

Осипов Фёдор Алексеевич

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

1.5.15 – экология

1.5.7 – генетика

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Работа выполнена в кабинете биоинформатики и моделирования биологических процессов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии Наук

Научный руководитель:

Петросян Варос Гарегинович

доктор биологических наук, заведующий кабинетом биоинформатики и моделирования биологических процессов, ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН)

Официальные оппоненты:

Жигарев Игорь Александрович

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии и экологии ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет» (МПГУ)

Политов Дмитрий Владиславович

доктор биологических наук, заведующей лабораторией популяционной генетики им. акад. Ю.П. Алтухова ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук (ИОГен РАН)

Ведущая организация:

ФГБУН Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН), г. Санкт-Петербург

Защита состоится «24» января 2023 года в ___ час. ___ мин. на заседании диссертационного совета 24.1.109.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел./факс: +7(495)952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу vak.minobrnauki.gov.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2022 г.

Ученый секретарь, к.б.н.

Кацман Елена Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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 долговременного 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 рода *Darevskia*, в частности, методами изучения гистосовместимости (Коркиа, 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 двуполовых видов, в значительной мере определяет экологические предпочтения клональных форм, однако не выявлены ведущие экологические факторы, определяющие и разделяющие границы ареала однополого и его двуполовых родительских видов. Ящерица *D. rostrombekowi* уникальна тем, что обитает симпатрически с каждым из родительских двуполовых 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 двуполовых родительских видов *D. r. raddei*, *D. portschinskii*.
5. Сравнительный анализ экологических ниш и выявление механизмов сосуществования партеногенетического вида *D. rostrombekowi* и его двуполовых 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. rostombekowi*, 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.

Методология и 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. rostombekowi* 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.

Объем и структура диссертации. Содержание диссертации изложено на 161 странице машинописного текста. Работа состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов, списка используемых сокращений, списка литературы и благодарностей. Библиографический список содержит 400 источников (38 на русском и 362 на иностранном языках). Рукопись проиллюстрирована 26 рисунками и содержит 14 таблиц.

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. Заведующей 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.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы, сформулирована цель и поставлены задачи, описаны научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы состоит из четырех частей. В первой части представлено описание феномена однополого размножения у позвоночных животных. Приводится характеристика наиболее часто встречающихся типов однополого размножения. Дана характеристика однополых популяций и проведено сравнение однополого и двуполого размножения. Представлен анализ геномных и цитогенетических механизмов однополого размножения, а также особенностей клонального размножения с позиций молекулярной и клеточной биологии, эволюционной генетики и экологии. Описана концепция географического партеногенеза, проверка которой на разных видах скальных ящериц является одной из задач диссертации. Вторая часть обзора посвящена партеногенезу у рептилий, в ней описывается происхождение и эволюция этого процесса у ящериц. Многие партеногенетические ящерицы, в том числе и представители рода *Darevskia*, образованы в результате актов гибридизации между близкими двуполыми видами. В обзоре также показано, что в результате такого способа могут быть образованы не только диплоидные, но и три-, тетраплоидные гибриды. В третьей части представлен обзор современных, широко используемых методов моделирования пространственного распространения видов. Показано преимущество использования MaxEnt для моделирования клональных видов, особенно в условиях горных экосистем, так как моделью используются только данные присутствия вида, размер выборки не является критическим, MaxEnt имеет слабую чувствительность к пространственной автокорреляции. Кроме этого показано, что модели, основанные на методе ординации, являются эффективными для исследования перекрывания, сходства и сдвига экологических ниш партеногенетических и родительских видов. В четвертой части дана характеристика объекта исследования – партеногенетической ящерицы *D. rostombekowi* (морфологические, цито и молекулярно-генетические особенности) и среды её обитания (географические карты, описание и фотографии типичных биотопов).

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для молекулярно-генетического исследования были взяты коллекционные образцы ДНК партеногенетического вида *D. rostombekowi* ($n = 42$) из четырех популяций, а так же

образцы родительских двуполых видов: *D. r. raddei* (n = 20) из семи популяций, *D. p. portschinskii* (n=15) и *D. p. nigrita* (n = 12) из двух популяций. Для постановки локус-специфической полимеразной цепной реакции были выбраны четыре микросателлитсодержащих локуса Du215, Du281, Du323 и Du47G, пригодные для исследования партеногенетических видов рода *Darevskia*. Получение продуктов амплификации и подготовка их к секвенированию проводились согласно стандартным протоколам с соблюдением всех норм и условий. Уникальные последовательности были депонированы в GenBank (KM573728–KM573762; HM014002–HM014003; KR559279KR559316; MK622868–MK622872). Анализ и сопоставление последовательностей проводились в программе MEGA v.7.0.21. Составление генотипов производилось путем сравнения и анализа комбинаций секвенированных аллельных вариантов каждого локуса в популяциях партеновидов.

Для создания SDM моделей было использовано 118 записей с географическими координатами присутствия партеновида *D. rostombekowi* 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.). Также в результате анализа литературных, полевых и музейных данных, было собрано 296 точек находок «материнского» вида *D. r. raddei* и 259 точек «отцовского» вида *D. portschinskii*. Анализ данных был выполнен с помощью 5 последовательных этапов: 1 – подготовка векторных данных точек находок и растровых данных предикторных климатических, топографических и ландшафтных переменных в среде ARC GIS 10.6.1; 2 – пространственное разреживание точек находок и предикторных переменных; 3 – определение параметров модели MaxEnt по информационному критерию AIC; 4 – построение двух групп моделей SDM и ENM; 5 – сравнительный анализ экологических ниш (ширины, сходства, перекрытия, сдвига) и количественных характеристик использования биотопов.

ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1 Структурная организация микросателлитсодержащих локусов изученных видов, генотипическое разнообразие и происхождение клональных линий *D. rostombekowi*

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 (42

особи) и двуполоых *D. r. raddei* (20 особей) и *D. portschinskii* (12 особей) 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 двуполоых родительских видов *D. r. raddei* и *D. portschinskii*. В таблице 1 представлены структурные различия аллельных вариантов четырех микросателлитсодержащих локусов – Du215, Du281, Du323 и Du47G партеновида *D. rostombekowi*.

