественного критерия Тьюки (Рис. 23), показала, что *D. rostombekowi* занимает промежуточное, по сравнению с родительскими видами, положение вдоль градиентов предикторных переменных или принимает маргинальные значения вне зоны толерантности двуполых видов. Аналогичные данные были получены ранее при анализе партеновида *D. dahli* (Petrosyan et al., 2020b) и в целом характеры для всех однополых видов этого рода и согласуются с гипотезой географического партенонеза. Наибольшую пластичность клональные виды получают, попадая в отличные от их родительских видов экологические условия, это было показано экспериментально. В 1963 г. И.С. Даревский и Н.Н. Щербак, положили начало эксперименту по интродукции ящериц *D. armeniaca* из Армении на Украину (Даревский, Щербак, 1968; Даревский и др., 1998) где они успешно натурализовались (Доценко и др., 2008).

4.6 Комплексное сравнение популяций партеногенетического вида *D. rostombekowi* по генетической структуре клонов, морфологическим признакам особей, термобиологии и ведущим абиотическим факторам среды

В этом разделе представлен анализ комплексного сравнения особей партеновида из исследованных северных и южной популяций на территории Армении на основе наших и литературных данных. В классической монографии Даревского, посвященной скальным

ящерицам Кавказа (Даревский, 1967), ранее был проведен анализ географической изменчивости особей из северной популяции Спитак, изолированной популяции Цовак (ранее Загалу) на территории Армении и Азербайджанской популяции около озера Гей-Гель. Эти данные показали, что, несмотря на низкую фенотипическую изменчивость внутри выборок из популяций, при сравнении выборок особей из разных популяций между собой имелись существенные различия по ряду морфологических признаков, основным из которых являлся длина тела. Предполагалась, что это различие в значительной степени зависит от экологических факторов среды, таких как высота над уровнем моря, температура и влажность. Установленные закономерности указывали на то, что особи, занимающие высокогорные местообитания отличались более крупными размерами тела. Кроме того, выявлено, что наименьшие размеры ящериц наблюдались в местообитаниях, которые характеризовались повышенным дефицитом влажности (Даревский, 1967). Проведенный нами анализ особей из разных популяций с установленными географическими координатами и абиотическими факторами среды позволил получить более точную оценку различия этих значений в исследуемых популяциях партеновида. Кроме того, установленная мультиклональная структура популяций *D. rostrombekowi* (Ryskov et al., 2017, Osipov et al., 2021) указывала на наличие клональных линий, характерных только для изолированной южной популяции Цовак, что вероятно также может быть связано с фенотипической изменчивостью клонов в выборках. Для проверки различия особей по морфологическим признакам и особенностям термобиологии был проведен дополнительный сравнительный анализ. Морфометрический анализ включал дополнительные данные для 80 особей *D. rostrombekowi*, отловленных в разных популяциях Гош, Спитак, Дилижан, Папанино и Цовак (Петросян, 2018). Сравнительный анализ особенностей термобиологии скальных ящериц из популяций «Дилижан» (северная) и «Севан» (южная) проводился с использованием десяти особей *D. rostrombekowi*. (Петросян, 2018).

4.6.1 Анализ генетической структуры популяций и сходства клональных линий северных и южной популяций

Результаты молекулярно-генетического анализа клонального разнообразия в популяциях партеновида *D. rostrombekowi* показало различие структурной организации микросателлитных кластеров у клонов в популяциях на северо-западе от озера Севан (Гош, Спитак, Папанино), которую мы обозначим как группу 1 и изолированной популяции на южном берегу Севана (Цовак)- группа 2. Наши результаты показали, что наиболее распространенный «мажорный» (Генотип 1), был установлен у 24 особей (54% от всех исследованных особей) и представлен широко в группе 1, но не обнаружен в группе 2. Генотипы 3 (5 особей –11%) и 4 (3 особи –7%)

были обнаружены только в изолированной севанской популяции Цовак (Таблица 10). Структурные вариации аллельных вариантов различались в двух группах по всем локусам, кроме Du323. Так в группе 2 по локусу Du215 для особей с генотипами 3 и 4 характерно сочетание аллельных вариантов 4+5, при этом аллельный вариант 4 (5' (GAT)(GATA)₈ (GCAA)₁₁ 3') не был найден в группе 1, однако второй аллельный вариант 5 (5'(GAT)(GATA)₄(GAT)(GATA)₇(GCAA)₂ 3') присутствовал у особей из обеих групп (Таблицы 6, 10). Схожая картина наблюдалась и по локусу Du281, для группы 2 характерно сочетание аллельных вариантов 3+4, при этом аллельный вариант 3 (5' (GATA)₂(GAGAT)(GATA)₁₁(GAT)(GATA)₉ (TA)(GATA) 3') также был установлен только в этой популяции, в то время как аллельный вариант 4 (5' (GATA)₁₀ 3') распространен во всех группах (Таблицы 7, 10). По локусу Du47G только генотип 3 имел уникальное сочетание аллелей 2+1, все остальные генотипы в двух группах имели сочетание 4+5 (Таблицы 9,10). Генотипы, которые были характерны для изолированной популяции Цовак не были обнаружены в других изученных местах, хотя и можно предполагать их образование от исходного широко распространенного клона, эти данные также согласуются с изучением других партеногенетических ящериц рода *Darevskia*. В работах Гирнык с соавторами (Girnyk et al., 2018) и Бадаевой с соавторами (Badaeva et al., 2008) которые посвящены интродукции партеновида *D. armeniaca* из Армении на Украину также были отмечены уникальные клональные линии, характерные только для новых местообитаний. Известно, что экологические условия в местах интродукции существенно отличались, особенно в зимний период (Даревский, Щербак, 1968), что привело к регрессу численности интродуцированных клонов, однако в дальнейшем произошло восстановление численности и рост количества особей, морфологически и генетически отличных от изначальной популяции в районе Семеновского перевала (Доценко и др., 2008).

4.6.2 Сравнительный анализ морфометрических признаков

Результаты анализа морфометрических признаков особей из трех популяций «Севан» (Цовак), Дилижан и Спитак, полученных с помощью ANOVA GLM подтвердили, предложенную Даревским (Даревский, 1967) гипотезу о взаимосвязи экологических условий и морфологических признаков у партеногенетических клонов. По морфометрическим признакам особи из изолированной южной популяции «Севан» значительно отличаются от северных популяций. Статически значимые различия выявляются по числу бедренных пор (FPOR) ($F=7.86$; $P<<0.001$), брюшных чешуек (VENT) ($F=5.12$, $P=0.008$), чешуек между челюстными и надвисочными щитками (SM) ($F=7.55$, $P=0.001$) и задневисочных чешуек (PTM) ($F=5.42$, $P=0.006$), а также по метрическим показателям по относительной длине брюха, TRL / SVL

($F=24.18$, $P<<0.001$) и размеру тела (SVL) ($F=19.98$, $P<<0.001$). Проведенный сравнительный анализ размера тела подтверждает, что в среднем длина тела (SVL) ящериц из изолированной южной популяции «Севан» ($SVL = 56.8 \pm 10.81$ мм) значительно больше ($F = 23.68$, $p < 0.0001$), чем у ящериц из популяций Дилижан ($SVL = 49.0 \pm 10.78$ мм) а также из популяций Спитак (среднее значение $SVL = 49.5 \pm 1.67$ мм).

4.6.3 Сравнительный анализ особенностей термобиологии особей в популяциях

Полученные результаты клонального разнообразия и достоверные различия экологических условий обитания в северной группе популяций (Гош, Папанино, Спитак) и южной (Цовак) также согласуются с данными по термобиологии этого вида. В работе (Петросян, 2018) был проведен анализ характеристик термобиологии *D. rostombekowi* с использованием данных, полученных в лаборатории биологического факультета ЕРГУ и в результате полевых исследований, проведенных в этих двух группах популяций – северной, которая была названа в данной работе «Дилижан» и южной – «Цовак». Лабораторное исследование проводилось в закрытом стеклянном террариуме размером 100 x 50 x 50 см, где был создан температурный градиент (от 15°C до 53°C). Измерение температуры тела и грунта в конкретном месте нахождения ящерицы проводилось каждый час в период времени с 08.00 утра до 20.00 вечера. Сравнение температуры тела *D. rostombekowi* в полевых условиях показало достоверное различие 27.9 ± 2.44 °C («Дилижан») и 30.9 ± 2.27 («Севан») ($t = -8.6$, $p << 0.001$) при одинаковой температуре воздуха. В лабораторных условиях также выявляется статистически значимое различие температуры тела особей из этих двух популяций, т.е. при созданном градиенте температур, ящерицы из популяции «Севан» выбирали для прогревания более теплое место и имели температуру выше (29.9 ± 1.26) °C, чем ящерицы из популяции «Дилижан» (27.8 ± 1.57) °C ($t = -10.5$; $p << 0.001$). Это без сомнения связано с тем, что особи из этих популяций предпочитают температурный режим, характерный для их природных местообитаний. Проведенный лабораторный эксперимент подтверждает достоверное различие ($Z = -2.17$; $P < 0.05$): температура тела ящериц из популяции «Севан» оказалась выше (29.9 ± 1.26) °C, чем у ящериц из популяции «Дилижан» (27.8 ± 1.57) °C.

4.6.4 Сравнительный анализ сдвига центроидов по ведущим абиотическим факторам среды

Результаты сравнительного анализа сдвига центроидов по ведущим абиотическим факторам в двух группах популяций (Рис. 25) показали, что экологические условия южной популяции Цовак статистически значимо отличаются от северных популяций по следующим предикторам: средней температуре, суммарными осадками теплой четверти года, средней

солнечной радиацией, коэффициентом вариации осадков, изотермичностью и высотой над уровнем моря. Эти данные хорошо согласуются с результатами морфологического и термобиологического анализов.

В заключение раздела следует отметить, что данный подход может быть использован для изучения интродуцированных популяций и установления взаимосвязи абиотических факторов с появлением новых клональных линий партеногенетических скальных ящериц *Darevskia* и фенотипической эволюцией партеновидов. Скорость микросателлитных мутаций и появление новых клонов, вероятно, находятся в прямой зависимости от абиотических факторов среды и выявление наиболее значимых экологических переменных, а также природных триггеров могут внести существенный вклад в понимание сетчатой эволюции вида.

4.7 Механизмы сосуществования клональных и двуполых видов в рамках концепции географического партеногенеза

В литературе выдвинуто несколько гипотез для описания механизмов, лежащих в основе сосуществования двуполых и партеногенетических форм в рамках концепции географического партеногенеза (ГП) (Peck et al., 1998). Справедливость выполнения ГП впервые была описана у членистоногих (Vandel, 1928), и далее была показана у самых разнообразных таксонов, таких как наземные и водные беспозвоночные (Glesener, Tilman 1978; Beaton, Hebert, 1988), ящерицы (Wright, Lowe 1968), земноводные (Greenwald et al. 2016) и растения (Bierzuchudek, 1985; Hörandl, 2006). Проведенное обобщение по экологии и эволюции партеногенеза в работе (Kearney et al., 2009) позволило автору сформулировать гипотезу о том, что для многих партеногенетических линий в родах *Darevskia*, *Heteronotia*, *Menetia* и *Aspidoscelis* характерна общая модель географического партеногенеза.

Среди гипотез ГП наиболее известными являются гипотезы “общего назначения генотипа” (GPG) и “замороженной” вариации ниши (FNV). Хотя модели GPG и FNV часто представляются как взаимоисключающие гипотезы, но они имеют много общего, и, кроме этого, они ориентированы на различные аспекты изменения среды во времени и в пространстве (Vrijenhoek, Parker, 2009).

Гипотеза GPG предполагает выполнение следующих положений: 1) характеристики двуполой популяции в ареале варьируются в достаточно широких диапазонах толерантности от узкого до широкого таким образом, чтобы отдельные генотипы имели конкретные формы для выживания в стрессовых условиях окружающей среды; 2) диапазон возможных генотипов заморожен среди клонов, произведенных двуполыми родительскими видами; 3) естественный

отбор будет отдавать предпочтение клонам с более широкой толерантностью. Модель GPG также предполагает, что отдельные клоны имеют более широкие допуски по отношению к окружающей среде, чем их двуполые родственные виды. Из этих положений следует, что в рамках GPG предполагается существование мультклональности партеногенетических форм, поскольку полифилетическое происхождение клонов расширяет возможности для естественного отбора среди клонов (Parker et al., 1977). Вероятно, что это положение очень важно для долгоживущих клональных форм, поскольку спонтанный мутагенез единственной клональной линии может быть скомпрометирован в долгосрочной перспективе из-за мутационного обвала (Lynch et al., 1993).

Полученные результаты и существующие литературные данные позволяют утверждать о неплохой согласованности модели GPG для *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D.unisexualis* и *D. rostombekowi*. Этот вывод следует из следующих положений: 1) молекулярно-генетический анализ микросателлитных локусов для всех четырех партеновидов показал значительное клональное разнообразие в популяциях, а наиболее распространенные клональные линии были образованы как единичными актами гибридизации, как например в случае *D.rostombekowi* (Ryskov et al., 2017; Osipov et al., 2021) или *D.unisexualis* (Vergun et al., 2020), так и множественными *D.dahli* (Vergun et al., 2014) *D.armeniaca* (Girnyk et al., 2018); 2) Проанализированная в ходе данного исследования *D.rostombekowi* имеет промежуточные требования к местам обитания по сравнению с родительскими видами, но по ряду параметров среды (Рис. 23), ранее был проведен аналогичный анализ партеновида *D. dahli*, который также имеет промежуточные требования к среде обитания по сравнению с родительскими видами по таким переменным как – измотермичность, солнечная радиация, сезонная вариация влажности и средняя температура в сухой квартал года (Petrosyan et al., 2020b); 3) экологическая пластичность таких партеновидов как *D.armeniaca* и *D.dahli* показана экспериментальным путем (Nekrasova, Koistiushyn, 2016), т.е. произошла успешная натурализация в новых условиях среды.

Гипотеза FNV предполагает выполнение следующих возможных конкурентных отношений между клональными и двуполыми формами: (1) стабильное сосуществование, при котором клоны с обширным перекрытием с двуполыми видами устраняются естественным отбором, но более разнородные клоны способны сохраняться; (2) исключение родительского вида, при котором он вытесняется и уничтожается клонами, воспроизводимыми с высокой скоростью. В модели FNV предполагается, что родительские виды имеют более широкую экологическую нишу, чем клоны. Предполагая такое различие в относительной ширине ниши, двуполовая популяция может избежать вытеснения несколькими клонами, имея возможность использовать ресурсы, недоступные для клонов. Таким образом, имеет место тенденция к

облегчению сосуществование двух форм, до тех пор, пока родительские формы поддерживают более широкую экологическую общую нишу, чем клоны (Vrijenhoek, Parker, 2009). Результаты оценок ширины экологических ниш изучаемых видов позволяют утверждать о возможности применения модели FNM в нашем случае. Анализ экологической ниши партеногенетического вида *D. dahli* показал, что ее ширина значительно больше, чем у родительского двуполого вида *D. mixta* (Petrosyan et al., 2020b). Однако FNV модель не предполагает сосуществования двуполого вида с большим количеством клонов, поскольку объединенная их ниша может подавить двуполой вид (Vrijenhoek 1979; 1984; Weeks, 1993). Возможно, именно по этой причине *D. mixta* был вытеснен из нативного ареала большим количеством клональных линий *D. armeniaca* и *D. dahli*, установленных в работах (Vergun et al., 2014, Girnyk et al., 2018). Важно отметить, что *D. mixta* единственный «материнский» двуполой вид рода *Darevskia*, который испытывал конкуренцию с дочерними клональными линиями партеногенетических форм *D. armeniaca* и *D. dahli* одновременно, поскольку центроид ниш *D. mixta* по высоте расположен между центроидами ниш *D. armeniaca* (сверху) (Petrosyan et al., 2019) и *D. dahli* (снизу) (Petrosyan et al., 2020b).

