

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ

ФГБУН ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ИМ. Н.К. КОЛЬЦОВА РАН

УДК 575.8

№ НИОКР 01201351269

№ ИС ГЗ 0108-2014-0010



УТВЕРЖДАЮ
Директор ИБР РАН
Член-корреспондент РАН

А.В. Васильев

«27» января 2017 г.

ОТЧЕТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

ТЕМА 9. МЕХАНИЗМЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ И РАННИХ ЭТАПОВ ЭВОЛЮЦИИ.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

(заключительный отчет за 2013-2016 г.)

Руководитель темы д.б.н., г.н.с.

подпись, дата

Е.А. Ляпунова

Москва, 2017

СПИСОК ИСПОЛНИТЕЛЕЙ

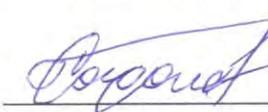
Руководитель темы, доктор
биологических наук, профессор



Е.А. Ляпунова (введение, раздел 1,
3, 4, заключение)

подпись, дата

Ведущие исполнители темы:
Кандидат биол. наук



А.С. Богданов (раздел 1, 4)

подпись, дата

Кандидат биол. наук



О.В. Брандлер (раздел 2, 4)

подпись, дата

Доктор биол. наук



И.Ю. Баклушинская (раздел 3)

подпись, дата

Кандидат биол. наук



С.Ю. Сорокина (раздел 5)

подпись, дата

Доктор биол. наук



А.М. Куликов (раздел 6, 7, 8)

подпись, дата

Кандидат биол. наук



О.Е. Лазебный (раздел 9)

подпись, дата

Кандидат биол. наук



Н.С. Мюге (раздел 10)

подпись, дата

УДК 612.43

ОГЛАВЛЕНИЕ

Реферат	5
Введение	7
Раздел 1. Генетический анализ гибридизации в природных популяциях на примере некоторых модельных групп животных.	10
Подраздел 1. Гибридизация внутривидовых форм малой лесной мыши <i>Sylvaemus uralensis</i> и желтогорлой мыши <i>S. flavicollis</i> и других видов мышей.	10
Подраздел 2. Исследование генетического полиморфизма у божьих коровок <i>Harmonia axyridis</i>	13
Раздел 2. Зоны контакта и межвидовая гибридизация.	14
Раздел 3. Хромосомное видообразование: роль изоляции и гибридизации	16
Подраздел 1. Хромосомное видообразование у слепушонок <i>Ellobius tancrei</i>	17
Подраздел 2. Хромосомное видообразование у крапчатых сусликов.	19
Раздел 4. Филогении модельных групп.	21
Подраздел 1. Комплексный анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной (<i>Sylvaemus uralensis</i>) и желтогорлой (<i>S. flavicollis</i>) мышей	23
Подраздел 2. Исследование внутривидовой генетической дифференциации тарбагана <i>Marmota sibirica</i>	24
Подраздел 3. Исследование внутривидовой генетической дифференциации длиннохвостого суслика <i>Urocitellus undulatus</i> .	24
Раздел 5. Изучение популяционно-генетических механизмов поддержания полиморфизма мтДНК в природных популяциях у дрозофил группы <i>virilis</i> .	25
Раздел 6. Эволюция доминирования и генетические основы доминантности при отдаленных скрещиваниях между видами одной монофилетической группы, на примере дрозофил группы <i>virilis</i> .	27
Раздел 7. Анализ генетической изменчивости признака направленной асимметрии формы крыла у видов дрозофил группы <i>virilis</i> .	28
Раздел 8. Анализ изменчивости регуляторных районов гена <i>Ras1</i> у дрозофил группы <i>virilis</i> .	32
Раздел 9. Межвидовая изменчивость обонятельных предпочтений у личинок дрозофил группы <i>virilis</i> , генетический анализ этого признака.	34
Раздел 10. Популяционно-генетический анализ модельных групп животных с привлечением данных полногеномного секвенирования.	37
Подраздел 1. Изучение естественных (озера) и искусственных (карьеры) популяций трехиглой колюшки методом геномного секвенирования.	38