Таблица 1 – Структурные вариации аллелей микросателлитных локусов Du215, Du281, Du323 и Du47G партеногенетического вида *D. rostombekowi*

Аллель	Длина (п.н.)	Последовательность микросателлитного кластера	Фиксированные нуклеотидные замены на флангах*
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'	ГТ (-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)
Du281(rost)1	265	5'(GATA) ₂ (GAGAT)(GATA) ₁₁ (GAT)(GATA) ₁₂ (TA)(GATA) ₃ '	Г (-84), А(-19), Т(+15), А(+25)
Du281(rost)2	261	5'(GATA) ₂ (GAGAT)(GATA) ₁₀ (GAT)(GATA) ₁₂ (TA)(GATA) ₃ '	Г (-84), А(-19), Т(+15), А(+25)
Du281(rost)3	253	5'(GATA) ₂ (GAGAT)(GATA) ₁₁ (GAT)(GATA) ₉ (TA)(GATA) ₃ '	Г (-84), А(-19), Т(+15), А(+25)
Du281(rost)4	191	5'(GATA) ₁₀ 3'	С (-84), G(-19), C(+15), G(+25)
Du323(rost)1	195	5'(AC) ₆ ...(GATA) ₆ (GAT)(GATA) ₂ ...(GA) ₄ 3'	С (-23), Т (+39)
Du323(rost)2	184	5'(AC) ₄ ...(GATA)(GGT)(GATA) ₃ (GAT)(GATA)...(GA) ₄ 3'	А (-23), С (+39)
Du47G(rost)1	180	5'(GATA) ₈ (GACA) ₄ (GATA) ₂ (GAT)(GATA) ₂ 3'	А(+7), А(+21), G(+52) Т (+58)
Du47G(rost)2	168	5'(GATA) ₉ (GACA)(GATA)(GAT)(GATA) ₂ 3'	Г(+7), Т(+21), С(+52) Т (+58)
Du47G(rost)3	168	5'(GATA) ₈ (GACA)(GATA) ₂ (GAT)(GATA) ₂ 3'	Т(+7), Т(+21), С(+52) Т (+58)
Du47G(rost)4	164	5'(GATA) ₈ (GACA)(GATA)(GAT)(GATA) ₂ 3'	Т(+7), Т(+21), С(+52) Т (+58)
Du47G(rost)5	152	5'(GATA) ₂ (GACA)(GATA) ₄ (GAT)(GATA) ₂ 3'	А(+7), А(+21), G(+52) Т (+58)

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

Сравнительный анализ микросателлитных кластеров, а также SNP партеновида и его родительских видов позволяет предположить набор наследуемых аллелей. Такие аллели позволяют установить анализ локусов Du281 и Du47G. Аллельные варианты Du281(rost)1–Du281(rost)3 локуса Du281 вероятно унаследованы партеновидом от «материнской» *D.r. raddei* с аллельным вариантом Du281(rad)3, обладающим наиболее близким по строению микросателлитным кластером и идентичным набором фиксированных замен (SNP-замен). Аллельный вариант Du281(rost)4 с SNP-заменами С (-84), G (-19), С (+15), G (+25) унаследован от *D. portschinskii* с аллельным вариантом Du281(port)6, обладающим таким же

набором нуклеотидных SNP-замен на флангах и аналогичным по строению микросателлитным кластером. 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 T (+7), T (+21), C (+52) T (+58) во всех случаях, и совпадают с аналогичными заменами у «материнского» вида *D. r. raddei*. Предположительно можно сказать, что это аллель Du47G (port)8, который имеет сравнительно схожий состав микросателлитного кластера с аллелью Du47G(rost)2. Поскольку все исследованные особи *D. rostombekowi* гетерозиготны по данному локусу, а гаплотип A(+7), A(+21), G(+52) T(+58) унаследован от «материнского» вида *D. r. raddei*, то гаплотип T(+7), T(+21), C(+52), T(+58), видимо, унаследован от «отцовского» вида *D. portschinskii*.

Генотипическое разнообразие исследованных популяций D. rostombekowi. Выявленные комбинации аллелей четырех локусов позволяют установить индивидуальный генотип для каждой из 42 особей *D. rostombekowi*. По данным SNP и микросателлитных вариантов было выявлено семь генотипов, различающихся по частоте встречаемости в популяциях и географическому распределению. Предполагается, что особи с одинаковыми генотипами образуют отдельную клональную линию. Мажорный клон (G1), был установлен у 24 особей (57% от всех исследованных особей) и представлен в трех популяциях – Гош, Папанино, Спитак. Клон с генотипом 2 (G2) встречался у 7 особей (16,6%). Клоны с генотипами G3 (5 особей–11,9%) и G4 (3 особи–7,14%) были обнаружены только в изолированной популяции Цовак. Остальные генотипы (G5, G6 и G7), были представлены только одной особью (2,4%) и встречались в популяциях Гош, Папанино, Спитак. Проведенный анализ выявил мультиклональную структуру популяций партеновида *D. rostombekowi*, что опровергает гипотезу о моноклональности данного вида, основанную на изучении аллозимных локусов.

Происхождение клональных линий (генотипов) D. rostombekowi. Генотипы G1–G7 отличались друг от друга только последовательностью микросателлитного кластера. Отсутствие вариаций SNP по всем исследованным локусам указывает на единичный акт гибридизации, при котором, согласно установленным последовательностям микросателлитного кластера, участвовала одна особь двуполого вида *D. r. raddei* («материнский вид») и одна особь *D. portschinskii* («отцовский вид»). Редкие генотипы, обнаруженные у единичных особей в популяциях, вероятно, являются мутационными производными основного (представленного большим числом особей и распространенного в трех из четырех исследованных популяциях) генотипа. Как видно из рисунка 1 – генотипы G2 и G7 отличаются от генотипа G1 одной GATA мутацией в микросателлитном кластере по одному из 4 локусов.

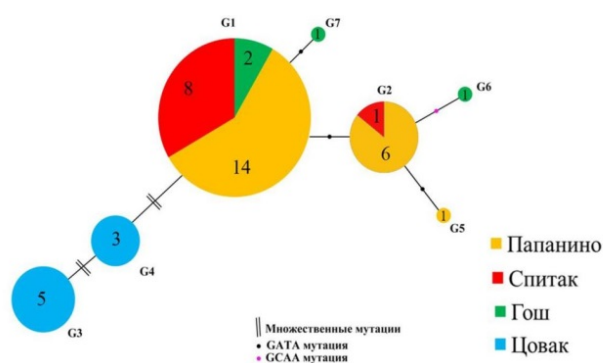


Рисунок 1 – Схематическое изображение, отражающее взаимоотношения между генотипами G1–G7 в исследованных популяциях *D. rostombekowi*. Числа указывают количество особей с данным генотипом в популяции. Цветами обозначены исследованные популяции.