В литературе проверка условий FNV часто дополняется выполнением сравнительного анализа экологических ниш (Gray et al., 2001). Как было отмечено выше, в рамках FNV предполагается, что родительские виды имеют более широкую экологическую нишу, чем дочерние клональные формы. Сравнительный множественный анализ ширины ниш показал, что нулевая гипотеза отклоняется для всех партеногенетических и родительских видов в отдельности, т.е. в многомерном пространстве важнейших переменных ширины ниш видов разные (Таблица 14): множественное сравнение ширины экологических ниш для *D. rostombekowi* ($N_b=0.6 (\pm 0.08)$) и родительских видов (*D. r. raddei* – $N_b = 0.86(\pm 0.9)$, *D. portschinskii* – $N_b=1.21(\pm 0.17)$) показало, что для этого партеногенетического вида выполняется одно из важнейших условий гипотезы FNV (Таблица 14). Результаты позволяют утверждать, что существует достаточно строгое выполнение этого условия (сравнение ниш *D. rostombekowi* – *D. portschinskii* – $F=2.24$, $P << 0.001$; *D. rostombekowi* – *D. r. raddei* – $F=1.61$, $P=0.02$). Выполнение условий географического партеногенеза видом *D. rostombekowi* может говорить об относительно недавнем времени формирования клонов, в отличие от *D. armeniaca* или *D. unisexualis* для которых условия выполняются лишь частично.

К сожалению, гипотезы GPG, FNV не затрагивают другие существующие механизмы, влияющие на формирование фенотипического разнообразия партеногенетических форм под влиянием факторов окружающей среды. Например, показано, что у ящериц увеличение диапазона значений дневной температуры, без изменения среднего её показателя, может сильно влиять на сроки развития яиц и на фенотип потомства партеногенетических видов

(Shine, 2004). Причем значительное изменение фенотипических признаков потомства реализуется при наличии температурного градиента в период инкубации (Shine, 2004). Это означает, что для реализации этого сценария необходимо наличие возрастающего или убывающего градиента температуры в период инкубации яиц, т.е. инкубация яиц в тепловых режимах с одинаковыми средними значениями температуры и диапазонами изменений с разной последовательностью температур может сильно изменить сроки развития и фенотипы особей (Shine, 2004). Таким примером могут быть клональные линии *D. rostombekowi*, обнаруженные в изолированной популяции Цовак на юге озера Севан, температурные условия в которой отличаются от северных районов Армении, где также были установлены популяции данного партеновида. Анализ морфометрических признаков особей из этих популяций, проведенный в работе (Петросян, 2018), установил статически значимые различия по числу бедренных пор, брюшных чешуек, чешуек между челюстными и надвисочными щитками и задневисочных чешуек, а также по метрическим показателям по относительной длине брюха, и размеру тела. Проведенный дополнительный сравнительный анализ размера тела на основе данных, приведенных в работе (Петросян, 2018) показал, что в среднем длина тела (SVL) ящериц из изолированной популяции «Севан» ($SVL = 56.8 \pm 10.81$ мм) значительно больше ($F = 23.68, p < 0.0001$), чем у ящериц из северной популяций Дилижан ($SVL = 49.0 \pm 10.78$ мм) а также из популяций Спитак (среднее значение $SVL = 49.5 \pm 1.67$ мм). Анализ температуры тела *D. rostombekowi* в полевых условиях показало достоверное различие 27.9 ± 2.44 °C (Дилижан) и 30.9 ± 2.27 (Севан) ($t = -8.6, p \ll 0.001$) при одинаковой температуре воздуха. Все эти данные говорят о морфологическом, а, следовательно, и генетическом различии клонов в этих разных популяциях, что может быть связано с разными градиентами температур в процессе инкубации яиц. Если откладывание яиц партеновидов скальных ящериц происходит в конце июня, тогда гнезда всегда будут испытывать прогрессивное увеличение средней температуры во время инкубации, т.е. может наблюдаться градиент увеличения температуры (Uzzell, Darevsky, 1975). Вероятно, наличие множественных клональных линий и существующие механизмы формирования фенотипического разнообразия этих клонов позволили сохраниться партеновидам скальных ящериц после значительных изменений окружающей среды, несмотря на ограничения, налагаемые фиксированной гетерозиготностью и ограниченным эволюционным потенциалом. Все эти факторы в совокупности с фенотипической пластичностью помогают партеногенетическим видам сосуществовать с двуполовыми видами в устойчивых зонах симпатрии.

Как итог можно утверждать, что в концепции ГП в основном учитываются полифилетические клоны, состоящие из нескольких клональных линий, возникших в результате одного и/или множественного актов межвидовой гибридизации с вымиранием

менее толерантных клонов в пространстве и во времени. Это означает, что ГП является лишь частичным объяснением сосуществования долгоживущих изучаемых клональных форм, предполагая, что другие пост-мутационные и экологические механизмы также играют важную роль в обеспечении сосуществования этих ящериц. У клональных линий ящериц формирование фенотипического разнообразия в значительной степени зависит от пост-мутационных событий, экологических условий обитания, возраста и размера ареала клонов (Parker et al., 1989; Dessauer et al., 1989; Moritz et al., 1992; Vergun et al., 2014).

В заключение анализа следует отметить, что гипотезы GPG и FNM хотя и не описывают другие имеющиеся в природе механизмы, влияющие на формирование фенотипического разнообразия, тем не менее, их выполнение для *D. rostrombekowi* означает более поздний срок возникновения этого партеновида по сравнению с другими клональными формами этого рода. Из этого также следует, что выполнение условий ГП, по-видимому, происходит только на начальных стадиях возникновения клональных форм, и нарушение условий ГП на последующих стадиях связано с экологической пластичностью партеновидов и расширением набора пригодных местообитаний, которые являются маргинальными для родительских двуполых видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Партеногенетические виды, в частности *D. rostombekowi*, долгое время сосуществующие с близкими двуполоыми родственниками, являются исключительными и дают возможность выявить ключевые драйверы, которые обеспечивают долгосрочное сохранение однополых форм. Было выявлено, что однополые формы обладают превосходной способностью к колонизации и способны, при достаточном клональном разнообразии, быстро достичь оптимального фенотипического распределения в новых средах, в то время как двуполые виды лучше справляются с усилением биотических взаимодействий в центре ареала (Roughgarden, 1972; Vrijenhoek, Parker, 2009). Превосходство партеногенетических линий в «периферийной» среде обитания может быть в значительной степени обусловлено гетерозисом, а не самим репродуктивным режимом. Однако эти факторы трудно прояснить, так как большинство однополых линий имеют гибридное происхождение (Kearney, 2005). Последние обобщения, проведенные в работах (Darevsky et al., 1985, Kearney, 2009) указывают, что гибридизация, партеногенез и полиплоидия являются средствами быстрого видообразования и диверсификации. Следовательно, партеногенез можно рассматривать как некоторую адаптивную стратегию у рептилий, которая может повлиять на структуру экологических ниш и, возможно, оказать воздействие на родительские двуполые виды. Поэтому в данной работе были рассмотрены вопросы генетической изменчивости в популяциях клонального вида *D. rostombekowi* и выявлены ключевые факторы, определяющие границы распространения данного партеновида и его родительских двуполых видов.

Полученные карты (SDM), могут оказать существенную помощь в поисках новых зон контактов однополых и двуполых видов ящериц, которые являются ключевыми в изучении и развитии теории сетчатой эволюции (Боркин, Даревский, 1980). А создание точных моделей оценки экологических ниш (ENM) позволяют выявить механизмы сосуществования двуполых и однополых форм. Кроме того, полученные результаты важны для понимания механизмов эволюции и динамики экологических ниш, а также изменения ареалов каждого исследуемых видов кавказских скальных ящериц в связи с ускоряющимися темпами антропогенного воздействия и глобальными изменениями климата. Полученные результаты позволяют правильно интерпретировать данные молекулярной генетики и цитогенетики, а также являются ключевыми в применении разработанного подхода построения SDM и ENM для всех скальных ящериц рода *Darevskia*.

ВЫВОДЫ

1. В результате генотипирования 42 особей *D. rostombekowi* на основе микросателлитных локусов Du215, Du281, Du323, Du47G было детектировано 7 клональных линий в исследованных северных и южной популяциях, что говорит о мультиклональной генетической структуре, в отличие от ранее существующей гипотезы моноклональности партеновида. На основе аллель-специфических (SNP) маркеров, подтверждено происхождение *D. rostombekowi* от родительских видов *D. r. raddei* и *D. portschinskii*.

2. В исследованных популяциях *D. rostombekowi* выявлена клональная линия с высокой (57%) частотой встречаемости, по сравнению с остальными клонами (2–7%), что свидетельствует о том, что все установленные минорные клональные линии были образованы в результате микросателлитных мутаций исходного гибридного клона, образовавшегося в результате одного акта гибридизации генетически близких родительских двуполовых видов.

3. Впервые выявлены ведущие абиотические факторы, определяющие границы распространения исследованных видов. Показано, что из восьми установленных важнейших переменных для *D. rostombekowi*, шесть также являются ключевыми и для «отцовского» вида *D. portschinskii*, столько же для «материнского» *D. r. raddei*. Тип растительности важен только для родительских двуполовых видов. Установлено, что индекс разнообразия биотопов, используемых партеновидом, значительно больше, чем у родительских двуполовых видов.

4. Впервые создан комплексный подход для построения моделей пространственного распространения (SDM) и реализованных экологических ниш (ENM) *D. rostombekowi* и родительских двуполовых видов *D. portschinskii*, *D. r. raddei*. Созданы карты потенциальных ареалов видов и дана оценка ширины реализованных ниш, их перекрывания, сходства и сдвигов во всем пространстве предикторных переменных.

5. Показано, что центроиды экологических ниш *D. rostombekowi* по основным предикторам занимают промежуточное или маргинальное положение относительно родительских двуполовых видов, что согласуется с основными условиями выполнения гипотезы географического партеногенеза.

6. Статистически значимые различия экологических условий обитания *D. rostombekowi* в северных (Гош, Папанино, Спитак) и южной (Цовак) популяциях, а также выявленные уникальные генотипы в этих группах популяций отражают адаптацию клонов к разным условиям окружающей среды.

ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

SNP (Single Nucleotide Polymorphism) – однонуклеотидный полиморфизм

RAPD-PCR (Random Amplified Polymorphic DNA PCR) – метод анализа полиморфизма ДНК с использованием случайных праймеров для амплификации ДНК

ПААГ – полиакриламидный гель

SDM (species distribution model) - модель распространения видов

ENM (ecological niches models) – модель экологических ниш

PCA (principal component analysis) – модели, созданные в пространстве главных компонент

GPG (general-purpose genotype) – гипотеза “общего назначения генотипа”

FNV (frozen niche-variation) – гипотеза “замороженной” вариации ниши

MD (Mahalanobis distance) – расстояние Махаланобиса

ГП – географический партеногенез

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Abdala, C. S. The first parthenogenetic Pleurodont Iguanian: a new all-female *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from western Argentina / C. S. Abdala, D. Baldo, R. A. Juárez, et al. // *Copeia*. – 2016. – V. 104. – №. 2. – P. 487-497.
2. Abramjan, A. Comparing developmental stability in unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia* / A. Abramjan, P. Frýdlová, J. Jancůchová-Lásková, P. Suchomelová, E. Landová, et al. // *Evol. De.* – 2019. – V. 21. – №. 4. – P. 175-187.
3. Adams, K. L. Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organ-specific reciprocal silencing / K. L. Adams, R. Cronn, R. Percifield, J. F. Wendel // *PNAS*. – 2003b. – V. 100. – №. 8. – P. 4649-4654.
4. Adams, M. The Australian scincid lizard *Menetia greyii*: a new instance of widespread vertebrate parthenogenesis / M. Adams, R. Foster, M. N. Hutchinson, R. G. Hutchinson, S. C. Donnellan // *Evolution*. – 2003a. – V. 57. – №. 11. – P. 2619-2627.
5. Agasyan, A. *Darevskia rostombekovi* (errata version published in 2017) / A. Agasyan, N. B. Ananjeva // *The IUCN Red List of Threatened Species*. – 2009. – P. e.T164563A114536228. – DOI: 10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T164563A5908109.en.
6. Agasyan, A. *Zootoca vivipara* / A. Agasyan, A. Avci, B. Tuniyev, J. Crnobrnja Isailovic, P. Lymberakis, C. Andrén, D. Cogalniceanu, J. Wilkinson, N. Ananjeva, N. Üzüm, N. Orlov, R. Podloucky, S. Tuniyev, U. Kaya, W. Böhme, H. K. Nettmann, U. Joger, M. Cheylan, V. Pérez-Mellado, B. Borczyk, B. Sterijovski, A. Westerström, B. Schmidt // *The IUCN Red List of Threatened Species*. – 2010. – P. e.T61741A12552141. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-4.RLTS.T61741A12552141.en>.
7. Aghababyan, K. The red book of animals of the Republic of Armenia / K. Aghababyan, V. Ananian, A. Avetisyan, J. Badalyan, A. Danchenko, N. Hakobyan, A. Hambardzumyan, L. Harutyunova, V. Hovhannesian, M. Kalashian, G. Karagyan, Khachatryan M. M., L. Mirumyan, A. Aghasyan, L. Aghasyan, S. Amiryan, F. Danielyan, E. Eghiazaryan, B. Gabrielyan, E. Yavruyan // In: Aghasyan A. L., Kalashyan M. Yu. (eds.). – Ministry of Nature Protection of the Republic of Armenia, Yerevan: Zangak publ. – 2010. – 368 pp.
8. Agrawal, A. F. Evolution of sex: Why do organisms shuffle their genotypes? / A. F. Agrawal // *Curr. Biol.* – 2006. – V. 16. – №. 17. – P. 696-704.
9. Aiello-Lammens, M. E. P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models / M. E. Aiello-Lammens, R. A. Boria, A. Radosavljevic, B. Vilela, R. Anderson // *Ecography*. – 2015. – V. 38. – P. 541-545.
10. Akaike, H. A new look at the statistical model identification / H. Akaike // *IEEE*

Transactions on Automatic Control. – December 1974. – V. 19. – №. 6. – P. 716-723. – DOI: 10.1109/TAC.1974.1100705.

11. Amici, V. Habitat suitability and landscape structure: a maximum entropy approach in a mediterranean area / V. Amici, B. Eggers, F. Geri, C. Battisti // Landscape Research. 2015. – V. 40. – № 2. – P. 208-225. <https://doi.org/10.1080/01426397.2013.774329>.

12. Ananjeva, N. B. Modeling habitat suitability to predict the potential distribution of the Kelung Cat Snake *Boiga kraepelini* Steineger, 1902 / N. B. Ananjeva, E. E. Golynsky, N. L. Orlov (et al.) // Russian Journal of Herpetology. – 2015. – V. 22. – № 3. – P. 197-205. EDN VADIMZ.

13. Ananjeva, N. Distribution Modeling of the Caucasian Rock Agama *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831), (Sauria: Agamidae) Based on an Updated Data Set / N. Ananjeva, E. Golynsky, L. Mazanaeva // Russian Journal of Herpetology. – 2021. – V. 28. – № 3. – P. 170-174. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2021-28-3-170-174>. EDN ZVWZHR.

14. Araújo, M. B. Five (or so) challenges for species distribution modelling / M. B. Araújo, A. Guisan // J. Biogeogr. – 2006. – V. 33. – P. 1677-1688.

15. Arakelyan, M. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh / M. Arakelyan, F. Danielyan, C. Corti, et al. // Society for the Study of Amphibians and Reptiles. – Ohio. – 2011. – 149 pp.