Подраздел 2. Проблемы детерминации пола у дафний (<i>Daphnia magna</i>), модельного вида, имеющего партеногенетические клоны.	39
Раздел 11. Создание базы данных молекулярно-генетических взаимодействий и программного обеспечения для анализа больших массивов данных и моделирования состояний клетки у человека и мыши в норме и при патологических процессах.	40
Публикации по теме	40

Реферат

Отчет 53 с., 11 ч., 28 рис., 115 источников (45 статьи, 70 тезисы)

Ключевые слова: гибридизация, межвидовая гибридизация, гибридные морфотипы, малая лесная мышь, прицентромерный гетерохроматин, ядерный геном. зоны вторичного контакта, брачное поведение, копулятивный аппарат, доминантность, изолирующие механизмы, божьи коровки, слепушонки *Ellobius tancrei*, сурки *M. baibacina* и *M. sibirica*, суслики *S. pallidicauda* и *S. alashanicus*, ядерные маркеры, митохондриальные гаплотипы, ядерные псевдогены митохондриального происхождения (НАМТ), дрозофилы группы *virilis*, трехиглая колюшка, асимметрия крыловой пластины, клоны *Daphnia magna*.

Проведен генетический анализ гибридизации в природных популяциях на примере модельных групп животных (малые лесные и желтогорлые мыши, божьей коровки); выявлены экологические, этологические и генетические особенности гибридизации, ее роль в увеличении изменчивости и поддержании целостности видов на модели природной зоны вторичного контакта сурков *M. baibacina* и *M. sibirica* в Монгольском Алтае; определена интенсивность и локализация процесса гибридизации у сусликов *S. pallidicauda* и *S. alashanicus* из зоны стыка видовых ареалов в Гобийском Алтае; на основе данных по анализу молекулярных маркеров мтДНК и яДНК показана длительная изоляция монгольских популяций *Spermophilus alaschanicus* в соответствии с их географическим распределением; у трёх видов наземных беличьих, *Marmota sibirica*, *Spermophilus pallidicauda* и *Urocitellus undulatus*, обнаружена генетическая дивергенция между восточными и западными группами популяций изучена роль мейотического драйва в стабилизации хромосомных наборов гибридов на надвидовом комплексе *Ellobius tancrei*, для которого характерны широкая хромосомная изменчивость и утрата Y хромосомы; показаны цитологические механизмы анеуплоидии при гибридизации форм с монобрахиально гомологичными робертсоновскими транслокациями у слепушонок *Ellobius tancrei*; показано, что морфологическая идентичность половых XX хромосом маскирует функциональный гетероморфизм, который удается выявить только в мейозе, что свидетельствует о начале формирования новых половых гетерохромосом у *Ellobius*; в Приокско-Тerrasном заповеднике выявлены гибридные популяции обыкновенного и южного ежей, южной и северной внутривидовых форм желтогорлой мыши, а также подвидов косуль; определены границы распространения трех подвидов сусликов *Spermophilus suslicus* и обнаружены две генетически дифференцированные формы *S. odessanus* в днепровско-бугском междуречье; установлено филогенетическое родство сусликов *S. alashanicus* и *S. dauricus* и их близость к предковым формам группы; при анализе кросс-гибридизации *in situ* микродиссекционных ДНК-проб показано снижение гомологии ДНК-повторов прицентромерных районов хромосом при увеличении дифференциации и уменьшении родства форм и видов лесных