Такая же картина наблюдается между генотипами G2 и G5. Генотип G6, хоть и представлен в популяции Гош, однако имеет сходство с генотипом G2 (представленным в популяциях Спитак и Папанино) за исключением делеции одного GCAA звена в локусе Du215. Несмотря на то, что генотипы G3 и 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. rostombekowi* и его двуполых родительских видов

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 ($B_{ind} \pm SD$) для каждой из SDM моделей распространения видов. Вклады переменных для различных видов представлены в таблице 2. Установлено, что четыре переменные: средняя температура в самой сухой четверти года, сумма осадков в самой тёплой четверти года, солнечная радиация и расстояние до дорог являются важными для всех трех изучаемых видов. Набор переменных, определяющих пригодные места обитания, прежде всего, включает характеристики термических условий сухой четверти года, диапазон суточной вариации температуры и приток солнечной радиации, которые обеспечивают важный для размножения ящериц уровень прогреваемости грунта. Также для всех трех видов играют роль суммарные осадки в тёплой четверти года и расстояние до дорог. Партеновид в большей степени зависим от показателей влажности

(сумма осадков в самой тёплой и холодной четвертях года), коэффициента вариации осадков, а также от изотермичности. Из восьми установленных важнейших переменных для *D. rostombekowi*, шесть также являются ключевыми для «отцовского» вида *D. portschinskii* и столько же для «материнского» *D. r. raddei* (Таблица 2). Тип растительности важен только для родительских двуполовых видов. 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.

Таблица 2. Важнейшие предикторные переменные, определяющие распространение *D. rostombekowi* и его родительских 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 (Изотермичность) (%)	10.4	9.1	12.4	21.6	1.2	2.2
C_TAnR (Годовая амплитуда температуры) (°C)	3.7	7.2	2	10.9	1.7	1.7
C_MeanTDrQ (Средняя температура самой сухой четверти года) (°C)	26.7	46.2	8.3	5.5	5	4.3
C_PCofVar (Коэффициент вариации осадков) (%)	17	7.1	3.9	2.7	1.8	9.1
C_PWarmQ (Сумма осадков в самой тёплой четверти года) (mm)	10.9	2.1	33.4	27.6	4.4	9.5
C_PColdQ (Сумма осадков в самой холодной четверти года) (mm)	5.4	16.8	1.1	4.8	10.1	17.6
C_SRad (Солнечная радиация) (kJ m ⁻² день ⁻¹)	17	10.4	19.2	22.7	34.3	42
T_EL (Высота над уровнем моря) (m)	0.1	0.4	8.5	3	1.7	2
L_DSU (Расстояние до населенных пунктов в городской черте) (m)	0.1	0	0.6	0	7.4	2.3
L_DHW (Расстояние до дорог) (m)	6.2	0	6.4	0.3	26	6.3
L_VEG (Тип растительности)	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)	

*PC– процент вклада, **PI– процент перестановочной важности. Жирным цветом выделены переменные, значимые для каждого вида.

Карты пригодных местообитаний партеногенетического *D. rostombekowi* и родительских двуполовых видов. На основе десяти реализации моделей распространения (SDM) для каждого вида в отдельности, были созданы карты пригодных местообитаний партеногенетического вида *D. rostombekowi* и родительских двуполовых видов *D.portschinskii* и *D.r.raddei* (Рис. 2). Карта распространения партеновида *D. rostombekowi* (Рис. 2 А) указывает, что наиболее пригодные местообитания (с вероятностью >0.6) в основном расположены на севере Армении, включая все известные места обитания (Севан, Спитак, Гош, Дилижан, Иджеван-Ноемберян), а также новые небольшие места обитания в западной части оз. Севан, в восточной части Нагорного Карабаха и в северной части Армении на границе с Грузией.

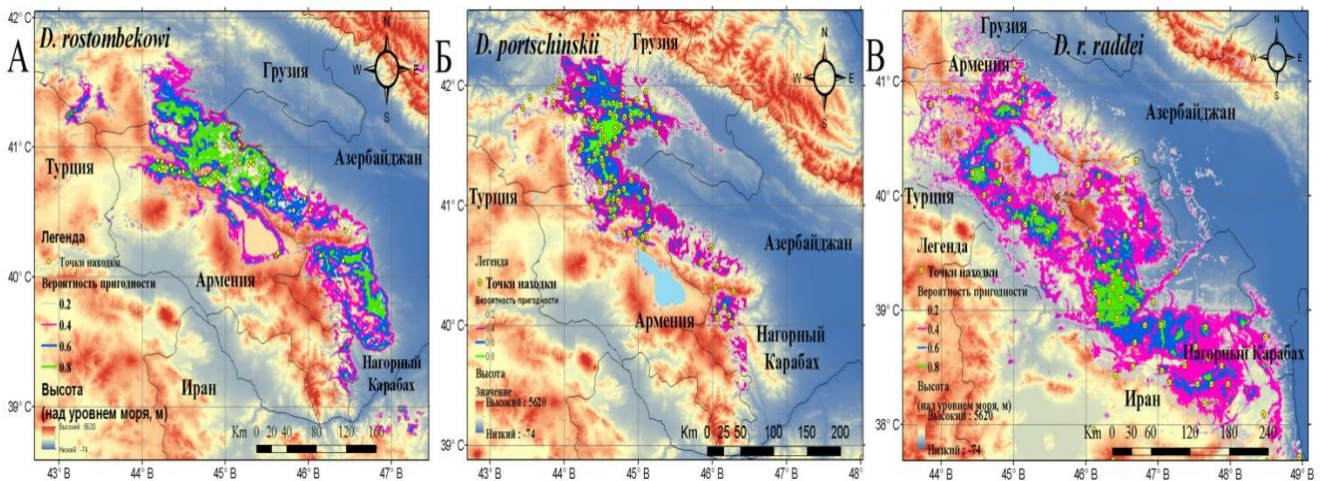


Рисунок 2 – Карты пригодных местообитаний партеногенетического вида *D. rostombekowi* (А) и родительских двуполовых видов *D. portschinskii* (Б) и *D. r. raddei* (В).

Пригодные места обитания *D. portschinskii* (Рис. 2Б) лежат в южной части Грузии, северо-восточной Армении, 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. 2В) из трех изученных видов. Его ареал начинается с севера Армении вблизи границы с Грузией, охватывает северную границу Армении с Азербайджаном и Нагорный Карабах. В южной части Армении потенциальный ареал вида доходит до границы с Турцией и Ираном, а так же идет восточнее по территории Ирана.

3.3 Сравнительный анализ моделей экологических ниш (ENM) партеногенетического и родительских видов: ширина, сходство, перекрытие, сдвиг

Оценка ширины ниш показала, что наибольшая ширина наблюдается у *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* – $N_b = 0.60 (\pm 0.08)$. Анализ сходства и перекрытия ниш «дочернего» *D. rostombekowi* и «материнского» видов *D. r. raddei*, а также *D. rostombekowi* и «отцовского» вида *D. portschinskii* показал, что реализованная ниша *D. rostombekowi* разделяется на две зоны по высоте (Рис 3А). По переменной «осадки тёплой четверти года» она незначительно меньше по сравнению с *D. portschinskii*. Реализованная ниша *D. rostombekowi* включают область, которая расположена внутри диапазона реализованной ниши *D. r. raddei* по высоте, а по переменной «осадки тёплой четверти года» сдвинут в сторону их увеличения (Рис. 3Г).