16. Arakelyan, M. Infection of parthenogenetic lizards by blood parasites does not support the “Red Queen hypothesis” but reveals the costs of sex / M. Arakelyan, T. Harutyunyan, S. A. Aghayan, M. A. Carretero // Zoology. – 2019. – V. 136. – P. 125709.

17. Arakelyan, M. Evolution of parthenogenetic reproduction in Caucasian rock lizards: a review / M. Arakelyan, V. Spangenberg, V. Petrosyan, A. Ryskov, O. Kolomiets, E. Galoyan // Current Zoology. – 2022. – V. XX. – P.1-8. DOI: <https://doi.org/10.1093/cz/zoac036>.

18. Araújo, M. B. Uses and misuses of bioclimatic envelope modelling / M. B. Araújo, A. T. Peterson // Ecology. – 2012. – V. 93. – P. 1527–1539. <http://dx.doi.org/10.1890/11-1930.1>

19. Arnold, E. Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera / E. Arnold, O. Arribas, S. Carranza // Zootaxa. – 2007. – V. 1430. – P. 1-86. – DOI: 10.11646/zootaxa.1430.1.1.

20. Austin, M. P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling / M. P. Austin // Ecological Modelling. – 2002. – V. 157. – Iss. 2–3. – P. 101-118. ISSN 0304-3800. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00205-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00205-3).

21. Avise, J. C. Clonality: The Genetics, Ecology, and Evolution of Sexual Abstinence in Vertebrate Animals. – NY: Oxford University Press. – 2008. – 250 pp.

22. Badaeva, T. N. Genetic variation and de novo mutations in the parthenogenetic Caucasian rock lizard *Darevskia unisexualis* / T. N. Badaeva, D. N. Malysheva, Korchagin V. I., et al. // PLoS

One. – 2008. – V. 3. – №. 7. – P. e2730.

23. Bakradze, M.A. New subspecies, *Lacerta portschinskii nigrita* ssp.n., from the Eastern Transcaucasia / M.A. Bakradze // *Vestnik zoologii, Journal of the Schmalhausen Institute of Zoology*. – 1976. – №. 4. – P. 54-57.

24. Barbosa, A. M. fuzzySim: applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology / A. M. Barbosa // *Methods in Ecology and Evolution*. 2015. – V. 6. – P. 853-858.

25. Barley, A. J. Complex patterns of hybridization and introgression across evolutionary timescales in Mexican whiptail lizards (*Aspidoscelis*) / A. J. Barley, A. Nieto-Montes de Oca, T. W. Reeder, N. L. Manríquez-Morán, J. C. Arenas Monroy, et al. // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2019. – V. 132. – P. 284-295.

26. Bashir, T. Hybridization alters spontaneous mutation rates in a parent-of-origin-dependent fashion in *Arabidopsis* / T. Bashir, C. Sailer, F. Gerber, N. Loganathan, H. Bhoopalan, et al. // *Plant Physiol.* – 2014. – V. 165. – №. 1. – P. 424-437.

27. Bast, J. Asexual reproduction reduces transposable element load in experimental yeast populations / J. Bast, K. S. Jaron, D. Schuseil, D. Roze, T. Schwander // *eLife*. – 2019. – V. 8. – P. e48548.

28. Bast, J. Consequences of asexuality in natural populations: insights from stick insects / J. Bast, D. J. Parker, Z. Dumas, K. M. Jalvingh, P. Tran Van, et al. // *Mol. Biol. Evol.* – 2018. – V. 35. – №. 7. – P. 1668-1677.

29. Bast, J. No accumulation of transposable elements in asexual arthropods / J. Bast, I. Schaefer, T. Schwander, M. Maraun, S. Scheu, K. Kraaijeveld // *Mol. Biol. Evol.* – 2016. – V. 33. – №. 3. – P. 697-706.

30. Bay, R. A. Genomic signals of selection predict climate-driven population declines in a migratory bird / R. A. Bay, R. J. Harrigan, V. L. Underwood, H. L. Gibbs, T. B. Smith, K. Ruegg // *Science*. – 2018. – V. 359. – №. 6371. – P. 83-86.

31. Beaton, M. J. Geographical parthenogenesis and polyploidy in *Daphnia pulex* / M. J. Beaton, P. D. Hebert // *American Naturalist*. 1988. – V. 132. – P. 837-845.

32. Becks, L. FThe evolution of sex is favoured during adaptation to new environments / L. Becks, A. Agrawal // *PLOS Biol.* – 2012. – V. 10. – №. 5. – P. e1001317.

33. Beger, M. Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modeling occurrence data for broad-scale conservation and management / M. Beger, H. P. Possingham // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2008. – V. 361. – P. 1–13. <https://doi.org/10.3354/meps07481>.

34. Bell, G. *The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality*. / G. Bell // – London: Croom Helm. – 1982.

35. Bernardes, M. Habitat characterization and potential distribution of *Tylotriton vietnamensis* in northern Vietnam / M. Bernardes, D. Rödder, T. T. Nguyen, C. T. Pham, T. Q. Nguyen, T. Ziegler // *Journal of Natural History*. – 2013. – V. 47. – № 17–18. – P. 1161-1175. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.743611>.
36. Bi, K. Time and time ago: unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) are the oldest unisexual vertebrates / K. Bi, J. C. Bogart // *BMC Evol. Biol.* – 2010. – V. 10. – P. 238.
37. Bi, K. The prevalence of genome replacement in unisexual salamanders of the genus *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) revealed by nuclear gene genealogy / K. Bi, et al. // *BMC Evol. Biol.* – 2008. – V. 8. – P. 158.
38. Bierzychudek, C. Patterns in plant parthenogenesis / C. Bierzychudek // *Experientia*. – 1985. – V. 41. – P. 1255-1264. – DOI: 10.1007/BF01952068.
39. Birky, C. W. Jr. Heterozygosity, heteromorphy, and phylogenetic trees in asexual eukaryotes / C. W. Jr. Birky // *Genetics*. – 1996. – T.144. – №. 1. – P. 427-437.
40. Bischoff, W. Die Eidechsenfauna Georgiens. Teil II. Die Gattung *Darevskia* / W. Bischoff // *Die Eidechse*. – 2003. – V. 14. – №.3. – P. 65-93.
41. Blanckaert, A. In search of the Goldilocks zone for hybrid speciation / A. Blanckaert, C. Bank // *PLOS Genet.* – 2018. – V. 14. – №. 9. – P. e1007613.
42. Bobyln, M. L. Genetic variation among populations of the Caucasian rock lizards of the *Lacerta raddei* complex from Armenia / M. L. Bobyln, I. S. Darevsky, L. A. Kupriyanova, et al. // *Amphibia–Reptilia*. – 1996. – V. 17. – P. 233-246.
43. Bogart, J. C. Sex in unisexual salamanders: discovery of a new sperm donor with ancient affinities / J. C. Bogart, et al. // *Heredity*. – 2009. – V. 103. – P. 483-493.
44. Bogart, J. C. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes/ J. C. Bogart, et al. // *Genome*. – 2007. – V. 50. – P. 119-136.
45. Bolger, D. T. Divergent ecology of sympatric clones of the asexual gecko, *Lepidodactylus lugubris* / D. T. Bolger, T. J. Case // *Oecologia*. – 1994. – V. 100. – №. 4. – P. 397-405.
46. Booth, W. The emerging phylogenetic pattern of parthenogenesis in snakes / W. Booth, G. W. Schuett // *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* – 2016. – V. 118. – №. 2. – P. 172-186.
47. Booth, W. Facultative parthenogenesis discovered in wild vertebrates / W. Booth, C. F. Smith, P. H. Eskridge, S. K. Hoss, J. R. Mendelson, G. W. Schuett // *Biol. Lett.* – 2012. – V. 8. – №. 6. – P. 983-985.
48. Bouchet, P. J. Drifting baited stereo-videography: a novel sampling tool for surveying pelagic wildlife in offshore marine reserves / P. J. Bouchet, J. J. Meeuwig // *Ecosphere*. – 2015. – V. 6. – № 1. – P. 1-29. <https://doi.org/10.1890/ES14-00174.1>.
49. Boyce, M. S. Evaluating resource selection functions / M. S. Boyce, P. R. Vernier, S. E.

Nielsen, F. K. A. Schmiegelow // *Ecological Modelling*. – 2002. – V. 157. – P. 281-300.

50. Braak, C. J. F. A theory of gradient analysis / C. J. F. Braak, I. C. Prentice // *Advances in Ecological Research*. – 1988. – V. 34. – P. 235-282.

51. Brambilla, M. Modelling distribution and potential overlap between Boreal Owl *Aegolius funereus* and Black Woodpecker *Dryocopus martius*: implications for management and monitoring plans / M. Brambilla, E. Bassi, V. Bergero, F. Casale, M. Chemollo, R. Falco, V. Longoni, F. Saporetti, E. Viganò, S. Vitulano // *Bird Conservation International*. – 2013. – V. 23. – № 4. – P. 502-511. <https://doi.org/10.1017/S0959270913000117>.

52. Brandt, A. Effective purifying selection in ancient asexual oribatid mites / A. Brandt, I. Schaefer, J. Glanz, T. Schwander, M. Maraun, et al. // *Nat. Commun.* – 2017. – V. 8. – № 1. – P. 873.

53. Brockhurst, M. A. Running with the Red Queen: the role of biotic conflicts in evolution / M. A. Brockhurst, T. Chapman, K. C. King, J. E. Mank, S. Paterson, G. D. D. Hurst // *Proc. R. Soc. B.* – 2014. – V. 281. – P. 20141382. – DOI: 10.1098/rspb.2014.1382.

54. Broennimann O. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data / O. Broennimann, M. C. Fitzpatrick, P. B. Pearman, B. Petitpierre, L. Pellissier, N. G. Yoccoz, W. Thuiller, M. J. Fortin, C. Randin, N. E. Zimmermann, C. H. Graham, A. Guisan // *Global Ecology and Biogeography*. – 2012. – V. 21. – P. 481-497.

55. Brunes, T. O. Not always young: the first vertebrate ancient origin of true parthenogenesis found in an Amazon leaf litter lizard with evidence of mitochondrial haplotypes surfing on the wave of a range expansion / T. O. Brunes, A. J. da Silva, S. Marques-Souza, M. T. Rodrigues, K. C. M. Pellegrino // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2019. – V. 135. – P. 105-122.

56. Bullini, L. Origin and evolution of animal hybrid species / L. Bullini // *Trends in Ecology & Evolution*. – 1994. – V. 9. – № 11. – P. 422-426. – DOI: 10.1016/0169-5347(94)90124-4.

57. Callen, S. T. Signatures of niche conservatism and niche shift in the North American kudzu (*Pueraria montana*) invasion / S. T. Callen, A. J. Miller // *Diversity Distrib.* – 2015. – V. 21. – P. 853–863. <https://doi.org/10.1111/ddi.12341>.

58. Caprio, E. Assessing habitat/landscape predictors of bird diversity in managed deciduous forests: a seasonal and guild-based approach / E. Caprio, I. Ellena, A. Rolando // *Biodivers. Conserv.* – 2009. – V. 18. – P. 1287–1303. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9478-1>.

59. Carvalho, A. F. Predicting priority areas for conservation from historical climate modelling: stingless bees from Atlantic Forest hotspot as a case study / A. F. Carvalho, M. A. D. Lama. *Journal of Insect Conservation*. – 2015. – V. 19. – № 3. – P. 581-587. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9780-7>.

60. Castonguay E. The key role of epigenetics in the persistence of asexual lineages / E.

Castonguay, B. Angers // *Genet. Res. Int.* – 2012. – P. 534289.

61. Ceccarelli, S. Global climate change effects on Venezuela's vulnerability to chagas disease is linked to the geographic distribution of five triatomine species / S. Ceccarelli, J. E. Rabinovich // *Journal of Medical Entomology.* – 2015. – V. 52. – № 6. – P. 1333-1343. <https://doi.org/10.1093/jme/tjv119>.

62. Chapman, D. D. Parthenogenesis in a large-bodied requiem shark, the blacktip *Carcharhinus limbatus* / D. D. Chapman, et al. // *J. Fish Biol.* – 2008. – V. 73. – P. 1473-1477.

63. Chapman, D. D. Virgin birth in a hammerhead shark / D. D. Chapman, et al. // *Biol. Lett.* – 2007. – V. 3. – P. 425-427.

64. Charlesworth, B. Mutation-selection balance and the evolutionary advantage of sex and recombination / B. Charlesworth // *Genet. Res.* – 1990. – T. 55. – № 3. – P. 199-221.

65. Chefaoui, R. M. Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance / R. M. Chefaoui, J. M. Lobo // *Ecol. Model.* – 2008. – V. 210. – P. 478–486.

66. Chen, J.-M. Gene conversion: mechanisms, evolution and human disease / J.-M. Chen, D. N. Cooper, N. Chuzhanova, C. Férec, G. C. Patrinos // *NaT. Re- T. GeneT.* – 2007. – T. 8. – № 10. – P. 762-775.

67. Cimino, M. C. Meiosis in triploid all-female fish (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*) / M. C. Cimino // *Science.* 1972. – V. 175. – № 4029. – P. 1484-1486.

68. Clement, M. TCS: a computer program to estimate gene genealogies / M. Clement, D. Posada, K. A. Crandall // *Molecular ecology.* – 2000. – V. 9. – № 10. – P. 1657-1659.

69. Clements, G. Predicting the distribution of the Asian Tapir (*Tapirus indicus*) in Peninsular Malaysia using maximum entropy modelling / G. R. Clements, D. M. Rayan, S. A. Aziz, K. Kawanishi, C. Traeholt, D. Magintan, M. F. A. Yazı, R. Tingley // *Integrative zoology.* – 2012. – V. 7. – P. 400–406. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00314.x>.

70. Cole, C. J. Hybrid origin of a unisexual species of whiptail lizard, *Cnemidophorus neomexicanus*, in Western North America: new evidence and a review / C. J. Cole, H. C. Dessauer, G. F. Barrowclough // *American Museum novitates.* – New York. – 1988. – V. 2905. – P. 1-38.

71. Cole, C. J. Parthenogenetic lizards as vertebrate systems / C. J. Cole, C. R. Townsend // *Journal of Experimental Zoology Supplement.* – 1990. – V. 4. – P. 174-176.

72. Compton, B. W. Habitat Selection by Wood Turtles (*Clemmys insculpta*): An Application of Paired Logistic Regression / B. W. Compton, J. M. Rhymer, M. Mccollough // *Ecology.* – 2002. – V. 83. – № 3. – P. 833-843. <https://doi.org/10.2307/3071885>.

73. Ćorović, J. Distribution of the meadow lizard in Europe and its realized ecological niche model / J. Ćorović, M. Popović, D. Cogălniceanu, M. A. Carretero, J. Crnobrnja-Isailović // *Journal of Natural History.* – 2018. – V. 52. – № 29-30. – P. 1909-1925.