мышей рода *Apodemus* и *Sylvaemus*; пересмотрено имеющееся древо родства в группе дрозофил *virilis* и показана прямая связь доминирования эволюционно-значимых признаков с временем существования вида как самостоятельной таксономической единицы; ведется анализ молекулярно-генетических основ формирования направленной асимметрии внешних морфологических признаков под действием факторов окружающей среды на примере асимметрии крыловой пластины дрозофил группы *virilis*; разработан новый подход к исследованию эволюции регуляторных последовательностей на основе изменчивости консервативных генов; определен набор и проводится оценка уровня экспрессии генов, вовлеченных в формирование обонятельных предпочтений у личинок и имаго дрозофил группы *virilis*; разработан и применен новый метод оценки изменчивости предковых популяций видов с использованием молекулярной изменчивости псевдогенов митохондриального происхождения; анализ изменчивости участка *D-loop* и гена *cytb* мтДНК у гольцов рода *Salvelinus* подтвердил существование в озере Начикинское (Камчатка) двух симпатрических форм гольца; на основе данных полногеномного секвенирования морских и пресноводных популяций трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* выявлены участки генома, находящиеся под действием естественного отбора при адаптации к пресноводному местообитанию; выявлены генетические основы неспособности клонов у пресноводного ракообразного *Daphnia magna* давать самцов; обнаружен новый тип бесполого размножения, автомиксис, у ветвистоусых ракообразных; описана и изучена новая модель ранней эволюции генетической (хромосомной) системы определения пола у *Daphnia magna*.

Обозначения и сокращения:

м-ДНК – матричная дезоксирибонуклеиновая кислота

я-ДНК – ядерная дезоксирибонуклеиновая кислота

НА – направленная асимметрия

ФА – флуктуирующая ассиметрия

НАМТ – фрагменты ядерных последовательностей митохондриального происхождения (NumtS, Nuclear mitochondrial Sequences)

МЭ – мобильные элементы.

Введение

Проблемы определения вида и изучение закономерностей видообразования являются центральными в эволюционной биологии. Применение молекулярно-генетических маркеров в популяционных и эволюционных исследованиях показало, что дискретность видов в природе является скорее уникальным явлением, чем нормой. Хотя нет сомнений в реальности действия изолирующих механизмов в формировании и дальнейшей независимой эволюции вида, следы неоднократной интрогрессии от родственных видов обнаруживаются практически во всех случаях при детальном анализе геномов. Они могут быть представлены редкими популяционными гаплотипами, характерными для родственного вида, псевдогенами митохондриального происхождения, также обладающими принципиальным сходством с митохондриальными гаплотипами родственного вида. Как часто происходит такая интрогрессия, каковы условия «взлома» генетических барьеров, и как такие события отражаются на характерных для данного вида адаптациях, особенностях его онтогенеза и изменчивости статусных генов, определяющих видовую специфику – в связи с новой информацией эти вопросы приобретают особую значимость.

Одной из фундаментальных задач этого направления является изучение закономерностей хромосомной изменчивости. Реорганизация хромосомных территорий, изменение локализации хромосом могут вызвать изменения транскрипционной активности, оказать влияние на рекомбинацию, что, в свою очередь, обуславливает модификации фенотипа. Современные данные свидетельствуют о том, что реорганизация генетического аппарата, которая происходит при перестройках хромосом, имеет значимые эволюционные последствия и может вести к формообразованию. Хромосомное видообразование, являясь "быстрым" способом дивергенции эволюционирующих форм, сопровождается также изменениями на геномном уровне, которые часто происходят с гораздо медленнее, чем изменения кариотипа. Влияние факторов окружающей среды (ландшафта, климата, др. географических барьеров) на формирование самостоятельности хромосомных форм в пределах разных групп живых организмов еще недостаточно изучено.

Межвидовая гибридизация у млекопитающих в природе ещё несколько десятилетий назад считалась крайне редким явлением. Одной из причин недооценки масштабов гибридизации были трудности достоверной идентификации гибридов (тем более бэкриссов) по традиционным морфологическим признакам; зачастую гибридные морфотипы считались редкими вариантами индивидуальной изменчивости или уродствами. Однако в последнее время, благодаря применению в зоологических исследованиях методов генетического анализа, оказалось, что гибридизация в природе распространена значительно шире, и её примеры известны даже для «хороших» видов. Кроме того, исследования гибридизации интенсифицируются всё продолжающимися описаниями новых видов, особенно у млекопитающих и беспозвоночных, а с недавних пор – внутривидовых генетически дискретных форм практически во всех группах

животных. Методы молекулярной генетики позволяют обнаружить следы гибридизации в геноме, не выявляемые на морфологическом уровне. Это особенно актуально для видов с нечеткой морфологической дифференцировкой, таких как рассматриваемые виды сурков и сусликов, лесных мышей.