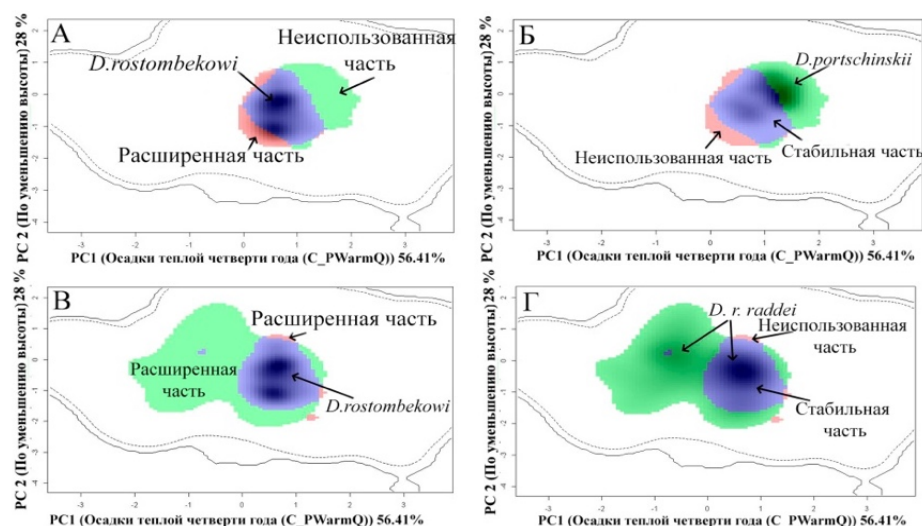


Рисунок 3 – Перекрытие экологической ниши *D. rostombekowi* с нишами родительских видов *D. portschinskii* и *D. r. raddei* в плоскости главных компонент, где А и Б показывают перекрытие ниш *D. rostombekowi* и *D. portschinskii* в плоскости главных компонент, В и Г – перекрытие ниш *D. rostombekowi* и *D. r. raddei*. Затемненные области показывают плотность встречаемости *D. rostombekowi* (А, В), *D. portschinskii* (Б), *D. r. raddei* (Г). Сплошные и пунктирные линии иллюстрируют 100% и 90% области доступной среды соответственно.

Количественная оценка мер перекрытия ниш с использованием индекса Шонера (Schoener's D) представлена в таблице 3.

Таблица 3. Перекрытие экологических ниш партеногенетического вида *D. rostombekowi* с родительскими двупольными видами (*D. r. raddei* и *D. portshinskii*) 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

Сравнение с использованием индекса Шонера показало, что *D. rostombekowi* практически в равной степени использует экологические ниши своих родителей, и существует незначительное расширение (E) относительно «материнского» вида *D. r. raddei* и чуть большее относительно «отцовского» вида *D. portschinskii*. Из таблицы 3 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 статистически значимого различия 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. Высокий показатель перекрытия ниш *D. rostombekowi* и родительских видов, а также незначительное расширение ареала клонов относительно своих двуполых родителей позволяет утверждать о наличии большого количества вероятных зон симпатрии.

Оценка значимости сдвига экологических ниш. Проведенный анализ достоверности сдвига центроидов ниш с помощью множественного критерия Тьюки показал, что центроиды ниш *D. rostombekowi* занимают промежуточное положение по сравнению с родительскими видами вдоль градиентов трех предикторных переменных: годовой суммы осадков, суммарными осадками теплого квартала года и солнечной радиации. «Маргинальные» положения (вне зоны толерантности двуполых видов) занимают центроиды ниш партеновида по средней годовой температуре воздуха и суммарным осадкам в холодный квартал года, что существенно меньше, чем у родительских видов. По коэффициенту вариации осадков *D. rostombekowi* значимо отличается от родительских видов и предпочитает более влажные места. Местообитания *D. rostombekowi* по коэффициенту изотермичности и годовому диапазону изменения температуры значимо отличаются от «материнского» вида *D. r. raddei*, но не отличаются от «отцовского» вида *D. portschinskii*. По высоте ниже всех обитает «отцовский» вид *D. portschinskii* (1079 ± 33 м), выше всех «материнский» вид *D. r. raddei* (1472 ± 40). Высотное распространение *D. rostombekowi* соответствует промежуточному положению (1418 ± 45). Наименьшим расстоянием до дорог характеризуются местообитания «дочернего» вида *D. rostombekowi*, а самые удаленные от дорог местообитания использует «отцовский» вид *D. portschinskii*. По этой переменной материнский вид занимает промежуточное положение.

Анализ сдвига центроидов ниш разных популяций. Результаты сравнения центроидов ниш объединенных северных популяций Гош, Спитак и Дилижан (Группа 1) и изолированной популяции Цовак (Группа 2) представлены на рисунке 4. Из этого рисунка следует, что экологические условия южной популяции Цовак статистически значимо различаются от северных популяций по следующим предикторам: средней температуре (А), суммарными осадками тёплой четверти года (Г), средней солнечной радиацией (Д), коэффициентом вариации осадков (Ж), изотермичностью (Б) и высотой над уровнем моря (З). Южная популяция от северных не отличается только по расстоянию до дорог (В) и по стандартному отклонению температуры (Е).

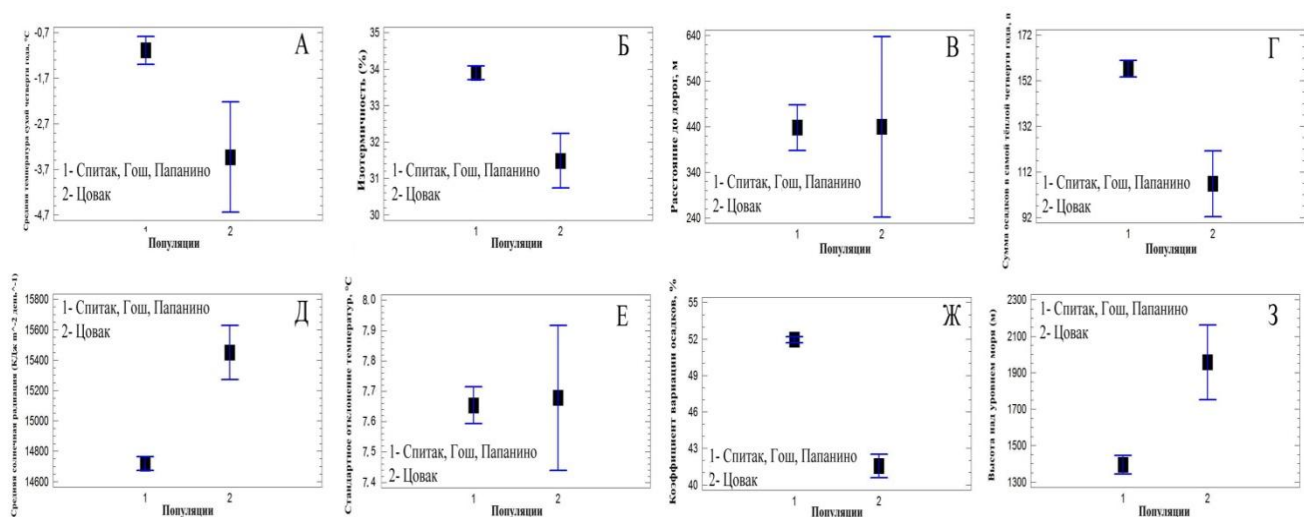


Рисунок 4 – Сравнение средних значений (центроидов) предикторных переменных северных популяций и изолированной популяции Цовак.