74. Costa, G. C. Biogeography of the Amazon molly: ecological niche and range limits of an asexual hybrid species / G. C. Costa, I. Schlupp // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2010. – V. 19. – P. 442-451.
75. Coyne, J. A. *Speciation*. Sunderland. / J. A. Coyne, H. A. Orr // – MA: Sinauer Associates. – 2004.
76. Crafton, R. E. Modeling invasion risk for coastal marine species utilizing environmental and transport vector data / R. E. Crafton // *Hydrobiologia.* – 2015. – V. 746. – № 1. – P. 349-362. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2027-x>.
77. Crandall, K. A. Intraspecific cladogram estimation: problems and solutions / K. A. Crandall, A. R. Templeton, C. F. Sing // *Models in phylogeny reconstruction.* – 1994. – V. 273. – P. 297.
78. Cuellar, O. On the Origin of Parthenogenesis in Vertebrates: The Cytogenetic Factors / O. Cuellar // *The American Naturalist.* – 1974. – V. 108. – №. 963.
79. Cuellar, O. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* / O. Cuellar, J. Morphol. // – 1971. – V. 133. – №. 2. – P. 139-165.
80. Cullum, A. J. Comparisons of physiological performance in sexual and asexual whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*): implications for the role of heterozygosity / A. J. Cullum // *Am. Nat.* – 1997. – V. 150. – №. 1. – P. 24-47.
81. Daly, M. The cost of mating / M. Daly // *Am. Nat.* – 1978. – V. 112. – №. 986. – P. 771-774.
82. Danielyan, F. Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia / M. Arakelyan, I. Stepanyan // *Amphibia-Reptilia.* – 2008. – V. 29. – P. 487-504.
83. Darevsky, I. S. Systematics and ecology of rock lizards (*Lacerta saxicola* Eversmann) in Armenia / I. S. Darevsky // *Zool. sb. AN Armenia SSR.* – 1957. – V. 10. – P. 27-57 (in Russian).
84. Darevsky, I. S. Two new all-female lizard species of the genus *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Thailand and Vietnam / I. S. Darevsky, L. A. Kupriyanova // *Herpetozoa.* – 1993. – V. 6. – P. 3-20.
85. Darevsky, I. S. Uzzel T. Parthenogenesis in Reptiles / I. S. Darevsky, L. A. Kupriyanova // *Biology of the Reptilia.* – 1985. – V. 15. – P. 412-526.
86. Dawley, R. M. *Evolution and ecology of unisexual vertebrates.* – NY / R. M. Dawley, Bogart J. C. // *New York State Museum ShoC.* – 1989. – №. 466. – 302 pp.
87. de Pous, P. Elusive but widespread? The potential distribution and genetic variation of *Hyalosaurus koellikeri* (Günther, 1873) in the Maghreb / P. de Pous, E. Mora, M. Metallinou, D. Escoriza, M. Comas, D. Donaire, J. M. Pleguezuelos, S. Carranza // *Amphib-Reptil.* – 2011. – №. 32. – P. 385-397.

88. Decaestecker, E. Cyclical parthenogenesis in *Daphnia*: sexual versus asexual reproduction / E. Decaestecker, L. De Meester, J. Mergeay // – In book: Schön I., et al. *Lost Sex*. – Dordrecht: Springer. – 2009. – P. 295-316.
89. Desai, M. M. The speed of evolution and maintenance of variation in asexual populations / M. M. Desai, D. S. Fisher, A. W. Murray // *Curr. Biol.* – 2007. – V. 17. – №. 5. – P. 385-394.
90. Di Cola, V. Ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions / V. Di Cola, O. Broennimann, B. Petitpierre, F. T. Breiner, M. D’Amen, C. Randin, R. Engler, J. Pottier, D. Pio, A. Dubuis, R. G. Pellissier, R. G. Mateo, W. Hordijk, N. Salamin, A. Guisan // *Ecography*. – 2017. – V. 40. – P. 774-787.
91. Dobzhansky, T. H. Studies on hybrid sterility. II. Localization of sterility factors in *Drosophila pseudoobscura* hybrids / T. H. Dobzhansky // *Genetics*. – 1936. – V. 21. – №. 2. – P. 113.
92. Doronin, I. V. Distribution data of rock lizards from the *Darevskia (praticola)* complex (Sauria: Lacertidae) / I. V Doronin. // *Modern herpetology, Current Studies in Herpetology*. – 2015. – V. 15. – №. 1/2. – P. 3-38 (in Russian).
93. Downs, F. L. Unisexual *Ambystoma* from the Bass Islands of Lake Erie / F. L. Downs // *Occasional Papers, Museum of Zoology University of Michigan*. – 1978. – V. 685. – P. 1-36.
94. Dubach, J. et al. Parthenogenesis in the Arafuran filesnake (*Acrochordus arafurae*) / J. Dubach // *Herpetol. Nat. Hist.* – 1997. – V. 5. – P. 11-18.
95. Ebdon, D. *Statistics in Geography* / D. Ebdon // – Second edition. – Basil Blackwell Ltd, Oxford, U.K. – 1985. – 229 C.
96. Edgar, B. A. Orr-Weaver T. L. Endoreplication cell cycles: more for less / B. A. Edgar // *Cell*. – 2001. – V. 105. – P. 297-306.
97. Einar, H. The outer border and central border for species–environmental relationships estimated by non-parametric generalised additive models / H. Einar // *Ecological Modelling*. – 2002. – V. 157. – Iss. 2–3. – P. 131–139. ISSN 0304-3800. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00191-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00191-6).
98. Elith, J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists / J. Elith, S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudik, Y. E. Chee, C. J. Yates // *Diversity and Distributions*. – 2011. – V. 17. – P. 43-57.
99. Elith, J. Novel methods improve prediction of species’ distributions from occurrence data / J. Elith, C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. C. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz, N. E. Zimmermann // *Ecography*. – 2006. – V. 29. – P. 129-151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>.

100. Elith, J. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time / J. Elith, J. R. Leathwick // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2009. – V. 40. – P. 677-697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>.

101. Elith, J. The art of modelling range-shifting species / J. Elith, M. Kearney, S. Phillips // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2010. – V. 1. – P. 330-342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>.

102. Ellwanger, G. *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) / G. Ellwanger, B. Petersen, G. Ellwanger, R. Bless, P. Boye, E. Schroöder, A. Ssymank (eds.) // *The European conservation network Natura 2000 – ecology and distribution of species listed in the habitat directive in Germany: vertebrates*. – V. 2. – BfN, Bonn Bad-Godesberg, 2004. – P. 90-97.

103. ESRI (Environmental Systems Research Institute): *Arc GIS Desktop 10.6.1*. – ESRI, Redlands, California. – 2017.

104. Feldheim, K. A. et al. Shark virgin birth produces multiple, viable offspring / K. A. Feldheim // *J. Hered.* – 2010. – V. 101. – P. 374-377.

105. Feltz, C. J. An asymptotic test for the equality of coefficients of variation from k population / C. J. Feltz, G. E. Miller // *Statistics in Medicine*. – 1996. – V. 15. – P. 647-658.

106. Fernández, I. C. A spatial multicriteria decision analysis for selecting priority sites for plant species restoration: a case study from the Chilean biodiversity hotspot / I. C. Fernández, N. S. Morales // *Restoration Ecology*. – 2016. – V. 24. – № 5. – P. 599-608. <https://doi.org/10.1111/rec.12354>.

107. Ferrier, S. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity: the north-east New South Wales experience. I. Species-level modelling / S. Ferrier, G. Watson, J. Pearce, M. Drielsma // *Biodivers. Conserv.* – 2004. – V. 11. – P. 2275-2307.

108. Flot, J. F. et al. Genomic evidence for ameiotic evolution in the bdelloid rotifer *Adineta vaga* / J. F. Flot, B. Hespels, X. Li, B. Noel, I. Arkhipova // *Nature*. – 2013. – V. 500. – № 7463. – P. 453-457.

109. Franklin, J. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction* / J. Franklin. – Cambridge: Cambridge University Press, 2009. – 320 p.

110. Franklin, J. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction* / J. Franklin // – Cambridge: Cambridge University Press, 2010. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511810602>.

111. Franklin, J. Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges/ J. Franklin // *Diversity and Distributions, (Diversity Distrib.)*. – 2013. – V. 19. – P. 1217–1223.

112. Freitas, S. Parthenogenesis through the Ice Ages: a biogeographic analysis of Caucasian rock lizards (genus *Darevskia*) / S. Freitas, S. Rocha, J. Campos, F. Ahmadzadeh, C. Corti, N.

Sillero, Ç. Ilgaz, Y. Kumlutaş, M. Arakelyan, D. J. Harris, M. A. Carretero // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2016. – V. 102. – P. 117-127.

113. Frescino, T. Modeling Spatially Explicit Forest Structural Attributes Using Generalized Additive Models / T. Frescino, T. Edwards, G. Moisen // *Journal of Vegetation Science*. – 2001. – V. 12. – P. 15-26. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2001.tb02613.x>.

114. Fu, J. D. Divergence of the cytochrome b gene in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: Evidence for recent multiple origins / J. Fu, R. D. MacCulloch, R. W. Murphy, I. S. Darevsky // *Copeia*. – 2000b. – V. 2. – P. 432-440.

115. Fu, J. Allozyme variation patterns and multiple hybridization origins: clonal variation among four sibling parthenogenetic Caucasian rock lizards / J. Fu, R. D. MacCulloch, R. W. Murphy // *Genetica*. – 2000a. – V. 108. – №. 2. – P. 107-112.

116. Fu, J. The parthenogenetic rock lizard *Lacerta unisexualis*: An example of limited genetic polymorphism / J. Fu, R. D. MacCulloch, R. W. Murphy // *Journal of Molecular Evolution*. – 1998. – V. 46. – №. 1. – P. 127-130.

117. Fu, J. Divergence of the Cytochrome b Gene in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: Evidence for recent multiple origins / J. Fu, R. W. Murphy, I. S. Darevsky // *Copeia*. – 2002. – V. 2. – P. 432-440.

118. Fu, J. Limited genetic variation in *Lacerta mixta* and its parthenogenetic daughter species: evidence from cytochrome b and AT Phase 6 gene DNA sequences / J. Fu, R. W. Murphy, I. S. Darevsky // *Genetica*. – 1999. – V. 105. – №. 3. – P. 227-231.

119. Fujita, M. K. Origin and Evolution of Parthenogenetic Genomes in Lizards: Current State and Future Directions / M. K. Fujita, C Moritz // *Cytogenet. Genome. Res.* – 2009. – V. 127. – P. 261-272. – DOI: 10.1159/000295177.

120. Fujita, M. K. Evolutionary Dynamics and Consequences of Parthenogenesis in Vertebrates / M. K. Fujita, S. Singhal, T. Brunes, J. A. Maldonado // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2020. – V. 51. – P. 191-214. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011720-114900>.

121. Gabelaia, M. Phylogeography and morphological variation in a narrowly distributed Caucasian rock lizard, *Darevskia mixta* / M. Gabelaia, D. Tarkhishvili, M. Murtskhvaladze // *Amphibia-Reptilia*. – 2015. – V. 36. – P. 45-54.

122. Gao, Z. Overlooked roles of DNA damage and maternal age in generating human germline mutations / Z. Gao, P. Moorjani, T. A. Sasani, B. S. Pedersen, A. R. Quinlan // *PNAS*. – 2019. – V. 116. – №. 19. – P. 9491-9500.

123. Gavin, D. G. Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography / D. G. Gavin, M. C. Fitzpatrick, P. F. Gugger, K. D. Heath, F.

Rodríguez-Sánchez, S. Z. Dobrowski, A. Hampe, F. S. Hu, M. B. Ashcroft, P. J. Bartlein, J. L. Blois, B. C. Carstens, E. B. Davis, G. de Lafontaine, M. E. Edwards, M. Fernandez, P. D. Henne, E. M. Herring, Z. A. Holden, W.-S. Kong, J. Liu, D. Magri, N. J. Matzke, M. S. McGlone, F. Saltré, A. L. Stigall, Y.-H. E. Tsai, J. W. Williams // *New Phytol.* –2014. –V. 204.– P. 37-54. <https://doi.org/10.1111/nph.12929>.

124. Gelviz-Gelvez, S. M. Ecological niche modeling under climate change to select shrubs for ecological restoration in Central Mexico / S. M. Gelviz-Gelvez, N. P. Pavón, P. Illoldi-Rangel, C. Ballesteros-Barrera // *Ecological Engineering.* – 2015. – V. 74. – P. 302-309. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.09.082>.

125. Germano, D. J. Molecular evidence for parthenogenesis in the Sierra garter snake, *Thamnophis couchi* (Colubridae) / D. J. Germano, P. T. Smith // *Southwestern Nat.*– 2010. – V.55. – P. 280-282.

126. Girnyk, A. E. Multiple interspecific hybridization and microsatellite mutations provide clonal diversity in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* / A. E. Girnyk, A. A. Vergun, S. K. Semyenova, A. S. Guliaev, M. S. Arakelyan, F. D. Danielyan, I. A. Martirosyan, R. W. Murphy, A. P. Ryskov // *BMC Genomics.* – 2018. – V. 19. – №. 979.

127. Glesener, R. R. Sexuality and the components of environmental uncertainty: clues from geographic parthenogenesis in terrestrial animals / R. R. Glesener, D. Tilman // *American Naturalist.* – 1978. – V. 112. – P. 659-673.

128. Goudet J. FSTAT (Version 1.2): A Computer Program to Calculate F-Statistics / J. Goudet // *Journal of Heredity.* – November 1995. – V. 86. – №. 6. – P. 485-486. – DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a111627.

129. Gray, M. M. Niche breadth in clonal and sexual fish (*Poeciliopsis*): A test of the frozen niche variation model / M. M. Gray, S. C. Weeks // *Can. J. Fish. AquaT. Sci.* – 2001. – V. 58. – P. 1313-1318.

130. Grechko, T. T. Molecular genetic diversification of the lizard complex *Darevskia raddei* (Sauria: Lacertidae): early stages of speciation / T. T. Grechko, A. A. Bannikova, S. A. Kosushkin // *Molecular Biology.* – 2007. – V. 41. – №. 5. – P. 764-775.

131. Grechko, T. T. Restriction endonuclease analysis of highly repetitive DNA as a phylogenetic tool / T. T. Grechko, L.T. Fedorova, A. N Fedorov // *Journal of molecular evolution.* – 1997. – V. 45. – №. 3. – P. 332-336.

132. Greenwald, K. R. Niche partitioning among sexual and unisexual *Ambystoma* salamanders / K. R. Greenwald, D. Robert, R. D. Denton, L. H. Gibbs // *Ecosphere.* – 2016. – V. 7. – №. 11. – P. e01579. – DOI: 10.1002/ecs2.1579.

133. Grismer, J. L. Multiple origins of parthenogenesis, and a revised species phylogeny for

the Southeast Asian butterfly lizards, *Leiolepis* / J. L. Grismer, A. M. Bauer, L. L. Grismer, K. Thirakhupt, A. Aowphol // *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* – 2014. – V. 113. – №. 4. – P. 1080-1093.

134. Grismer, J.L. 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 / J.L. Grismer, L.L. Grismer // *Zootaxa.* – 2010 – №. 2433 – P. 47-61

135. Groot, T.T. Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus* / T.T. Groot, E. Bruins, J. A. J. Breeuwer // *Heredity.* – 2003. – V. 90. – №. 2. – P. 130-135.

136. Guisan, A. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene / A. Guisan, T. C. Edwards, T. Hastie // *Ecological Modelling.* – 2002. – V. 157. – Iss. 2–3. – P. 89–100. ISSN 0304-3800. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00204-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00204-1).

137. Guisan, A. Habitat suitability and distribution models: With applications in R / A. Guisan, W. Thuiller, N. Zimmermann // – Cambridge: University Press, 2017. – 467 p.

138. Guisan, A. Habitat Suitability and Distribution Models:With Applications in R / A. Guisan, W. Thuiller, N. E. Zimmermann// – Cambridge: Cambridge University Press, 2017. – 478 p.

139. Guisan, A. Making better biogeographical predictions of species' distributions / A. Guisan, A. Lehmann, S. Ferrier, M. Austin, J. M. C. C. Overton, R. Aspinall // *J. Appl. Ecol.* – 2006. – V. 43. – P. 386-392. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01164.x>.

140. Guisan, A. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models / A. Guisan, W. Thuiller // *Ecol. Lett.* – 2005. – V. 8. – P. 993–1009.

141. Guisan, A. Predictive habitat distribution models in ecology / A. Guisan, N. E. Zimmermann // *Ecol. Model.* – 2000. – V. 135. – P. 147–186.

142. Guisan, A. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size / A. Guisan, C. H. Graham, J. Elith, F. Huettmann, The NCEAS Species Distribution Modelling Group // *Divers. Distrib.* – 2007. – V. 13. – P. 332–340.

