

**ПОСТРОЕНИЕ МОДЕЛЕЙ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ  
И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ  
И РОДИТЕЛЬСКИХ ВИДОВ РОДА *DAREVSKIA*  
НА ОСНОВЕ МНОГОЛЕТНИХ ДАННЫХ УЧЕТА  
И КЛИМАТИЧЕСКИХ, ТОПОГРАФИЧЕСКИХ  
И ЛАНДШАФТНЫХ ПРЕДИКТОРОВ**

Петросян В. Г.<sup>1</sup>, Осипов Ф. А.<sup>1</sup>, Бобров В. В.<sup>1</sup>, Дергунова Н. Н.<sup>1</sup>,  
Омельченко А. В.<sup>1</sup>, Даниелян Ф. Д.<sup>2</sup>, Аракелян М. С.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Москва, Россия*

<sup>2</sup>*Ереванский государственный университет, Ереван, Армения*

**DEVELOPMENT OF SPECIES DISTRIBUTION  
AND RELIZED NICHES MODELS OF PARTENOGENETIC  
AND PARENTAL SPECIES OF THE GENUS *DAREVSKIA*  
BASED ON LONG TERM MONITORING DATA AND CLIMATE,  
TOPOGRAPHIC AND LANSCAPE PREDICTORS**

Petrosyan V. G.<sup>1</sup>, Osipov F. A.<sup>2</sup>, Bobrov V. V.<sup>2</sup>, Dergunova N. N.<sup>2</sup>,  
Omelchenko A. V.<sup>2</sup>, Danielyan F. D.<sup>3</sup>, Arakelyan M. S.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russia,*

*ORCID: [0000-0002-7483-5102](https://orcid.org/0000-0002-7483-5102)*

<sup>2</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russia,*

<sup>3</sup>*Yerevan State University, Yerevan, Armenia*

Corresponding e-mail: [petrosyan@sevin.ru](mailto:petrosyan@sevin.ru)

**Summary:** an integrated approach for constructing maps of suitable habitats and ecological niches of parthenogenetic and their parental species of the genus *Darevskia* in the Caucasus is presented. It is shown that this approach is a powerful tool for analyzing species-specific requirements of lizards for the habitat and differentiating their niches in the multidimensional space of predictor variables.

**Keywords:** *Darevskia*, GBIF, distribution range, niches, SDM, RNM, prediction, modelling

В настоящее время установлено, что облигатный партеногенез очень редок у позвоночных животных, и среди рептилий он известен только у 0.46 % видов (Fujita, Moritz, 2010). При облигатном партеногенезе женские половые клетки (яйцеклетки) развиваются во взрослом организме без оплодотворения (Darevsky et al., 1985; Kearney et al., 2009). Переход от полового размножения к партеногенезу возможен благодаря как минимум двум генетическим особенностям. Во-первых, развитие зиготы начинается и протекает независимо от факта оплодотворения самцом и наличия сперматозоидов. Во-вторых, мейоз модифицирован так, чтобы поддерживать ploidy дочернего организма. Рептилии являются единственными

среди хордовых, у которых некоторые виды размножаются партеногенезом. Пресмыкающиеся, преодолев ограничения полового размножения, представляют в связи с этим значительный интерес в качестве объектов для изучения особенностей экологии и эволюции истинного партеногенеза. Стадии однополого размножения, хоть и происходят быстрее, чем этапы полового процесса, однако порождают проблемы, с которыми сталкиваются партеногенетические линии организмов: это накопление вредных мутаций и наличие устойчивых паразитарных инфекций. Тем не менее, партеногенетические линии, долгое время сосуществующие с близкими бисексуальными «родственниками», являются исключительными объектами исследования, позволяющими выявить ключевые биологические особенности, обеспечивающие долгосрочное эволюционное сохранение однополых форм. Поэтому один из важных вопросов экологии и эволюции партеногенетических линий – выявление механизмов сосуществования бисексуальных и однополых форм. Несмотря на определенные успехи в изучении однополого размножения, происхождения и эволюции партеногенеза у рептилий, клонального разнообразия и гипервариабельных последовательностей геномов, для многих партеногенетических видов (*D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*, *D. unisexualis*, *D. uzzelli*, *D. saphirina*, *D. bendimahiensis*) а также родительских (*D. valentini*, *D. portschinskii*, *D. raddei*, *D. mixta*) (Uzzell, Darevsky, 1975; Moritz et al., 1992; MacCulloch et al., 1995; Murphy et al., 2000; Freitas et al., 2016; и др.), нет четкого представления о границах и перекрывании их ареалов, а также о видоспецифических параметрах факторов среды, определяющих область их распространения.

Цель нашего исследования – выявление факторов, определяющих границы распределения видов и оценка меры перекрывания экологических ниш для модельных партеногенетических (*D. dahli*, *D. armeniaca*) и их «родительских» двуполых видов (*D. mixta*, *D. valentini*, *D. portschinskii*) на основе многолетних данных о местах находок, а также на основе измеренных климатических, топографических и ландшафтных параметров.