Оценка биотопической приуроченности и разнообразия использования биотопов. Сравнительный анализ предпочтительных типов растительности (качественный предиктор) показал, что *D. portschinskii* значительно шире использует лесные биотопы (86%), чем *D. rostombekowi* (62 %) и *D. r. raddei* (65%). *Darevskia rostombekowi* приурочена к горным лугам и урбанизированным биотопам в большей степени (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». Партеновид *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).

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

Для проверки условий выполнения географического партеногенеза был проведен сравнительный анализ ширины экологических ниш партеногенетических и их родительских двуполовых видов, поскольку в концепции географического партеногенеза предполагается, что родительские виды имеют более широкую экологическую нишу, чем дочерние клоны. Сравнительный множественный анализ показал, что ширины ниш в многомерном пространстве важнейших переменных ширины ниш видов разные (таблица 4).

Таблица 4 – Ширина экологических ниш партеновидов *D. rostombekowi*, *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis* и их родительских двуполовых видов, где N_b – ширина ниши.

Сравнение характеристики экологических ниш <i>D. rostombekowi</i> и родительских видов	
<i>D. rostombekowi</i>	$N_b=0.6 (\pm 0.08)$, n=118
<i>D. r. raddei</i>	$N_b= 0.86(\pm 0.9)$, n=296
<i>D. portschinskii</i>	$N_b=1.21(\pm 0.17)$, n=259
Сравнение характеристики экологических ниш <i>D. armeniaca</i> и родительских видов	
<i>D. armeniaca</i>	$N_b=1.27(\pm 0.17)$, n=187
<i>D. mixta</i>	$N_b=0.48 (\pm 0.08)$, n=58
<i>D. valentini</i>	$N_b=1.1 (\pm 0.11)$, n=107
Сравнение характеристики экологических ниш <i>D. dahli</i> и родительских видов	
<i>D. dahli</i>	$N_b=0.86(\pm 0.12)$, n=165
<i>D. portschinskii</i> и <i>D. mixta</i> представлены выше	
Сравнение характеристики экологических ниш <i>D. unisexualis</i> и родительских видов	
<i>D. unisexualis</i>	$N_b= 0.66(\pm 0.11)$, n=89
<i>D. r. nairensis</i> (<i>D. valentini</i> представлен выше)	$N_b= 0.72(\pm 0.11)$, n=133

n – размер выборки (кол-во точек находок)

Результаты сравнительного анализа ширины ниш можно представить в виде следующей схемы:

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. $N_b D. valentini > N_b D. unisexualis \leq N_b D. r. nairensis$.

Таким образом, концепция географического партеногенеза полностью выполняется только для одного вида *D. rostombekowi*. Для остальных видов *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. unisexualis* наблюдается частичное выполнение условий данной концепции.

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. Согласно этой концепции возникающие однополые, ди-, три-, тетраплоидные гибридные формы рассматриваются как резерв эволюции при переходе к более высокому уровню ploидности и возможному возврату таких полиплоидных ящериц к обоеполюти при последующих гибридизациях (Куприянова, 2014). По этой причине, за последние полвека, изучению генетического и клонального разнообразия кавказских скальных ящериц уделяется большое внимание. Использованный в работе метод микросателлитного генотипирования позволяет точнее определить уровень клональной изменчивости в популяциях партеновидов. Например, такой подход был применен при анализе партеновида *D. dahli*, в популяциях

которого было установлено 11 клонов (Vergun et al., 2014). При анализе *D. armeniaca* было выявлено 13 клонов (Girnyk et al., 2018). Анализ партеновида *D. unisexualis* выявил 11 клональных линий (Vergun et al., 2020). Наш анализ партеновида *D. rostombekowi* также выявил, по меньшей мере, семь клональных линий, среди которых были отмечены как широко распространённые, так и единично установленные. Эти данные опровергают ранее сформулированную гипотезу о моноклональности данного вида (MacCulloch et al., 1997) и, к настоящему времени, можно утверждать, что все партеновиды рода *Darevskia* в той или иной мере мультиклональные. В пользу мультиклональности скальных ящериц также свидетельствуют результаты полевых исследований, которые выявили значимое морфологическое различие особей в разных популяциях на территории Армении и Азербайджана (Даревский, 1967; Uzzell, Darevsky, 1975).

4.2. Сценарии формирования клонов в популяциях партеногенетического вида

D. rostombekowi

Результаты анализа сценариев формирования клональных линий *D. rostombekowi* согласуются с гипотезой, которая была выдвинута ранее на основе данных аллозимного анализа (Moritz et al., 1989; Murphy et al., 1997). В рамках этой гипотезы, *D. rostombekowi* возник в результате одного акта межвидовой гибридизации с образованием одного основного клона и нескольких редких клонов. Отсутствие вариаций SNP по всем исследованным локусам указывает на единичный акт гибридизации, при котором, согласно установленным последовательностям микросателлитного кластера, участвовала одна особь двуполого вида *D.r. raddei* («материнский вид») и одна особь *D. portschinskii* («отцовский вид»). Редкие генотипы, обнаруженные у единичных особей в популяциях, вероятно, являются мутационными производными основного (представленного большим числом особей и распространённого в трех из четырех исследованных популяциях) генотипа (рисунок 1).

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

Построенные SDM для *D. rostombekowi* и его родительских видов показали, что четыре переменные: средняя температура самой сухой четверти года, сумма осадков в самой тёплой четверти года, солнечная радиация и расстояние до дорог являются важными факторами, определяющими их пространственное распространение (табл. 2). Узкий диапазон изменения ряда переменных (сумма осадков в самой тёплой и холодной четверти года, изотермичность) означает достаточно высокую чувствительность *D. rostombekowi* к изменению климата.