143. Gutekunst, J. Clonal genome evolution and rapid invasive spread of the marbled crayfish / J. Gutekunst, R. Andriantsoa, C. Falckenhayn, K. Hanna, W. Stein, // *NaT. Ecol. Evol.* – 2018. – V. 2. – №. 3. – P. 567-573.

144. Haig, D. Genomic Imprinting and Kinship / D. Haig // – New Brunswick, NJ: Rutgers University Press. – 2002.

145. Hair, JF. Jr. Multivariate Data Analysis / JF. Jr. Hair, R. E. Anderson, R. L. Tatham, W. C. Black // – 3rd ed. – New York: Macmillan. – 1995.

146. Halvorsen, R. A gradient analytic perspective on distribution modelling / R. Halvorsen // *Sommerfeltia.* – 2012. – V. 35. – P. 1-165. <https://doi.org/10.2478/v10208-011-0015-3>.

147. Hanley, K. A. Lower mite infestations in an asexual gecko compared with its sexual ancestors / K. A. Hanley, R. N. Fisher, T. J. Case // *Evolution*. – 1995. – V. 49. – №. 3. – P. 418-426.
148. Harrington, Jr. R. W. Oviparous hermaphroditic fish with internal self-fertilization / Jr. R. W. Harrington // *Science*. – 1961. – V. 134. – P. 1749-1750.
149. Harrison, P. W. Sexual selection drives evolution and rapid turnover of male gene expression / P. W. Harrison, A. E. Wright, F. Zimmer, R. Dean, S. H. Montgomery // *PNAS*. – 2015. – V. 112. – №. 14. – P. 4393-4398.
150. Hegarty, M. J. Transcriptome shock after interspecific hybridization in *Senecio* is ameliorated by genome duplication / M. J. Hegarty, G. L. Barker, I. D. Wilson, R. J. Abbott, K. J. Edwards, S. J. Hiscock // *Curr. Biol.* – 2006. – V. 16. – №. 16. – P. 1652-1659.
151. Henry, L. Deleterious mutation accumulation in asexual *Timema* stick insects / L. Henry, T. Schwander, B. J. Crespi // *Mol. Biol. Evol.* – 2012. – V. 29. – №. 1. – P. 401-408.
152. Hernandez, P. A. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods / P. A. Hernandez, C. H. Graham, L. L. Master, D. L. Albert // *Ecography*. – 2006. – V. 29. – P. 773-785. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>.
153. Hijmans, R. J. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas / R. J. Hijmans, S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, A. Jarvis // *International Journal of Climatology*. – 2005. – V. 25. – P. 1965-1978.
154. Hijmans, R. J. Dismo package for R, 2017 / R. J. Hijmans, S. Phillips, J. Leathwick, J. Elith // (Электронный ресурс). URL: <https://cran.r-project.org/package=dismo>
155. Hill W. G., Robertson A. The effect of linkage on limits to artificial selection / W. G. Hill, A. Robertson // *Genet. Res.* – 1966. – V. 8. – №. 3. – P. 269-294.
156. Hillis, D. M. Evidence for biased gene conversion in concerted evolution of ribosomal DNA / D. M. Hillis, C. Moritz, C. A. Porter, R. J. Baker // *Science*. – 1991. – V. 251. – №. 4991. – P. 308-310.
157. Hirst, C. N. Reconstructing community relationships: the impact of sampling error, ordination approach, and gradient length / C. N. Hirst, D. A. Jackson // *Diversity and Distributions*. – 2007. – V. 13. – P. 361–371. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00307.x>.
158. Hirzel, A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences / A. Hirzel, H. Lay, G. Le, V. Helfer, C. Randin, A. Guisan // *Ecological Modelling*. – 2006. – V. 199. – №. 2. – P. 142-152.
159. Hirzel, A. H. Assessing habitat-suitability models with a virtual species / A. H. Hirzel (et al.) // *Ecol. Model.* – 2001. – V. 145. – P. 111-121.

160. Hirzel, A. H. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling? / A. H. Hirzel, A. Guisan // *Ecol. Modell.* – 2002. – V. 157. – P. 331-341.
161. Hof, A. R. The usefulness of elevation as a predictor variable in species distribution modelling / A. R. Hof (et al.) // *Ecol. Model.* – 2012. – V. 246. – P. 86-90.
162. Hollister, J. D. Recurrent loss of sex is associated with accumulation of deleterious mutations in *Oenothera* / J. D. Hollister, S. Greiner, W. Wang, J. Wang, Y. Zhang (et al.) // *Mol. Biol. Evol.* – 2015. – V. 32. – №. 4. – P. 896-905.
163. Hörandl, E. The complex causality of geographical parthenogenesis / E. Hörandl // *New Phytologist.* – 2006. – V. 171. – P. 525-538.
164. Hosmer, D. W. Applied logistic regression. 2nd Edition / D. W. Hosmer, S. Lemeshow // New York: John Wiley & Sons, Inc., 2000. – 392 p. <https://doi.org/10.1002/0471722146>.
165. Hubbs, C. L. Hybridization between fish species in nature / C. L. Hubbs // *Syst. Zool.* – 1955. – V. 4. – P. 1-20.
166. Huettmann, E. Large-scale effects on the spatial distribution of seabird in the Northwest Atlantic / E. Huettmann, A. W. Diamond // *Landscape Ecol.* – 2006. – V. 21. – P. 1089-1108. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-7246-8>.
167. Hurst, L. D. Fundamental concepts in genetics: genetics and the understanding of selection / L. D. Hurst // *Nat. Rev. Genet.* – 2009. – V. 10. – №. 2. – P. 83-93.
168. Hutcheson, K. A test for comparing diversities based on the Shannon formula / K. A. Hutcheson // *J. Theor. Biol.* – October 1970. – V. 29. – №. 1. – P. 151-154. – DOI: 10.1016/0022-5193(70)90124-4.
169. Hutchinson, G. E. Concluding remarks / G. E. Hutchinson // *Cold Spring Harb. Symp. Quant Biol.* – 1957. – V. 22. – P. 415-427.
170. Irwin, D. M. Evolution of the cytochrome b gene of mammals / D. M. Irwin, T. D. Kocher, A. C. Wilson // *J. Mol. Evol.* – 1991. – V. 32. – P. 128-144. – PMID: 1901092.
171. Itono, M. Premeiotic endomitosis produces diploid eggs in the natural clone loach, *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) / M. Itono // *J. Exp. Zool. A Comp. Exp. Biol.* – 2006. – V. 305. – P. 513-523.
172. Jaberg, C. Modelling the distribution of bats in relation to landscape structure in a temperate mountain environment / C. Jaberg, A. Guisan // *Journal of Applied Ecology.* – 2001. – V. 38. – P. 1169-1181. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8901.2001.00668.x>.
173. Jackson, D. A. Biogeographic associations in fish assemblages: local versus regional processes / D. A. Jackson, H. H. Harvey // *Ecology.* – 1989. – V. 70. – P. 1472-1484.
174. Jackson, D. A. Compositional data in community ecology: the paradigm or peril of proportions? / D. A. Jackson // *Ecology.* – 1997. – V. 78. – P. 929-940.

175. Jeffery, K. J. Do infectious diseases drive MHC diversity? / K. J. Jeffery, C. R. Bangham // *Microbes Infect.* – 2000. – V. 2. – №. 11. – P. 1335-1341.
176. Johnson, S. G. Clonal diversity and polyphyletic origins of hybrid and spontaneous parthenogenetic *Campeloma* (Gastropoda: Viviparidae) from the south-eastern United States / S. G. Johnson, W. R. Leefe // *Journal of Evolutionary Biology.* – 1999. – V. 12. – P. 1056-1068. – DOI: 10.1046/j.1420-9101.1999.00099.x.
177. Johnson, P. T. J. Parasite (*Ribeiroia ondatrae*) infection linked to amphibian malformations in the western United States / P. T. J. Johnson, K. B. Lunde, E. M. Thurman (et al.) // *Ecol. Monogr.* – 2002. – V. 72. – P. 151-168.
178. Jongman, R. H. G. Data analysis in community and landscape ecology / R. H. G. Jongman, C. J. F. ter Braak, O. F. R. Van Tongeren // – Cambridge: Cambridge University Press, 1995. – 324 p.
179. Jorcin, P. Modelling the distribution of the Ocellated Lizard in France: implications for conservation / P. Jorcin, L. Barthe, M. Berroneau, F. Dore, P. Geniez, P. Grillet, B. Kabouche, A. Movia, B. Naimi, G. Pottier, J.-M. Thirion, M. Cheylan // *Amphibian & reptile conservation.* – 2019. – V. 13. – № 2. – P. 276-298.
180. Kaliontzopoulou, A. Modelling the partially unknown distribution of wall lizards *Podarcis* in North Africa: ecological affinities, potential areas of occurrence and methodological constraint / A. Kaliontzopoulou, J. Brito, M. A. Carretero, S. Larbes, D. J. Harris // *Canadian Journal of Zoology.* – 2008. – V. 86. – P. 992-1101.
181. Kamvar, Z. N. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction / Z. N. Kamvar, J. F. Tabima, N. J. Grünwald // *PeerJ.* – 2014. – V. 2. – P. e281. – DOI: 10.7717/peerj.281.
182. Kearney, M. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis / M Kearney // *Trends Ecol. Evol.* – 2005. – V. 20. – №. 9. – P. 495-502.
183. Kearney, M. Lost sex in the reptiles: constraints and correlations/ M. Kearney, M. K. Fujita, J. Ridenour // – In book: Schön I., Martens K., Van Dijk P. (eds.). *Lost sex.* – Dordrecht: Springer. – 2009. – P. 447-474.
184. Kearney, M. Geographic parthenogenesis in the Australian arid zone: I. A climatic analysis of the *Heteronotia binoei* complex (Gekkonidae) / M. Kearney, A. Moussalli, J. Strasburg, D. Lindenmayer, C. Moritz // *Evol. Ecol. Res.* – 2003. – V. 5. – №. 7. – P. 953-976.
185. Kearney, M. Developmental success, stability, and plasticity in closely related parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia*, Gekkonidae) / M. Kearney, R Shine // *Evolution.* – 2004. – V. 58. – №. 7. – P. 1560-1572.

186. Keating, K. Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies / K. Keating, S. Cherry // *J. Wildl. Manage.* – 2004. – V. 68. – P. 774-789.
187. Kéry, M. Trend estimation in populations with imperfect detection / M. Kéry, R. M. Dorazio, L. Soldaat, A. Van Strien, A. Zuiderwijk, J. A. Royle // *Journal of Applied Ecology.* – 2009. – V. 46. – P. 1163-1172. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01724.x>.
188. Kidwell, M. G. Transposable elements and host genome evolution / M. G. Kidwell, D. R. Lisch // *Trends Ecol. Evol.* – 2000. – V. 15. – №. 3. – P. 95-99.
189. Kondrashov, A. S. Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction / A. S. Kondrashov // *Nature.* – 1988. – V. 336. – №. 6198. – P. 435-440. – DOI: 10.1038/336435a0.
190. Kong, A. Rate of de novo mutations and the importance of father's age to disease risk / A. Kong, M. L. Frigge, G. Masson, S. Besenbacher, P. Sulem (et al.) // *Nature.* – 2012. – V. 488. – №. 7412. – P. 471-475.
191. Kono, T. Birth of parthenogenetic mice that can develop to adulthood / T. Kono, Y. Obata, Q. Wu, K. Niwa, Y. Ono (et al.) // *Nature.* – 2004. – V. 428. – №. 6985. – P. 860-864.
192. Korchagin, T. I. Molecular characterization of allelic variants of (GATA)_n microsatellite loci in parthenogenetic lizards *Darevskia unisexualis* (Lacertidae) / T. I. Korchagin, T. N. Badaeva, O. N. Tokarskaya (et al.) // *Gene.* – 2007. – V. 392. – №. 1-2. – P. 126-133.
193. Kumar, S. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets / S. Kumar, G. Stecher, K. Tamura // *Molecular biology and evolution.* – 2016. – V. 33. – №. 7. – P. 1870-1874.
194. Kupriyanova, L. A. Genetic diversity of hybrid unisexual species and forms of genus *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia): its possible cytogenetic mechanisms, meiosis of cytogenetics in natural polyploidy forms / L. A. Kupriyanova // *Cytologia.* – 1999. – V. 21. – P. 1038-1046.
195. Kupriyanova, L. Cytogenetic evidence on genome interaction in hybrid *Lacerta* / L. Kupriyanova // *Bulletin of the New York State Museum.* – Albany. – 1989. – P. 236-239.
196. Lampert, K. C. Facultative parthenogenesis in vertebrates: reproductive error or chance? / K. C. Lampert // *Sex. De.* – 2008. – V. 2. – P. 290-301.
197. Laskowski, K.L. Naturally clonal vertebrates are an untapped resource in ecology and evolution research / K.L. Laskowski, C. Doran, D. Bierbach et al. // *Nat Ecol Evol.* . – 2019. – V.3, P. – 161-169. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0775-0>.
198. Laughlin, T. F. Clonal stability and mutation in the self-fertilizing hermaphroditic fish, *Rivulus marmoratus* / T. F. Laughlin, B. A. Lubinski, E. H. Park, et al. // *J. of Heredity.* – 1995. – V. 85. – №. 6. – P. 399-402.

199. Leathwick, J. R. Competitive Interactions between Tree Species in New Zealand's Old-Growth Indigenous Forests / J. R. Leathwick, M. P. Austin // *Ecology*. – 2001. – V. 82. – № 9. – P. 2560-2573. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\(2560:CIBTSL\)2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082(2560:CIBTSL)2.0.CO;2).
200. Lenk, C. A parthenogenetic Varanus / C. Lenk, et al. // *Amphibia Reptilia*. – 2005. – V. 26. – P. 507-514.
201. Lippman, Z. B. Heterosis: revisiting the magic / Z. B. Lippman, D. Zamir // *Trends Genet.* – 2007. – V. 23. – № 2. – P. 60-66.
202. Lobo, J. M. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models / J. M. Lobo, A. Jiménez-Valverde, R. Real // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008. – V. 17. – P. 145-151.
203. Lobo, J. M. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling / J. M. Lobo, A. Jiménez-Valverde, J. Hortal // *Ecography*. – 2010. – V. 33. – P. 103-114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>.
204. Lovell, J. T. Mutation accumulation in an asexual relative of Arabidopsis / J. T. Lovell, R. J. Williamson, S. I. Wright, J. K. McKay, T. F. Sharbel // *PLOS Genet.* – 2017. – V. 13. – № 1. – P. e1006550.
205. Lutes, A. A. Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards / A. A. Lutes, W. B. Neaves, D. P. Baumann, W. Wiegand, C. Baumann // *Nature*. – 2010. – V. 464. – № 7286. – P. 283-286.
206. Lynch, M. The mutational meltdown in asexual populations / M. Lynch, R. Bürger, D. Butcher, W. Gabriel // *Journal of Heredity*. – 1993. – V. 84. – P. 339-344.
207. Lynch, M. *The Origins of Genome Architecture* / M. Lynch, B. Walsh // – Oxford, UK: Oxford Uni-T Press. – 2007.
208. MacCulloch, R. D. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca* / R. D. MacCulloch, R. W. Murphy, L. A. Kupriyanova, et al. // *Genome*. – 1995. – V. 38. – № 6. – P. 1057-1060.
209. MacCulloch, R. D. The Caucasian rock lizard *Lacerta rostombekovi*: a monoclonal parthenogenetic vertebrate / R. D. MacCulloch, R. W. Murphy, L. A. Kupriyanova, et al. // *Biochemical Systematics and Ecology*. – 1997. – V. 25. – № 1. – P. 33-37.
210. Macgregor, H. C. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* / H. C. Macgregor, T. M. Jr. Uzzell // *Science*. – 1964. – V. 143. – P. 1043-1045.
211. Mackenzie, D. I. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort / D. I. Mackenzie, A. Royle // *J. Appl. Ecol.* – 2005. – V. 42. – P. 1105-1114.