Для достижения поставленной цели нами создана векторно-растровая база данных точек находок и предикторных переменных по климату (21), рельефу (3) и ландшафту (7) (Petrosyan et al., 2019a, 2019b). Векторная база данных точек присутствия создана в среде ArcGIS Desktop 10.6.1 с использованием полевых записей находок (1957–2019 гг.), музейных, литературных источников и записей, представленных в Глобальной базе данных о биоразнообразии (GBIF). Растровые данные включали 19 стандартных биоклиматических переменных (World Clim), характеризующих ежегодные тенденции, сезонность и диапазон изменения температуры и осадков, а также 2 переменные по солнечной радиации и скорости ветра (<http://worldclim.org/version2>). В качестве данных о рельефе местности были использованы растровые слои высот над уровнем моря, углов наклона и экспозиции точек находок с использованием SRTM (<https://www2.jpl.nasa.gov/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 OpenStreetMap (<https://www.openstreetmap.org>).

Анализ данных был выполнен с помощью пяти последовательных этапов. Этап 1 – подготовка векторных данных точек находок и растровых данных предикторных климатических, топографических и ландшафтных переменных в среде ArcGIS 10.6.1. 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 реализованных ниш (RNM) в пространстве главных компонент (PCA). Этап 5 – сравнительный анализ RNM (ширины, сходства, перекрывания, сдвига) и количественных характеристик использования биотопов.

Нами показано, что применение комплексного подхода к моделированию 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 с помощью ординации позволяет проводить анализ RNM «дочернего» и «родительских» видов в настоящем, чтобы измерить их перекрывание, а также сходство и различие. Этот многогранный подход, который редко применяется к партеногенетическим линиям рода *Darevskia* (Petrosyan et al., 2019a), позволяет надежно представлять экологические ниши и оценить степень разделения ниши между конкурирующими и/или сосуществующими видами. Наши данные свидетельствуют о том, что генетически детерминированные и экологически значимые различия между клональной формой и ее «родительскими» видами способствуют сосуществованию этих видов в Закавказье. Основываясь на наших результатах, мы можем предложить набор факторов окружающей среды, которые контролируют распределение партеногенетической формы скальной ящерицы (*D. dahli*, *D. armeniaca*) и «родительских» двуполых видов (*D. mixta*, *D. valentini*, *D. portschinskii*) в Закавказье. Различие экологических условий обитания в форме дифференциации ниш мы рассматриваем как механизм, способствующий существованию этих форм.

Эти результаты ценны для фундаментальной экологии и изучения биоразнообразия, а также для практических мероприятий по организации природоохранных и рекреационных программ на уровне регионов и стран.

## Благодарности

Исследования поддержаны грантами РФФИ 17-00-00427 (17-00-00430 (К)) и 18-34-00361 мол\_а. Авторы также благодарны ESRI (США) за предоставление бесплатной лицензионной версии ArcGIS DesktopPro 10.6.1 (ESRI Sales Order number: 3128913; ESRI Delivery number: 81833751; User customer number: 535452).

## Литература

- Darevsky I. S., Kupriyanova L. A., Uzzell T. M. Parthenogenesis in reptiles // Gans C., Billett F. (eds.). Biology of the Reptilia. New York: John Wiley and Sons Inc, 1985. Vol. 15. Development B. P. 412–526.
- Freitas S., Rocha S. Campos J., Ahmadzadeh F., Corti C., Sillero N., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Arakelyan M., Harris D., Carretero J. Parthenogenesis through the Ice Ages: a biogeographic analysis of Caucasian rock lizards (genus *Darevskia*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. V. 102. P. 117–127.
- Fujita M. K., Moritz C. Origin and evolution of parthenogenetic genomes in lizards: current state and future directions // Cytogenetic and Genome Research. 2010. V. 127. P. 261–272.
- Kearney M., Fujita M. K., Ridenour J. Lost Sex in the Reptiles: Constraints and Correlations // Schön I., Martens K., Van Dijk P. (eds.). Lost sex. Berlin: Springer Publications, 2009. P. 447–474.
- MacCulloch R. D., Murphy R. W., Kupriyanova L. A., Darevsky I. S., Danielyan F. D. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca* // Genome. 1995. V. 38. P. 1057–1060.
- Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Horts H., Darevsky I., Kupriyanova L., Danielyan F. The maternal ancestry approximate age of parthenogenetic species of Caucasian lizards (Lacerta: Lacertidae) // Genetica. 1992. V. 87. P. 53–62.
- Murphy R., Darevsky I., Kupriyanova L., MacCulloch R., Fu J. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on lacertid lizards // Zoological Journal of the Linnean Society. 2000. V. 130. P. 527–549.
- Petrosyan V. G., Osipov F. A., Bobrov V. V., Dergunova N. N., Omelchenko A. V., Danielyan F. D., Arakelyan M. S. Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling // Salamandra. 2019a. V. 55 (3). P. 173–190.

- Petrosyan V. G., Osipov F. A., Bobrov V. V., Dergunova N. N., Danielyan F. D., Arakelyan M. S. New records of *Darevskia armeniaca* (Méhely, 1909) and *Darevskia valentini* (Boettger, 1892) (Squamata, Sauria, Lacertidae) from Armenia and updated geographic distribution maps // Check List. 2019b. V. 15. P. 21–31.
- Uzzell T., Darevsky I. S. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of *Lacerta saxicola* complex (Sauria, Lacertidae) with a discussion of some ecological and evolutionary implications // Copeia. 1975. V. 2. P. 204–222.