Важно отметить, что другой партеновид *D. dahli* схож с *D. rostombekowi* по важнейшим переменным, из пяти, установленных для *D. dahli* (полные названия переменных приведены в Таблице 2): C_ISOT, L_HighWay, C_PWarmQ, C_SRad и T_EL (Pertrosyan, 2020b) - четыре также являются важными и для *D. rostombekowi*. Это вероятно связано с происхождением от общего «отцовского» двуполого вида *D. portschinskii*. В результате сравнительного анализа *D. dahli* и «отцовского» *D. portschinskii*, было установлено, что все важнейшие переменные для *D. dahli*, актуальны также для *D. portschinskii*, за исключением типа растительности (L_VEG). В отличие от *D. rostombekowi*, которая в основном предпочитает горные леса и степи, пригодные местообитания *D. dahli* расположены в лесных и луговых биотопах. Данные различия в выборе местообитаний, вероятно, связаны с «материнским» для *D. dahli* двуполым видом *D. mixta*, ареал которого расположен в лесных зонах Грузии (Gabelaia et al., 2015; Pertrosyan et al., 2020b). Отдельного обсуждения заслуживает «материнский» двуполый 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, находящихся на ранней стадии дивергенции. Наш дополнительный анализ показал, что для *D. r. nairensis* характерен такой же набор важнейших переменных, что и для *D. r. raddei*, однако, такой качественный предиктор как биотопическая приуроченность у них различен. 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, что *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 двуполых видов с оптимальными параметрами SDM

Ареал *D. rostombekowi*, в отличие от других партеногенетических скальных ящериц, относительно небольшой и состоит из нескольких частей. Наибольшее присутствие вида определено в северной части Армении на границе с Грузией, а так же с Азербайджаном. Кроме того имеются локальные популяции, например популяция Цовак на юго-востоке

около озера Севан, а так же прогнозируются локальные популяции вдоль южной части оз. Севан (рисунок 2А). Ареал «отцовского» вида *D. portschinskii* охватывает долины среднего течения Куры в пределах центральной и южной Грузии, северную Армению и северо-западную часть Азербайджана (рисунок 2Б). SDM показывает наличие пригодных местообитаний в районах Шаумянской провинции Нагорного Карабаха. 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. 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. 2В). Также населяет районы к северо-западу от оз. Севан в окрестностях города Дилижан, где существуют зоны симпатрии с «дочерним» видом *D. rostombekowi* и «отцовским» *D. portschinskii*. Зоны контакта между родительскими двуполыми видами были также обнаружены нами на территории Нагорного Карабаха (Зуар). 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.

4.5 Экологические ниши партеногенетического вида *D. rostombekowi* и родительских двуполых видов: ширина, перекрывание, 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. Достоверные оценки сдвига экологических ниш показали, что *D. rostombekowi* занимает промежуточное или маргинальные положения вне зоны толерантности родительских двуполых видов. Аналогичные данные были получены ранее для партеновидов *D. dahli* и *D. armeniaca* (Petrosyan et al., 2019, 2020b) и в целом характерны для всех однополых видов. Экологическая пластичность клональных видов была показана экспериментально. В 1963 г. И.С. Даревский и Н.Н. Щербак интродуцировали *D. armeniaca* (преднамеренно) и *D. dahli* (непреднамеренно) из Армении на Украину (Даревский, Щербак, 1968; Даревский и др., 1998), где ящерицы 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

Ранее, при анализе географической изменчивости особей из северной популяции Спитак, южной популяции Цовак на территории Армении и Азербайджанской популяции около озера Гей-Гель, было установлено существенное различие между ними по ряду морфологических признаков, основным из которых являлась длина тела (Даревский, 1967). Предполагалось, что эти различия в значительной степени зависят от абиотических факторов среды. Проведенный нами расширенный анализ генетической структуры клонов, морфологических признаков особей, термобиологии и ведущих абиотических факторов среды подтвердил эту гипотезу. В частности, результаты молекулярно-генетического анализа клонального разнообразия в популяциях партеновида *D. rostombekowi* выявили генотипы G3 и G4, характерные для изолированной популяции Цовак, и неустановленные в других изученных местах. Результаты анализа морфометрических признаков особей из трех популяций Цовак, Дилижан и Спитак согласуются с предложенной Даревским гипотезой о взаимосвязи экологических условий и морфологических признаков у партеногенетических клонов. Анализ размера тела указывает, что в среднем длина тела ящериц из изолированной южной популяции «Севан» (56.8 ± 10.81 мм) статистически больше ($F = 23.68$, $p < 0.0001$), чем у ящериц из северных популяций (49.0 ± 10.78 мм). Это различие согласуется с данными термобиологии. Сравнение температуры тела *D. rostombekowi* в полевых условиях показало достоверные популяционные различия: 27.9 ± 2.44 °C (Дилижан) и 30.9 ± 2.27 (Цовак) ($t = -8.6$, $p \ll 0.001$). Лабораторные исследования показали, что особи из этих популяций предпочитают температурный режим, характерный для их природных местообитаний (Петросян, 2018). В целом справедливость этой гипотезы согласуется с выявленным нами сдвигом центроидов ниш по ведущим абиотическим факторам. Наши оценки показали, что экологические условия южной популяции Цовак статистически значимо отличаются от северных популяций по следующим предикторам: средней температуре и суммарными осадками тёплой четверти года, средней солнечной радиацией, коэффициентом вариации осадков, изотермичностью и высотой над уровнем моря (Рис. 4).

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

В литературе представлено несколько гипотез для описания механизмов, лежащих в основе сосуществования двуполых и партеногенетических форм в рамках концепции

географического партеногенеза (ГП) (Peck et al., 1998). Среди них наиболее известными являются модели “общего назначения генотипа” (GPG) и “замороженной” вариации ниши (FNV) (Vrijenhoek, Parker, 2009). Модель GPG предполагает выполнение следующих положений: 1) характеристики двуполой популяции 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 двуполоыми родительскими видами; 3) естественный отбор будет отдавать предпочтение клонам с более широкой толерантностью. Наши результаты и существующие литературные данные свидетельствуют о неплохой согласованности модели GPG для *D. rostombekowi*, *D. armeniaca*, *D. dahli* и *D. unisexualis*. Модель FNV предполагает выполнение следующих возможных отношений между клоновыми и двуполоыми формами: 1) стабильное сосуществование, при котором клоны с обширным перекрытием с двуполовыми видами устраняются естественным отбором, но более разнородные клоны способны сохраняться; 2) исключение родительского вида, при котором он вытесняется клонами, воспроизводимыми с высокой скоростью. Однако FNV модель не предполагает сосуществования двуполого вида с большим количеством клонов, образованных в результате нескольких независимых актов гибридизации, поскольку их объединенная ниша может подавить двуполой вид (Vrijenhoek 1979, 1984; Weeks, 1993). Возможно, по этой причине *D. mixta* был вытеснен из нативного ареала большим количеством клонов *D. armeniaca* и *D. dahli*, которые были установлены в этом регионе (Vergun et al., 2014, Girnyk et al., 2018). Как было отмечено выше, в рамках модели FNV предполагается, что родительские виды имеют более широкую экологическую нишу, чем дочерние клоновы формы. Наши результаты показывают, что это условие выполняется только для *D. rostombekowi* (Таблица 4). В целом можно утверждать, что в концепции ГП в основном учитываются клоны, состоящие из нескольких клонов линий, возникших в результате одного или множественных актов межвидовой гибридизации с вымиранием менее толерантных клонов в пространстве и во времени. Это означает, что ГП является лишь частичным объяснением сосуществования долгоживущих изучаемых клонов форм, и не исключены другие пост-мутационные и экологические механизмы, которые играют важную роль в обеспечении сосуществования этих ящериц. Следует отметить, что модели GPG и FNM хотя и не описывают такие механизмы, но выполнение условий этих моделей для *D. rostombekowi* означает более поздний срок возникновения этого партеновида по сравнению с другими клоновыми формами этого рода. Из этого также следует, что выполнение условий ГП, по-видимому, происходит только на начальных стадиях возникновения клонов форм. Нарушение условий ГП на