212. Malakhov, D. Species Distribution Model of *Varanus griseus caspius* (Eichwald, 1831) in Central Asia: an Insight to the Species' Biology / D. Malakhov, M. Chirikova // *Russian Journal of Herpetology*. – 2018. – V. 25. – P. 195-206. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2018-25-3-195-206>.
213. Mallet, J. Hybrid speciation / J. Mallet // *Nature*. – 2007. – V. 446. – P. 279-283. – DOI: 10.1038/nature05706.
214. Malysheva, D. N. Genomic variation in parthenogenetic lizard *Darevskia armeniaca*: evidence from DNA fingerprinting data / D. N. Malysheva, O. N. Tokarskaya, V. G. Petrosyan, F. D. Danielyan, I. S. Darevsky, A. P. Ryskov // *Journal of Heredity*. – 2007. – V. 98. – №. 2. – P. 173-178.
215. Mank, J. E. The W, X, Y and Z of sex-chromosome dosage compensation / J. E. Mank // *Trends GeneT*. – 2009. – V. 25. – №. 5. – P. 226-233.
216. Manly, B. F. Multivariate statistical methods: A primer / B. F. Manly // – London: Chapman and Hall. – 1986. – 159 pp.
217. Manríquez-Moran, N. L. Genetic variation and origin of parthenogenesis in the *Aspidoscelis cozumela* complex: evidence from mitochondrial genes / N. L. Manríquez-Moran, F. R. Múndez-de la Cruz, R. W. Murphy // *Zoological Science*. – 2014. – V. 31. – P. 14-19.
218. Mark Welch, D. Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange / D. Mark Welch, M. Meselson // *Science*. – 2000. – V. 288. – №. 5469. – P. 1211-1215.
219. Matsubara, K. Evidence for different origin of sex chromosomes in snakes, birds, and mammals and step-wise differentiation of snake sex chromosomes / K. Matsubara, et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 2006. – V. 103. – P. 18190-18195.
220. Mavárez, J. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies / J. Mavárez, C. Salazar, E. Bermingham, et al. // *Nature*. – 2006. – V. 441. – P. 868-871. – DOI: 10.1038/nature04738.
221. Maynard-Smith, J. *The Evolution of Sex* / J. Maynard-Smith // – Cambridge, UK: Cambridge Unit Press. – 1978.
222. McClintock, B. The significance of responses of the genome to challenge / B. McClintock // *Science*. – 1984. – V. 226. – №. 4676. – P. 792-801.
223. McElroy, K. E. Genome expression balance in a triploid trihybrid vertebrate / K. E. McElroy, R. D. Denton, J. Sharbrough, L. Bankers, M. Neiman, H. L. Gibbs // *Genome Biol. Evol.* – 2017. – V. 9. – №. 4. – P. 968-980.
224. McGrath, J. Completion of mouse embryogenesis requires both the maternal and paternal genomes / J. McGrath, D. Solter // *Cell*. – 1984. – V. 37. – P. 179-183. – DOI: 10.1016/0092-8674(84)90313-1.
225. Meirmans, S. Why are there so many theories for sex, and what do we do with them? / S.

Meirmans, R. Strand // *Journal of Heredity*. – March-April 2010. – V. 101. – №. suppl_1. – P. S3-S12. – DOI: 10.1093/jhered/esq021.

226. Melody, S. Zoogeography of Parthenogenetic Whiptail Lizards (*Cnemidophorus lemniscatus*) in the Guianas: Evidence from Skin Grafts, Karyotypes, and Erythrocyte Areas / S. Melody // *Journal of Biogeography*. – 1985. – V. 12. – №. 1. – P. 49-56.

227. Merow, C. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter / C. Merow, M. J. Smith, J. A. Silander // *Ecography*. – 2013. – V. 36. – P. 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>.

228. Miller, K. L. Parthenogenesis in a captive Asian water dragon (*Physignathus cocincinus*) identified with novel microsatellites / K. L. Miller, R. S. Castañeda, C. R. Muletz-Wolz, M. G. Campana, N. McInerney, et al. // *PLOS ONE*. – 2019. – V. 14. – №. 6. – P. e0217489.

229. Miller, R. R. All-female strains of the teleost fishes of the genus *Poeciliopsis* / R. R. Miller, R. J. Schultz // *Science*. – 1959. – V. 130. – №. 3389. – P. 1656-1657.

230. Modi W. S. Sex chromosomes and sex determination in reptiles / W. S. Modi, D. Crews // *Curr. Opin. Genet. Det.* – 2005. – V. 15. – P. 660-665.

231. Moore W. S., Miller R. R., Schultz R.J. // *Evolution*. – 1970. – V. 24. – №. 4. – P. 789-798.

232. Morales, N. S. MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review / N. S. Morales, I. C. Fernández, V. Baca-González // *PeerJ*. – 2017. – V. 5. – P. e3093. <https://doi.org/10.7717/peerj.3093>.

233. Mori, E. Discovering the Pandora's box: the invasion of alien flatworms in Italy / E. Mori, G. Magoga, M. Panella, M. Montagna, L. Winsor, J.-L. Justine, M. Menchetti, E. Schifani, B. Melone, G. Mazza // *Biological Invasions*. – 2022. – V. 24. – №. 3. – P. 205-216. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02638-w>.

234. Moritz, C. Evolutionary dynamics of mitochondrial DNA duplications in parthenogenetic geckos, *Heteronotia binoei* / C. Moritz // *Genetics*. – 1991. – V. 129. – №. 1. – P. 221-230.

235. Moritz, C. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae) / C. Moritz // *Chromosoma*. – 1984. – V. 89. – №. 2. – P. 151-162.

236. Moritz, C. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): extensive genotypic diversity among parthenogens / C. Moritz, S. Donnellan, M. Adams, et al. // *Evolution*. – 1989a. – V. 43. – №. 5. – P. 994-1003.

237. Moritz C. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae) / C. Moritz, W. M. Brown, L. D. Densmore, et al. // *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. – 1989b. – V. 466. – P. 87-112.

238. Moritz, C. The material ancestry and approximate age of parthenogenetic species of

Caucasian rock lizards (Lacerta: Lacertidae) / C. Moritz, T. Uzzell, C. Spolsky, et al. // *Genetica*. – 1992. – V. 87. – №. 1. – P. 53-62.

239. Muller, H. J. The relation of recombination to mutational advance / H. J. Muller // *Mutat. Res.* – 1964. – V. 106. – P. 2-9.

240. Muraille, E. Diversity Generator Mechanisms Are Essential Components of Biological Systems: The Two Queen Hypothesis / E. Muraille // *Frontiers in Microbiology*. – 2018. – V. 9. – DOI: 10.3389/fmicb.2018.00223.

241. Murakami, Y. Molecular discrimination and phylogeographic patterns of clones of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris* in the Japanese Archipelago / Y. Murakami, F. Hayashi // *Popul. Ecol.* – 2019. – V. 61. – №. 3. – P. 315-324.

242. Murphy, J. C. A case of parthenogenesis in the plains garter snake, *Thamnophis radix* / J. C. Murphy, R. M. Curry // *Bull. Chicago HerC. SoC.* – 2000. – V. 35. – P. 17-19.

243. Murphy, R. W. The correct spelling of the Latinized name for Rostombekov's rock lizard / R. W. Murphy // *Amphibia-Reptilia*. – 1999. – V. 20. – №. 2. – P. 225-226.

244. Murphy, R. W. Evolution of the bisexual species of Caucasian rock lizards: a phylogenetic evaluation of allozyme data / R. W. Murphy, I. S. Darevsky, R. D. MacCulloch, et al. // *Russian Journal of Herpetology*. – 1996. – V. 3. – №. 1. – P. 18-31.

245. Murphy, R. W. Old age, multiple formations or genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental Caucasian rock lizard, *Lacerta dahli* / R. W. Murphy, I. S. Darevsky, R. D. MacCulloch, et al. // *Genetica*. – 1997. – V. 101. – №. 2. – P. 125-130.

246. Murphy, R. W. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards / R. W. Murphy, J. Fu, R. D. MacCulloch, I. S. Darevsky, L. A. Kupriyanova // *Zoological Journal of Linnean Society*. – 2000a. – V. 130. – P. 527-549.

247. Murphy R. Clonal variation in the Caucasian rock lizard *Lacerta armeniaca* and its origin / R. Murphy, J. Fu, I. Darevsky, et al. // *Amphibia-Reptilia*. – 2000b. – V. 21. – №. 1. – P. 83-89.

248. Muscarella, R. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models / R. Muscarella, C. J. Galante, M. Soley-Guardia, R. A. Boria, Kass, M. Uriarte, R. P. Anderson // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2014. – V. 5. – P. 1198-1205.

249. Neaves, W. B. Unisexual reproduction among vertebrates / W. B. Neaves, C. Baumann // *Trends in Genetics*. – 2011. – V. 27. – №. 3. – P. 81-88.

250. Neiman, M. Accelerated Mutation Accumulation in Asexual Lineages of a Freshwater Snail / M. Neiman, G. Hehman, J. Miller, J. M. Logsdon // *Mol. Biol. Evol.* – 2009. – V. 27. – №. 4. – P. 954-963.

251. Neiman, M. Why sex? A pluralist approach revisited / M. Neiman, C. M. Lively, S.

Meirmans // Trends Ecol. Evol. – 2017. – V. 32. – №. 8. – P. 589-600.

252. Nekrasova, O. D. Current distribution of the introduced rock lizards of the *Darevskia* (*saxicola*) complex (Sauria, Lacertidae, *Darevskia*) in Zhytomyr region (Ukraine) / O. D. Nekrasova, V. A. Koistiushyn // Vestnik zoologii. – 2016. – V. 50. – P. 225-230.

253. Newton, A. A. Widespread failure to complete meiosis does not impair fecundity in parthenogenetic whiptail lizards / A. A. Newton, R. R. Schnittker, Z. Yu, S. S. Munday, D. P. Baumann, et al. // Development. – 2016. – T. 143. – №. 23. – P. 4486-4494.

254. Nix, H. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes / H. Nix, R. Longmore (ed.) / Atlas of Elapid Snakes of Australia. – Canberra: Aust. Gov. Publ. Serv., 1986. – P. 4-15.

255. Normark, B. B. Testing for the accumulation of deleterious mutations in asexual eukaryote genomes using molecular sequences / B. B. Normark, N. A. Moran // J. Nat. Hist. – 2000. – V. 34. – №. 9. – P. 1719-1729.

256. Nuzhdin, S. V. Transposable elements in clonal lineages: lethal hangover from sex / S. V. Nuzhdin, D. A. Petrov // Biol. J. Linn. Soc. Lond. – 2003. – V. 79. – №. 1. – P. 33-41.

257. Oliver, J. H. Introduction to the Symposium on Parthenogenesis / J. H. Oliver // American Zoologist. – 1971. – V. 11. – №. 2. – P. 241-243.

258. Olsen, M. W. Avian parthenogenesis / M. W. Olsen // – USDA AgriC. Res. Ser-T. NE-65. – 1975. – P. 1-82.

259. Olsen, M. W. Performance record of a parthenogenetic turkey male / M. W. Olsen // Science. – 1960. – V. 132. – №. 3440. – P. 1661.

260. Omelchenko, A. T. Detection of genotypic changes in parthenogenetic lizards (*Darevskia armeniaca* (Mehely)) introduced from Armenia to Ukraine / A. T. Omelchenko, T. G. Petrosyan, A. E. Girnyk, F.A. Osipov, A. A. Vergun, A. C. Ryskov // Russian Journal of Biological Invasions. – 2016. – V. 7. – №. 3. – P. 275-282. – DOI: 10.1134/S2075111716030085.

261. Orr, H. A. “Why polyploidy is rarer in animals than in plants” revisited / H. A. Orr H. A. // Am. Nat. – 1990. – V. 136. – №. 6. – P. 759-770.

262. Osipov, F. A. Genetic Variability and the Potential Range of *Darevskia rostombekowi* in Transcaucasia / F. A. Osipov, A. A. Vergun, M. S. Arakelyan, et al. // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. – 2021. – V. 48. – P. 681-692. – DOI: 10.1134/S1062359021050101.

263. Otto, S. P. The evolution of recombination: removing the limits to natural selection / S. P. Otto, N. H. Barton // Genetics. – 1997. – V. 147. – №. 2. – P. 879-906.

264. Pala I. Dosage compensation by gene-copy silencing in a triploid hybrid fish / I. Pala, M. M. Coelho, M. Schartl // Curr. Biol. – 2008. – V. 18. – №. 17. – P. 1344-1348.

265. Parker, D. J. Sex-biased gene expression is repeatedly masculinized in asexual females / D. J. Parker, J. Bast, K. Jalvingh, Z. Dumas, M. Robinson-Rechavi, T. Schwander // Nat. Commun. –

2019. – V. 10. – №. 1. – P. 4638.

266. Parker, E. D. Genetic diversity in colonizing parthenogenetic cockroaches / E. D. Parker, R. K. Selander, R. O. Hudson, L. J. Lester // *Evolution*. – 1977. – V. 31. – P. 836-842.

267. Parker, E. D. Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences / E. D. Parker, J. M. Walker, M. A. Paulissen // *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. – New York: University of the State of New York. – 1989. – P. 72-86.

268. Parsch, J. The evolutionary causes and consequences of sex-biased gene expression / J. Parsch, H. Ellegren // *Nature Reviews Genetics*. – 2013. – V. 14. – №. 2. – P. 83-87.

269. Pearce, J. L. Modelling distribution and abundance with presence-only data / J. L. Pearce, M. S. Boyce // *Journal of Applied Ecology*. – 2006. – V. 43. – P. 405–412. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01112.x>.

270. Peck, J. R. Explaining the geographic distributions of sexual and asexual populations / J. R. Peck, J. Yearsley, D. Waxman // *Nature*. – 1998. – V. 391. – P. 889-892.

271. Pellegrino, K. C. M. Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia / K. C. M. Pellegrino, M. T. Rodrigues, D. J. Harris, Y. Yonenaga-Yassuda, J. W. Jr. Sites // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2011. – V. 61. – №. 2. – P. 446-459.

272. Pellegrino, K. C. M. Chromosomal evolution in the Brazilian lizards of genus *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from Amazon and Atlantic rain forests: banding patterns and FISH of telomeric sequences / K. C. M. Pellegrino, M. T. Rodrigues, Y. Yonenaga-Yassuda // *Hereditas*. – 1999. – V. 131. – №. 1. – P. 15-21.

273. Peres-Neto, P. R. Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis / P. R. Peres-Neto, D. A. Jackson, K. M. Somers // *Ecology*. – 2003. – V. 84. – P. 2347-2363.

274. Peterson, A. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right / A. Peterson, J. Soberón // *Natureza e Conservação*. – 2012. – V. 10. – P. 1-6. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>.

275. Peterson, A. T. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models / A. T. Peterson // *Bioinformatics*. – 2006. – V. 3. – P. 59-72.

276. Petrosyan, V. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling / V. Petrosyan, F. Osipov, V. Bobrov, N. Dergunova, E. Nazarenko, et al. // *Salamandra*. – 2019. – V. 55. – №. 3. – P. 173-190.

277. Petrosyan, V. G. New records and geographic distribution of the sympatric zones of unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia and adjacent territories / V. G.

Petrosyan, F. A. Osipov, V. V. Bobrov, N. N. Dergunova, I. I. Kropachev, F. D. Danielyan, M. S. Arakelyan // Biodiversity Data Journal. – 2020a. – V. 8. – P. e56030. – DOI: 10.3897/BDJ.8.e56030.