В зависимости от генетической специфики и близости группировок животных, вступающих в гибридизацию, она может иметь самые разнообразные последствия (от интрогрессивной гибридизации до редких случаев появления гибридов F1), а гибридные зоны – разные размеры, структуру и динамику. Таким образом, исследование гибридных зон (особенно между внутривидовыми формами) открывает возможности для оценки поведенческой и репродуктивной изоляции и понимания механизмов их становления.

В последнее время, благодаря применению в зоологических исследованиях методов генетического анализа и изучению массового материала, оказалось, что многие виды, прежде всего широкоареальные, представлены генетически дискретными внутривидовыми группировками. Их выявление и комплексное исследование является одним из наиболее интенсивно разрабатываемых направлений современной систематики. Изучение внутривидовой дифференциации на генетически дискретные формы (имеющей иногда достаточно сложную, многоуровневую структуру, как, например, у малой лесной мыши) имеет важное теоретическое значение для понимания механизмов микроэволюции и определения «границ» и критериев вида. Анализ у внутривидовых форм ряда генетических признаков (кариотипических, молекулярно-генетических) позволяет оценить темпы их эволюции относительно друг друга, выявлять и анализировать случаи её неравномерности при видообразовании.

«Криптические виды» и «букеты видов» - интересная эволюционная модель, позволяющая выявить закономерности видообразования на самых ранних этапах. При этом они являются прекрасным примером неравномерности темпов эволюции. В первом случае виды морфологически достаточно сходны, однако хорошо различаются генетически. В случае «букетов видов» (species flock) виды морфологически заметны, но генетические различия часто трудноуловимы. В случае аллопатрического нахождения морфологически схожих форм, существенные генетические различия между одной морфой из разных местообитаний может привести к ошибочной интерпретации этих форм как пары криптических видов. Известны повторяющиеся букеты видов, независимо образующих в разных водоемах набор сходных морфотипов, например, benthic-limnetic и анадромная-жилая формы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, для которых опубликован и аннотирован полный геном, что позволяет проводить исследования на самом современном уровне.

Использование данных по полным геномам, разработка новых методов анализа партеногенетических клонов, таких видов как *Daphnia magna*, позволяет вывести на новый

уровень изучение уникальной модели, что, в свою очередь, приближает к пониманию общих принципов определения пола у животных.

Разнообразие форм изолирующих механизмов и возможные подходы к анализу генетических основ их формирования изучается на модельной системе близкородственных видов дрозофил группы *virilis*. В этой группе можно наблюдать различные варианты изоляции родственных видов – от полной изоляции до возможности получить жизнеспособных гибридов, и различные варианты реализации изолирующих механизмов: от поведенческих реакций и выраженных морфологических различий органов репродуктивной системы до избирательной потери хромосом только одного вида у межвидовых гибридов и формирования эмбриональных леталей и стерильности у гибридов и их потомства. Ведется анализ скорости формирования изолирующих барьеров в различных эволюционных линиях в родословной видов данной группы, определяются генетические эффекты, сопровождающие самые ранние этапы дивергенции, на уровне формирования адаптаций и дифференцировки популяций. С использованием НАМТов удается сопоставить изменчивость предковых популяций дрозофил *D. virilis*, известных в настоящее время как синантропный вид, и подтвердить предполагаемое падение генетического разнообразия при синантропизации вида.

Критические периоды в эволюционной истории популяций, вызванные резкими изменениями окружающей среды и сопровождающиеся физиологическим и геномным стрессом, часто соответствуют точкам бифуркации на филогенетическом дереве видов. На генетическом уровне эти события связаны с нарушением стабильности генома и резким усилением мутагенеза. Анализ изменчивости некодирующих участков локуса эволюционно консервативного *Dras1* гена дрозофил группы *virilis* и удаленных видов показал, что последствиями геномного стресса могут быть замены регуляторных и промоторных областей жизненно-важных генов. Такие события неизбежно приводят к формированию летальных мутаций, эволюционная судьба которых – сравнительно быстрая потеря из популяции. Тем не менее, свидетельства неоднократной фиксации этих событий предполагает быстрое, буквально в течении нескольких поколений, восстановление функциональной активности генов, подвергшихся таким мутационным изменениям.