последующих стадиях связано с экологической пластичностью партеновидов и расширением набора пригодных местообитаний, которые являются маргинальными для родительских двуполых видов.

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 двуполых 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 двуполых видов. Установлено, что индекс разнообразия биотопов, используемых партеновидом, значительно больше, чем у родительских двуполых видов.

4. Впервые создан комплексный подход для построения моделей пространственного распространения (SDM) и реализованных экологических ниш (ENM) *D. rostombekowi* и родительских двуполых 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 двуполых 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.

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

1. **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.

2. 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.

3. Омельченко, А. В. Выявление генотипических изменений у партеногенетических ящериц *Darevskia armeniaca* (Mehely), интродуцированных из Армении на Украину / А. В. Омельченко, А. Е. Гирнык, **Ф. А. Осипов**, В. Г. Петросян, А. А. Вергун, А. П. Рысков // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – Т. 9. – № 2. – С. 102–115.

4. Ryskov, A. P. The origin of multiple clones in the parthenogenetic lizard species *Darevskia rostombekowi* / A. P. Ryskov, **F. A. Osipov**, A. V. Omelchenko, S. K. Semyenova, A. E. Girnyk, V. I. Korchagin, A.A. Vergun, R. Murphy // PloS ONE. – 2017. – V. 12. – №. 9. DOI: 10.1371/journal.pone.0185161.

5. Petrosyan, V. G. New records of *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909) and *Darevskia valentini* (Boettger, 1892) (Squamata, Sauria, Lacertidae) from Armenia and updated geographic distribution maps / V. G. Petrosyan, **F. A. Osipov**, V. V. Bobrov, N. N. Dergunova, F. D. Danielyan, M. S. Arakelyan // Check List. – 2019. – V. 15 – №. 1. – P. 21–31. DOI: 10.15560/15.1.21.

6. 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, A. Omelchenko, F. Danielyan, M. Arakelyan // Salamandra. – 2019. – V. 55. – №. 3. – P. 173–190.

7. 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. – 2020. – V. 8. DOI: 10.3897/BDJ.8.e56030.

8. 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. – 2020. – V. 8. – №. 8. – P. 1329. – DOI: 10.3390/math8081329.

9. Spangenberg, V. Meiotic synapsis of homeologous chromosomes and mismatch repair protein detection in the parthenogenetic rock lizard *Darevskia unisexualis* / V. Spangenberg, M. Arakelyan, E. Galoyan, I. Martirosyan, A. Bogomazova, E. Martynova, M. Cioffi, T. Liehr, A. Al-Rikabi, **F. Osipov**, V. Petrosyan, O. Kolomiets // Mol Reprod Dev. – 2021. – V. 88. – P. 119–127. DOI: 10.1002/mrd.23450.

10. **Осипов, Ф. А.** Генетическая изменчивость и потенциальный ареал *Darevskia rostombekowi* в Закавказье / **Ф. А. Осипов**, А. А. Вергун, М. С. Аракелян, Р. К. Петросян, Н. Н. Дергунова, Л. А. Неймарк, В. Г. Петросян // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2021. – № 6. – С. 602–614. DOI: 10.31857/S1026347021050103.

Монографии:

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

Материалы и тезисы конференций:

1. Гирнык А.Е. Использование микросателлитных маркёров для популяционно-генетического анализа партеновида *Darevskia armeniaca* / А.Е. Гирнык, **Ф.А. Осипов**, А.В. Омельченко, А.А. Вергун // Тезисы XXVI Зимней молодёжной научной школы «Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии». (Москва, 10-14 февраля 2014 г.) – 2014. – С. 41.
2. Гирнык, А.Е. Молекулярно-генетическая характеристика микросателлитного локуса Du215 у однополого вида ящериц *Darevskia armeniaca* (сем. *Lacertidae*) / А.Е. Гирнык, **Ф.А. Осипов**, А.В. Омельченко, В.И. Корчагин, Н.М. Кутузова, А.А. Вергун // Труды научной конференции и круглого стола, посвященные приоритетным исследованиям в области естественных наук. Сборник материалов. (Москва: МПГУ, 24-25 марта 2014 г.) – 2014. – С. 96–98.
3. Омельченко, А.В. Создание математической модели генетико-популяционной структуры партеновидов / А.В. Омельченко, **Ф.А. Осипов**, А.Е. Гирнык, В.И. Корчагин, Н.М. Кутузова, А.А. Вергун // Труды научной конференции и круглого стола, посвященные приоритетным исследованиям в области естественных наук. Сборник материалов. (Москва: МПГУ, 24-25 марта 2014 г.) – 2014. – С. 93–95.
4. **Осипов, Ф.А.** Клональное разнообразие партеногенетических ящериц *Darevskia rostombekovi* / **Ф.А. Осипов**, А.А. Вергун // Материалы IX Московской научно-практической конференции «Студенческая наука». (Москва, 27-28 октября 2014 г.) – 2014. – С. 758–759.
5. **Осипов, Ф.А.** Генотипическое разнообразие клонально размножающихся рептилий *Darevskia rostombekovi* / **Ф.А. Осипов**, А.Е. Гирнык, Г.А. Севастьянова, Н.М. Кутузова, А.В. Омельченко, А.А. Вергун, А.П. Рысков // Тезисы XXVI Зимней молодёжной научной школы «Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии». (Москва, 10-14 февраля 2014 г.) – 2014. – С. 18.
6. Гирнык, А.Е. Генетические процессы на молекулярном, организменном и популяционном уровнях организации у кавказских скальных ящериц *Darevskia valentini* по данным молекулярного маркирования геномов / **Ф. А. Осипов**, А. Е. Гирнык, А. А. Вергун, А. В. Омельченко // Тезисы докладов VI Съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС) и ассоциированные генетические симпозиумы. (Ростов-на-Дону, 15–20 июня 2014 г.) – 2014. – С. 21.
7. **Осипов, Ф.А.** Изменения генетико-популяционной структуры и мутационные процессы в гипервариабельных локусах геномов при интродукции популяций кавказской скальной ящерицы *Darevskia armeniaca* из Армении на Украину / **Ф. А. Осипов**, А. Е. Гирнык, А. А. Вергун, А. В. Омельченко // МАКС Пресс. (Москва: МГУ, 13–17 апреля 2015 г.) – 2015. – С.121–122.
8. Рысков, А.П. Геномика однополых позвоночных – партеногенетических видов ящериц рода *Darevskia* / А.П. Рысков, А.А. Вергун, А.Е. Гирнык, **Ф.А. Осипов**, С.К. Семенова, А.В. Омельченко, В.Г. Петросян, В.И. Корчагин // Материалы международной конференции «Хромосома 2015». – (Новосибирск, 24–28 августа 2015 г.) – 2015. – С. 152–153.
9. **Осипов, Ф.А.** Генетическая дифференциация комплекса ящериц *Darevskia raddei* на основании данных микросателлитного анализа / **Ф.А. Осипов**, А.Е. Гирнык, А.А. Вергун, А.В. Омельченко // Тезисы XXVII Зимней молодёжной научной школы «Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии». (Москва, 9-12 февраля 2015 г.) – 2015. – С. 32.
10. **Osipov, F.** Clonal variation in the parthenogenetic lizard species *Darevskia rostombekowi* (Lacertidae) / **F. Osipov**, A. Vergun, A. Ryskov // Book of Abstracts of 9th Symposium on the Lacertids of the Mediterranean Basin & 1st Symposium on Mediterranean Lizards. (Limassol, Cyprus, 20-23 July 2016) – 2016. – P. 29.
11. **Осипов, Ф.А.** Определение клональных линий гибридного и мутационного происхождения в популяциях партеновида *Darevskia rostombekowi* / **Ф.А. Осипов**, А.А. Вергун // Современные проблемы биологической эволюции: материалы III Международной конференции, к 130-летию со дня рождения Н. И. Вавилова и 110-летию со дня основания