278. Petrosyan, V. Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus / V. Petrosyan, F. Osipov, V. Bobrov, N. Dergunova, A. Omelchenko, A. Varshavskiy, F. Danielyan, M. Arakelyan // Mathematics. – 2020b. – V. 8. – №. 8. – P. 1329. – DOI: 10.3390/math8081329.

279. Phillips, S. J. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // Ecological Modeling. – 2006. – V. 190. – P. 231-259.

280. Phillips, S. J. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation / S. J. Phillips, M. Dudík // Ecography. – 2008. – V. 31. – P. 161-175.

281. Phillips, S. J. A maximum entropy approach to species distribution modeling / S. J. Phillips, M. Dudík, R. E. Schapire // Proc. of the 21st International Conference on Machine Learning. – Canada: Banff, 2004.

282. R Core Team (2017): R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria // (Электронный ресурс). URL: <https://www.R-project.org>

283. Rabajante J., Tubay J., Ito H., Uehara T., Kakishima S., Morita S., Yoshimura J., Ebert D. Host-parasite Red Queen dynamics with phase-locked rare genotypes // Science Advances. – 2016. – V. 2. – P. e1501548.

284. Radosavljevic, A. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation / A. Radosavljevic, R. P. Anderson // Journal of Biogeography. – 2014. – V. 41. – P. 629-643.

285. Radtkey, R. R. Variation and evolution of class I MHC in sexual and parthenogenetic geckos / R. R. Radtkey, B. Becker, R. D. Miller, R. Riblet, T. J. Case // Proc. Biol. Sci. – 1996. – V. 263. – №. 1373. – P. 1023-1032.

286. Radwan, J. Advances in the evolutionary understanding of MHC polymorphism / J. Radwan, W. Babik, J. Kaufman, T. L. Lenz, J. Winternitz // Trends GeneT. – 2020. – V. 36. – №. 4. – P. 298-311.

287. Rapp, R. A. Epigenetics and plant evolution / R. A. Rapp, J. F. Wendel // New Phytol. – 2005. – V. 168. – №. 1. – P. 81-91.

288. Rasch, E. M. Cytophotometric and autoradiographic evidence for functional apomixis in a unisexual fish *Poecilia Formosa* and its related triploid unisexuals / E. M. Rasch, P. J. Monaco, J. S. Balsano // Histochemistry. – 1982. – V. 73. – P. 515-523.

289. Rastegar-Pouyani, N. New Subspecies of *Darevskia raddei* (Boettger, 1892) (Sauria : Lacertidae) from the West Azerbaijan Province, Iran / N. Rastegar-Pouyani, R. Karamiani, H.

Oraei, A. Khosrawani, E. A. Rastegar-Pouyani // *Asian Herpetological Research*. – 2011. – V. 2. – №. 4. – P. 216-222.

290. Rauh, N. R. Calcium triggers exit from meiosis II by targeting the APC/C inhibitor XErp1 for degradation / N. R. Rauh, A. Schmidt, J. Bormann, E. A. Nigg, T. U. Mayer // *Nature*. – 2005. – V. 437. – №. 7061. – P. 1048-1052.

291. Reese, R. M. Functional characteristics of disruptive behavior in developmentally disabled children with and without autism / R. M. Reese, D. M. Richman, J. M. Belmont, P. Morse // *J. Autism. Dev. Disord.* – August 2005. – V. 35. – №. 4. – P. 419–428. <https://doi.org/10.1007/s10803-005-5032-0>. PMID: 16134028.

292. Reik, W. Genomic imprinting determines methylation of a female mule and jack donkey / W. Reik, A. Collick, L. Norris // *J. Hered.* – 1987. – V. 76. – P. 248-251.

293. Ren, L. Homoeologue expression insights into the basis of growth heterosis at the intersection of ploidy and hybridity in Cyprinidae / L. Ren, W. Li, M. Tao, Q. Qin, J. Luo, et al. // *Sci. ReC.* – 2016. – V. 6. – P. 27040.

294. Robert, C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput / C. E. Robert // *Nucleic Acids Research*. – March 2004. – V. 32. – №. 5. – P. 1792-1797. – DOI: 10.1093/nar/gkh340.

295. Rödder, D. Coupling Satellite Data with Species Distribution and Connectivity Models as a Tool for Environmental Management and Planning in Matrix-Sensitive Species / D. Rödder, S. Nekum, A. Cord, J. Engler // *Environmental Management*. – 2016. – V. 58. – P. 130–143. <https://doi.org/10.1007/s00267-016-0698-y>.

296. Roughgarden, J. Evolution of niche width / J. Roughgarden // *Am Nat.* – 1972– V.106. C. – 683–718.

297. Rousset, F. Genepop'007: a complete reimplementaion of the Genepop software for Windows and Linux / F. Rousset // *Mol. Ecol. Resources*. – 2008. – V. 8. – P. 103-106.

298. Runemark, A. Variation and constraints in hybrid genome formation / A. Runemark, C. N. Trier, F. Eroukhmanoff, J. S. Hermansen, M. Matschiner, et al. // *NaT. Ecol. Evol.* – 2018. – V. 2. – №. 3. – P. 549-556.

299. Ryskov, A. P. The origin of multiple clones in the parthenogenetic lizard species *Darevskia rostombekowi* / A. P. Ryskov, F. A. Osipov, A. T. Omelchenko, et al. // *PloS ONE*. – 2017. – V. 12. – №. 9. – P. e0185161.

300. Ryskov, A. C. Genetically Unstable Microsatellite-Containing Loci and Genome Diversity in Clonally Reproduced Unisexual Vertebrates / A. C. Ryskov // *International review of cell and molecular biology*. – 2008. – V. 270. – P. 319-349.

301. Sarvella, C. Adult parthenogenetic chickens /C. Sarvella // *Nature*. – 1973. – V. 243. – P.

171.

302. Schaack, S. DNA transposon dynamics in populations of *Daphnia pulex* with and without sex / S. Schaack, E. J. Pritham, A. Wolf, M. Lynch // *Proc. Biol. Sci.* – 2010. – V. 277. – №. 1692. – P. 2381-2387.

303. Scharl M. On the stability of dispensable constituents of the eukaryotic genome: Stability of coding sequences versus truly hypervariable sequences in a clonal vertebrate, the amazon molly, *Poecilia Formosa* / M. Scharl, I. Schlupp, A. Scharl, et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci. – USA.* – 1991. – V. 88. – P. 8759-8763.

304. Schön, I. *Lost Sex: The Evolutionary Biology of Parthenogenesis* / I. Schön, K. Martens, P. Dijk (eds.) // – Dordrecht: Springer. – 2009.

305. Schuett, G. W. Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes / G. W. Schuett, et al. // *Herpetol. Nat. Hist.* – 1997. – V. 5. – P. 1-10.

306. Schultz, R. J. Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teliost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates / R. J. Schultz // *Am. Nat.* – 1969. – V. 103. – №. 934. – P. 605-619.

307. Segurado, P. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models / P. Segurado, M. B. Araujo, W. E. Kunin // *J. Appl. Ecol.* – 2006. – V. 43. – P. 433-444. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01162.x>.

308. Shcheglovitova, M. Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes / M. Shcheglovitova, R. Anderson // *Ecological Modelling.* – 2013. – V. 269. – P. 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>.

309. Shine, R. Seasonal shifts in nest temperature can modify the phenotypes of hatchling lizards, regardless of overall mean incubation temperature / R. Shine // *Functional Ecology.* – 2004. – V. 18. – P. 43-49.

310. Sillero, N. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods / N. Sillero // *Ecological Modelling.* – 2011. – V. 222. – P. 1343-1346. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.01.018>.

311. Simon, J. C. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals / J. C. Simon, F. Delmotte, C. Rispe, T. Crease // *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* – 2003. – V. 79. – P. 151-163.

312. Sinclair, E. A. DNA evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates / Sinclair E. A., et al. // *Evolution.* – 2010. – V. 64. – P. 1346-1357.

313. Soberón, J. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas / J. Soberón, A. T. Peterson // *Biodivers. Inf.* – 2005. – V. 2. – P. 1–10.

314. Soberón, J. Grinnellian and Eltonian niches and geo-graphic distributions of species / J. Soberón // *Ecol. Lett.* – 2007. – V. 10. – P. 1115-1123.
315. Spangenberg, V. Reticulate evolution of the rock lizards: meiotic chromosome dynamics and spermatogenesis in diploid and triploid males of the genus *Darevskia* / V. Spangenberg, M. Arakelyan, E. Galoyan, S. Matveevsky, R. Petrosyan, et al. // *Genes.* – 2017. – V. 8. – №. 6. – P. 149.
316. Stauffer, D. E. 2002. Linking populations and habitats: Where have we been? Where are we going? In *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale* / D. E. Stauffer, J. M. Scott, P. J. Heglund, M. L. Morrison, M. G. Raphael, W. A. Wall (et al.) (eds.). – Covelo, CA: Island Press, 2002. – P. 53-61.
317. Stigall, A. L. Relating environmental change and species stability in Late Ordovician seas / A. L. Stigall, H-MR. Brame // *GFF.* – 2014. – V. 136. – № 1. – P. 249-253. <https://doi.org/10.1080/11035897.2013.852619>.
318. Stockwell, D. R. B. Effects of sample size on accuracy of species distribution models / D. R. B. Stockwell, A. T. Peterson // *Ecol. Model.* – 2002. – V. 148. – P. 1-13. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00388-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00388-X).
319. Strasburg, J. L. Phylogeography of sexual *Heteronotia binoei* (Gekkonidae) in the Australian arid zone: climatic cycling and repetitive hybridization / J. L. Strasburg, M. Kearney // *Mol. Ecol.* – 2005. – V. 14. – №. 9. – P. 2755-2772.
320. Strasburg, J. L. Combining phylogeography with distribution modeling: multiple Pleistocene range expansions in a parthenogenetic gecko from the Australian arid zone / J. L. Strasburg, M. Kearney, C. Moritz, A. R. Templeton // *PLOS ONE.* – 2007. – V. 2. – №. 8. –C. e760.
321. Suomalainen, E. *Cytology and Evolution in Parthenogenesis* / E. Suomalainen, A. Saura, J. Lokki // – CRC Press InC.: Boca Raton, FL. – 1987.
322. Surani, M. A. N. Development of reconstituted mouse eggs suggests imprinting of the genome in gametogenesis / M. A. N. Surani, S. C. Barton, L. M. Norris // *Nature.* – 1984. – V. 308. – P. 548-550.
323. Syfert, M. M. Correction: The Effects of Sampling Bias and Model Complexity on the Predictive Performance of MaxEnt Species Distribution Models / M. M. Syfert, M. J. Smith, D. A. Coomes // *PLoS ONE.* – 2013. – V. 8. – № 7. <https://doi.org/10.1371/annotation/35be5dff-7709-4029-8cfa-f1357e5001f5>.
324. Takezaki N. POPTREEW: web version of POPTREE for constructing population trees from allele frequency data and computing some other quantities / N. Takezaki, M. Nei, K. Tamura // *Mol Biol Evol.* – June 2014. – V. 31. – №. 6. – P. 1622-1624. – DOI: 10.1093/molbev/msu093. – PMID: 24603277.
325. Tarkhnishvili, D. Unisexual rock lizard might be outcompeting its bisexual progenitors in

the Caucasus / D. Tarkhnishvili, A. Gavashelishvili, A. Avaliani, M. Murtskhvaladze, L. Mumladze // Biol. J. Linn. Soc. Lond. – 2010. – V. 101. – №. 2. – P. 447-460.

326. Tarkhnishvili, D. Coincidence of genotypes at two loci in two parthenogenetic rock lizards: how backcrosses might trigger adaptive speciation / D. Tarkhnishvili, M. Murtskhvaladze, C. L. Anderson // Biological Journal of the Linnean Society. – 2017. – V. 121. – №. 2. – P. 365-378.

327. Templeton, A. R. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation / A. R. Templeton, K. A. Crandall, C. F. Sing // Genetics. – 1992. – V. 132. – №. 2. – P. 619-633.

328. Thuiller, W. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale / W. Thuiller, D. M. Richardson, P. Pyšek, G. F. Midgley, G. O. Hughes, M. Rouget // Global Change Biology. – 2005. – V. 11. – P. 2234-2250. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001018.x>.

329. Title, P. O. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling / P. O. Title, J. B. Bemmels // Ecography. – 2018. – V. 41. – P. 291-307. <https://doi.org/10.1111/ecog.02880>.

330. Townsend, D. S. Internal fertilization in an oviparous frog (*Eleutherodactylus coqui*) / D. S. Townsend, M. M. Stewart, F. H. Pough, P. F. Brussard // Science. – 1981. – V. 212. – P. 469–471.

331. Tuniyev, B. S. Amphibians and reptiles of South Ossetia / B. S. Tuniyev, K. Y. Lotiev, S. B. Tuniyev, V. N. Gabaev, A. A. Kidov // Nature Conservation Research. – 2017. – V. 2. – №. 2. – P. 1-23.

332. Uetz, P. The Reptile Database, 2021 / P. Uetz, P. Freed, R. Aguilar, J. Hošek // (Электронный ресурс). URL: <http://www.reptile-database.org>

333. Uzzell, T. M. Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates / T. M. Uzzell // The American Naturalist. – 1970. – V. 104. – №. 939. – P. 433-445.

334. Uzzell, T. M. Relations of the diploid and triploid species of *Ambystoma jeffersonianum* complex (*Amphibia*, *Caudata*) / T. M. Uzzell // Copeia. – 1964. – V. 2. – P. 257-300.

335. Uzzell, T. M. 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 / T. M. Uzzell, I. S. Darevsky // Copeia. – 1975. – P. 204-222. – DOI: 10.2307/1442879.

336. Van der Kooi, C. J. On the fate of sexual traits under asexuality / C. J. Van der Kooi, T. Schwander // Biol. Re-T. Camb. Philos. Soc. – 2014. – V. 89. – №. 4. – P. 805-819.

337. Van, V. L. A new evolutionary law / C. J. Van der Kooi, T. Schwander // Evol. Theory. – 1973. – V. 1. – P. 1-30.

338. Vandell, A. La parthénogenèse géographique contribution a l'étude biologique et cytologique de la parthénogenèse naturelle / A. Vandell // Bull. Biol. France Belg. – 1928. – V. 62. – P. 164-281.
339. Venables, W. N. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research / W. N. Venables, C. M. Dichmont // Fish. Res. – 2004. – V. 70. – P. 319-337.
340. Vergun, A. A. Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic Caucasian rock lizard *Darevskia dahli* / A. A. Vergun, I. A. Martirosyan, S. K. Semyenova, et al. // PloS one. – 2014. – V. 9. – №. 3. – P. e91674.
341. Vergun, A. Origin, clonal diversity, and evolution of the parthenogenetic lizard *Darevskia unisexualis* / A. Vergun, A. Girnyk, V. Korchagin, S. Semyenova, M. Arakelyan, F. Danielyan, R. Murphy, A. Ryskov // BMC Genomics. – 2020. – V. 21. – P. 1-10. – DOI: 10.1186/s12864-020-6759-x.
342. Verhoeven K. J. F. Epigenetic variation in asexually reproducing organisms / K. J. F. Verhoeven, T. Preite // Evolution. – 2014. – V. 68. – №. 3. – P. 644-655.
343. Vicoso B. Molecular and evolutionary dynamics of animal sex-chromosome turnover // Nat. Ecol. Evol. – 2019. – V. 3. – №. 12. – P. 1632-1641.
344. Vrijenhoek, R. C. Evolution of a trihybrid unisexual fish (*Poeciliopsis*, Poeciliidae) / R. C. Vrijenhoek, R. J. Schultz // Evolutional, Lancaster, Pa. – 1974. – V. 28. – P. 306-319.
345. Vrijenhoek, R. C. Factors affecting clonal diversity and coexistence / R. C. Vrijenhoek // Am. Zool. 1979. – V. 19. – №. 3. – P. 787-797.
346. Vrijenhoek, R. C. Ecological differentiation among clones: the frozen niche variation model. In Population Biology and Evolution / R. C. Vrijenhoek // – In: Woehrmann K., Loeschke V. (ed.). – Berlin: Springer-Verlag. – 1984. – P. 217-231.
347. Vrijenhoek, R. C. Genetic and ecological constraints on the origins and establishment of unisexual vertebrates / R. C. Vrijenhoek // Evolution and ecology of unisexual vertebrates. – 1989. – V. 466. – P. 24-31.
348. Vrijenhoek, R. C. Geographical parthenogenesis: general purpose genotypes and frozen niche variation / R. C. Vrijenhoek, E. D. Parker // – In book: Schön I., Martens K., Van Dijk P. (eds.). Lost sex. – Dordrecht: Springer. – 2009. – P. 99-131.
349. Wan, J.-Zh. Current and future plant invasions in protected areas: Does clonality matter? / J.-Zh. Wan, Ch.-J. Wang, N. Zimmermann, M.-H. Li, R. Pouteau, F.-H. Yu // Diversity and Distributions. – 2021. – V. 27. – P. 2465–2478. <https://doi.org/10.1111/ddi.13425>.
350. Warren, D. L. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution / D. L. Warren, R. E. Glor, M. Turelli // Evolution. – 2008. – V. 62. – P. 2868-2883.

351. Warren, W. C. Clonal polymorphism and high heterozygosity in the celibate genome of the Amazon molly / W. C. Warren, R. García-Pérez, S. Xu, K. P. Lampert, D. Chalopin, et al. // *NaT. Ecol. Evol.* – 2018. – V. 2. – №. 4. – P. 669-679.
352. Warren, D. In defense of 'niche modeling' / D. Warren // *Trends in ecology & evolution.* – 2012. – V. 27. – P. 497-500. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.03.010>.
353. Warren, D. L. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria / D. L. Warren, S. N. Seifert // *Ecological Applications.* – 2011. – V. 21. – P. 335-342. <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>.
354. Watts, P. C. Parthenogenesis in Comodo dragons / P. C. Watts, K. R. Buley, S. Sanderson, W. Boardman, C. Ciofi, R. Gibson // *Nature.* – 2006. – V. 444. – P. 1021-1022.
355. Weeks, S. C. The effects of recurrent clonal formation on clonal invasion patterns and sexual persistence: A monte carlo simulation of the frozen niche-variation model / S. C. Weeks // *Am. NaT.* – 1993. – V. 141. – P. 409-427.
356. Wei, X. The optimal mating distance resulting from heterosis and genetic incompatibility / X. Wei, J. Zhang // *Sci Ad-T.* – 2018. – V. 4. – №. 11. – P. eaau5518.
357. Wendel, J. F. Genome evolution in polyploids / J. F. Wendel // *Plant Mol. Biol.* – 2000. – V. 42. – №. 1. – P. 225-249.
358. Wright, J. W. Weeds, polyploids, parthenogenesis, and the geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus* / J. W. Wright, C. H. Lowe // *Copeia* 1. – 1968. – P. 128-138.
359. Yin, D. Rapid genome shrinkage in a self-fertile nematode reveals sperm competition proteins / D. Yin, E. M. Schwarz, C. G. Thomas, R. L. Felde, I. F. Korf, et al. // *Science.* – 2018. – V. 359. – №. 6371. – P. 55-61.
360. Yin, Y. Predicting Current Potential Distribution and the Range Dynamics of *Pomacea canaliculata* in China under Global Climate Change / Y. Yin, Q. He, X. Pan, Q. Liu, Y. Wu, X. Li // *Biology.* – 2022. – V. 11. – № 1. – P. 110. <https://doi.org/10.3390/biology11010110>.
361. Zar J. H. *Biostatistical Analysis.* – New Jersey: Prentice Hall. – 2010. – 944 pp.
362. Zuur, A. F. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems / A. F. Zuur, E. N. Ieno, C. S. Elphick // *Methods in Ecology and Evolution.* – 2010. – V. 1. – P. 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>.
363. Астауров, Б. Л. Партеногенез у птиц / Б. Л. Астауров, Ю. С. Демин // *Онтогенез.* – 1972. – Т. 3. – №. 2. – С. 123–141.
364. Боркин, Л. Я. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных / Л. Я. Боркин, И. С. Даревский // *Журн. общ. биологии.* – 1980. – Т. 41. – №. 4. – С. 485-506.
365. Васильев, В. П. Эволюция кариология рыб / В. П. Васильев // Москва: Наука. – 1985.

– 300 с.

366. Вергун, А.А. Клональное разнообразие и механизмы его формирования у однополых видов ящериц рода *Darevskia* / А.А. Вергун, А.Е. Гирнык, Ф.А. Осипов, А.В. Омельченко // – М.: МПГУ. –2016. – 96 с.

367. Галоян, Э. А. Роль социальных отношений в формировании пространственной структуры поселений бисексуальных и партеногенетических видов скальных ящериц: автореферат дис. ... кандидата биологических наук: 03.02.04; Место защиты: Моск. гос. ун-т им. М.В. Ломоносова. – Москва. – 2011. – 25 с.

368. Гилберт, С. Биология развития / С. Гилберт // – Т. 1. – М.: Мир. – 1993.

369. Гречко, В. В. Молекулярно-генетическая классификация и филогенетическое родство некоторых видов ящериц сем. Lacertidae на основании изучения специфичности распределения сайтов рестрикции в повторах ДНК (таксонопринта) / В. В. Гречко, Д. М. Рябинин, Л. В. Федорова, др. // Молекулярная биология. – 1998. – Т. 32. – №. 1. – С. 172-183.

370. Даниелян, Ф. Д. Изучение смешанной популяции трех партеногенетических видов скальных ящериц (*Lacerta saxicola* complex) в Армении / Ф. Д. Даниелян // Труды Зоологического института АН ССР. – 1987. – Т. 158. – С. 77-83.

371. Даревский, И. С. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann), распространенных в Армении / И. С. Даревский // Доклады Академии наук СССР. – 1958. – Т. 122. – №. 4. – С. 730-732.

372. Даревский, И. С. Скальные ящерицы Кавказа: систематика, экология полиморфной группы Кавказских ящериц, подрода *Archaeolacerta* / И. С. Даревский // – Л.: Наука. – 1967. – 214 с.

373. Даревский, И. С. Эволюция и экология партеногенетического размножения у пресмыкающихся / И. С. Даревский // Современные проблемы теории эволюции. – М.: Наука. – 1993. – С. 89-109.

374. Даревский, И. С. Биологические и молекулярно-генетические характеристики партеногенетического вида ящериц *Lacerta armeniaca* (Mehely), интродуцированного из Армении на Украину / И. С. Даревский, Н. Г. Кан, Н. Л. Рябинина и др. // Доклады академии наук. – 1998. – Т. 363. – №. 6. – С. 846-848.

375. Даревский, И. С. Акклиматизация партеногенетических ящериц на Украине / И. С. Даревский, Н. Н. Щербак // Природа. – 1968. – № 5. – С. 93.

376. Доронин, И.В. Систематика, филогения и распространение скальных ящериц надвидовых комплексов *Darevskia (praticola)*, *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*: специальность 03.02.04 «Зоология»: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / И.В. Доронин // – Санкт-Петербург, 2015. – 371 с. – EDN VCIOSL.

377. Доронина, М.А. Анализ распространения ящериц рода *Lacerta* на северо-востоке Кавказа (Дагестан, Россия) с использованием ГИС-технологий и методов моделирования пространственного распределения / М.А. Доронина, Л.Ф. Мазанаева, И.В. Доронин // Зоологический журнал. – 2022. – Т. 101. – № 1. – С. 23-36. – DOI: <https://doi.org/10.31857/S0044513421110052>. – EDN AAVWHL.

378. Доценко, И. Б. Сравнительный анализ внешней морфологии скальных ящериц рода *Darevskia*, обитающих на территории Украины, и их видовая принадлежность / И. Б. Доценко, В. Н. Песков, М. В. Миропольская // Збірник праць Зоологічного музею. – 2008. – Т. 40. – С. 130-142.

379. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции / С. Г. Инге-Вечтомов // – М.: Высшая школа. – 1989. – 591 с.

380. Кан, Н. Г. ДНК-фингерпринтинг партеногенетического вида ящериц *Lacerta dahli*: выявление геномного полиморфизма мини- и микросателлитных локусов / Н. Г. Кан, В. Г. Петросян, И. А. Мартиросян и др. // Мол. биол. – 1998. – Т. 32. – №. 5. – С. 805-812.

381. Конюхов, Б. В. Геномный импринтинг у млекопитающих / Б. В. Конюхов, Е. С. Платонов // Генетика. – 2001. – Т. 37. – №. 1. – С. 5-17.

382. Коркиа, И. Р. Изучение кожных пресадок и реакции внутренних органов и крови у скальных ящериц рода *Lacerta* / И. Р. Коркиа // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. 41. – №6. – С. 924-932.

383. Корчагин, В. И. Изучение аллельного полиморфизма (GATA)n-содержащих локусов партеногенетических ящериц *Darevskia unisexualis* (сем. Lacertidae) / В. И. Корчагин, И. А. Мартиросян, А. В. Омельченко и др. // Генетика. – 2004. – Т. 40. – №. 10. – С. 1336-1342.

384. Куприянова, Л. А. Генетическое разнообразие гибридных однополых видов и форм рода *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia): его возможные цитогенетические механизмы, цитогенетика мейоза природных полиплоидных форм / Л. А. Куприянова // Цитология. – 1999. – Т. 41. – №. 12. – С. 1038-1047.

385. Куприянова, Л. А. Концепция гибридного видообразования у позвоночных животных: комплексные исследования однополых видов рептилий / Л. А. Куприянова // Труды Зоологического института РАН. – 2014. – Т. 318. – №. 4. – С. 382-390.

386. Куприянова, Л. А. Некоторые цитогенетические закономерности сетчатого видообразования однополых видов ящериц (Reptilia, Lacertidae) и других групп позвоночных животных / Л. А. Куприянова // Цитология. – 1997. – Т. 39. – №. 2. – С. 1089-1108.

387. Лисовский, А. А. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы / А.А. Лисовский, С.В. Дудов, Е.В. Оболенская //

Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81. – № 2. – С. 123-134. – DOI: <https://doi.org/10.31857/S0044459620020037>.

388. Лисовский, А.А. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 2. MaxEnt / А.А. Лисовский, С.В. Дудов // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81. – № 2. – С. 135-146. – DOI: <https://doi.org/10.31857/S0044459620020049>.

389. Малышева, Д. Н. Генетическая дифференциация партеногенетических ящериц *Darevskia rostombekovi* (сем. Lacertidae) по данным ядерных и митохондриальных маркеров ДНК / Д. Н. Малышева, О. Н. Токарская, В. Г. Петросян, Ф. Д. Даниелян, И. С. Даревский, А. П. Рысков // Доклады Академии Наук. – 2006. – Т. 410. – № 4. – С. 560-563.

390. Мартиросян, И. А. Изменчивость мини- и микросателлитных маркеров в популяциях партеногенетической скальной ящерицы *Darevskia rostombekovi* / И. А. Мартиросян, А. П. Рысков, В. Г. Петросян, М. С. Аракелян, А. В. Асланян, Ф. Д. Даниелян, И. С. Даревский, О. Н. Токарская // Генетика. – 2002. – Т. 38. – С. 828-835.

391. Омельченко, А. В., Генетическая дифференциация природных популяций ящериц комплекса *Darevskia raddei* по данным микросателлитного маркирования геномов / А. В. Омельченко, А. Е. Гирнык, Ф. А. Осипов, А. А. Вергун, В. Г. Петросян, Ф. Д. Даниелян, М. С. Аракелян, А. П. Рысков // Генетика. – 2016. – Т. 52. – № 2. – С. 260-264.

392. Осипов, Ф. А. Молекулярно-генетическая характеристика аллельных вариантов микросателлитных локусов Du281, Du215 и Du323 у партеногенетических ящериц *Darevskia rostombekovi* (сем. Lacertidae) / Ф. А. Осипов, А. А. Вергун, А. Е. Гирнык, Н. М. Кутузова, А. П. Рысков // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. – 2016. – № 2. – С. 58-62.

393. Патент 2016610517 Лабораторный конвертер № 1 – LabConverterV1 / А. В. Омельченко, А. А. Вергун, Е. В. Омельченко, А. А. Лушникова; заявитель и патентообладатель МПГУ. – №. 2015661345; дата поступ. 19.11.2015; зарегис. 13.01.2016.

394. Петросян, Р. К. Популяционная экология угрожаемых видов ящериц Армении: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Биологический факультет Ереванского государственного университета, по специальности 03.00.08 – Зоология, паразитология, экология. – Ереван. – 2018. – 26 с.

395. Рожнов, В. В. Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек / В.В. Рожнов, А.А. Ячменникова, С.В. Найденко, Х.А. Эрнандес-Бланко, М.Д. Чистополова (и др.). – М.: КМК Scientific Press, 2018. – 121 с.

396. Рысков, А. П. Мультилокусный ДНК-фингерпринт в генетикопопуляционных исследованиях биоразнообразия / Рысков А. П. // Молекуляр.биология. – 1999. – Т. 33. – №. 6. – С. 997-1011.

397. Рябинина, Н. Л. Полиморфизм ДНК популяций ящериц семейства Lacertidae, определяемые методом RAPD / Н. Л. Рябинина, В. В. Гречко, И. С. Даревский // Генетика. – 1998. – Т. 34. – №. 11. – С. 1661-1667.

398. Целлариус, А. Ю. Социальные отношения между самцами и самками у скальной ящерицы браунера (*Darevskia brauneri*, Lacertidae); Поиск постоянного участка обитания, критерии выбора социального партнера и факторы дружественной интеграции диад / А. Ю. Целлариус, Е. Ю. Целлариус, Э. А. Галоян // Зоологический Журнал. – 2016. – Т. 95. – №. 11. – С. 1343-1353.

399. Целлариус, А. Ю. Социальные отношения между самцами и самками у скальной ящерицы (*Darevskia brauneri*, Lacertidae); Конкуренция самок и ее роль в формировании интерсексуальных дружественных взаимоотношений / А. Ю. Целлариус, Е. Ю. Целлариус, Э. А. Галоян // Зоологический Журнал. – 2017. – Т. 96. – №. 4. – С. 439-448.

400. Шитиков, В. К. Дифференциация экологических ниш на примере донных сообществ Среднего и Нижнего Поволжья / В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк // Поволжский экологический журнал. – 2022. – Т. 1. – С. 94-108. – DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-94-108>.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность заведующему лабораторией организации генома ИБГ РАН Рыскову А.П., научным сотрудникам лаборатории Вергуну А.А. и Гирнык А.Е. за предоставление возможности проведения молекулярно-генетической части исследования, ценные советы, поддержку и помощь на всех этапах работы. Заведущей кафедрой зоологии Ереванского Государственного Университета Аракелян М.С. и сотруднику кафедры Петросян Р.К. за организацию и помощь в проведении полевых исследований на территории Армении, предоставление биологического материала, а также данных по морфологии и физиологии исследуемого партеногенетического вида скальных ящериц. Старшему научному сотруднику лаборатории сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов ИПЭЭ РАН Боброву В.В. за помощь в проведении полевых работ и работе с коллекциями Зоологического института РАН. Исследования, представленные в данной работе, были поддержаны грантами РФФИ № 17-04-00396 А, 17-00-00427 КОМФИ, 18-34-00361 мол_а.

Особую благодарность выражаю научному руководителю Петросяну Варосу Гарегиновичу за помощь и активное участие на всех этапах данного исследования.