- Государственного Дарвиновского музея. (Москва, 16-20 октября 2017 г.) – 2017. – С. 144–146.
12. **Osipov, F.** Genetic structure and ecological characteristics of local populations of rock lizard *Darevskia dahli* in Armenia / **F. Osipov**, A. Vergun, V. Petrosyan // Book of Abstracts of 10th Symposium on the lacertid lizards of the Mediterranean Basin & 2nd Symposium on the lizards of the Mediterranean Basin. (Tel Aviv, Israel, 18-21 July 2018) – 2018. – P. 44.
 13. **Осипов, Ф.А.** Генетическая структура и анализ ключевых абиотических параметров среды партеновида *Darevskia dahli* / **Ф.А. Осипов**, А.А. Вергун, В.В. Бобров, В.Г. Петросян // Тезисы докладов Юбилейной XX Международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России». (Махачкала, 6-8 ноября 2018 г.) – 2018. – С. 485–487.
 14. **Осипов, Ф.А.** Определение клонального разнообразия в популяциях партеногенетического вида ящериц *Darevskia rostombekowi* на территории Армении / **Ф.А. Осипов**, А.А. Вергун // Тезисы XXXI Зимней молодежной научной школы «Перспективные направления физико-химической биологии и биотехнологии». (Москва, 11-14 февраля 2019 г.) – 2019. – С. 70.
 15. Петросян, В.Г. Картирование потенциальных ареалов и сравнительный анализ экологических ниш скальных ящериц *Darevskia dahli* и родительских видов (*D. portschinskii* и *D. mixta*) на основе данных находок и комплекса моделей пространственного распределения / В.Г. Петросян, **Ф.А. Осипов**, В.В. Бобров, Л.А. Неймарк, М.С. Аракелян // VII Всероссийская конференция с международным участием «Горные экосистемы и их компоненты». (Нальчик, 15-20 сентября 2019 г.) – 2019. – С. 11–12.
 16. Петросян, В.Г. Сходства и различия экологических ниш партеногенетических видов скальных ящериц *Darevskia dahli*, *D. armeniaca* и их родительских видов *D. valentini*, *D. portschinskii* и *D. mixta* на основе анализа комплекса моделей пространственного распределения / В.Г. Петросян, **Ф.А. Осипов**, В.В. Бобров, Ф.Д. Даниелян, М.С. Аракелян // Шестая Национальная научная конференция с международным участием “Математическое моделирование в экологии”. (Пушино, 26-29 сентября, 2019 г.) – 2019. – С. 160–162.
 17. **Осипов, Ф.А.** Моделирование распределения партеногенетического вида *Darevskia rostombekowi* (Darevsky, 1957) на территории Армении: генетические и экологические особенности популяций / **Ф.А. Осипов**, Л.А. Неймарк, А.А. Вергун, М.С. Аракелян, В.Г. Петросян // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Материалы Второй международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран, посвященной 100-летию отделения герпетологии Зоологического института РАН. (Санкт-Петербург, 25-27 ноября 2019 г.) – 2019. – С. 67.
 18. **Осипов, Ф.А.** Экологическая и генетическая характеристики однополых и двуполых видов ящериц рода *Darevskia* / **Ф.А. Осипов**, В.В. Бобров, Н.Н. Дергунова, Л.А. Неймарк, А.А. Вергун, М.С. Аракелян, Петросян В.Г. // В книге: Информационные технологии в исследовании биоразнообразия. Материалы III Национальной научной конференции с международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения академика РАН П. Л. Горчаковского. (Екатеринбург, 5-10 октября 2020 г.) – 2020. – С. 418–420.
 19. Петросян, В.Г. Анализ пространственного распределения зон симпатрии однополых и двуполых видов кавказских скальных ящериц рода *Darevskia* / В.Г. Петросян, **Ф.А. Осипов**, В.В. Бобров, Н.Н. Дергунова, Ф.Д. Даниелян, М.С. Аракелян // Коллективная монография по материалам XXII Международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России». (Грозный, 04-06 ноября 2020 г.) – 2020. – С. 341–346.
 20. **Осипов, Ф.А.** Реконструкция ареалов партеногенетических и их родительских двуполых видов скальных ящериц рода *Darevskia* в позднем плейстоцене, голоцене и моделирование динамики ареалов под воздействием глобальных климатических изменений / **Ф.А. Осипов**, В.В. Бобров, Н.Н. Дергунова, М.С. Аракелян, В.Г. Петросян // Вопросы герпетологии: VIII съезд Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии». (Звенигород, 3–9 октября 2021 г.) – 2021. – С. 204.