Анализ событий, сопровождающих эволюцию различных групп животных, на различных уровнях организации живого, от молекулярного до организменного и популяционного, позволяет определить общие закономерности формирования, поддержания и изменения разнообразия живой природы, решая тем самым центральную проблему эволюционной биологии.

Впервые выполнено сравнение внутривидовых форм малой лесной и желтогорлой мышей друг с другом и с прочими видами рода *Sylvaemus* по нескольким митохондриальным генам (*cyt b*, *D-loop*, *COI*). Для видов *Sylvaemus* показаны существенные различия в топологии древ, построенных по разным генам. У разных видов и внутривидовых форм лесных мышей очевидно также заметное расхождение в соотношении значений генетических дистанций по генам *cyt b*, *D-loop* и *COI*. Полученные данные согласуются с гипотезой об ускоренном темпе эволюции *COI* у памирской формы *S. uralensis* и замедленном – гена *cyt b* у *S. flavicollis*.

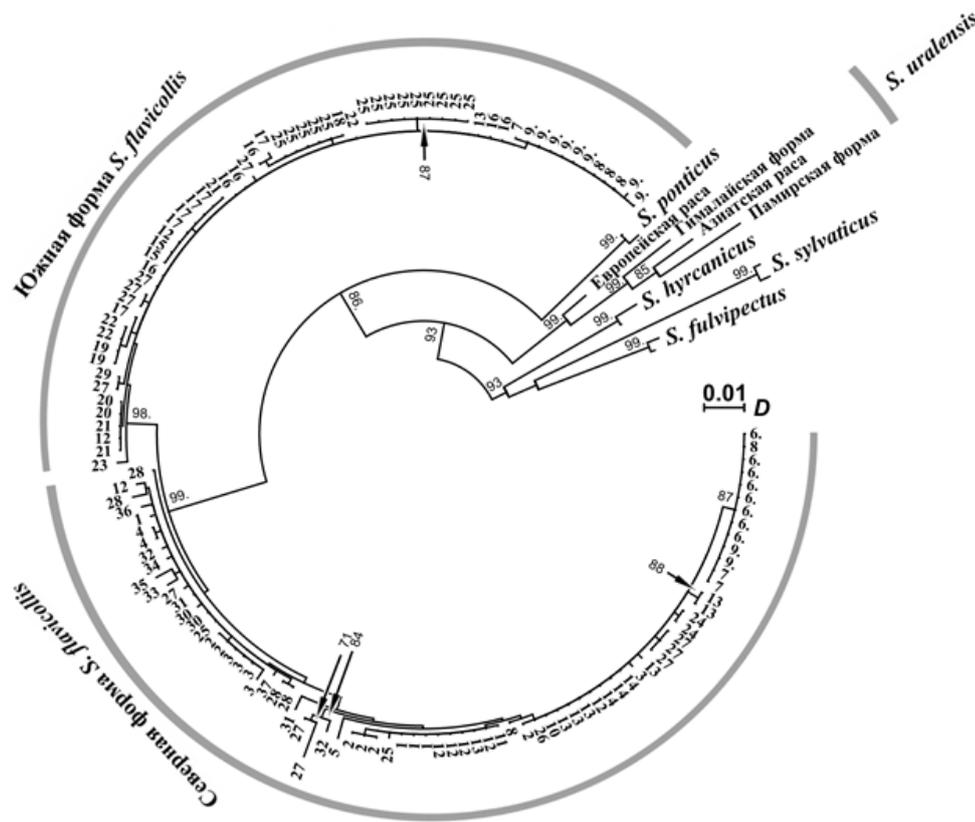


Рис. 2. Дендрограмма, построенная по алгоритму «ближайшего связывания» (Neighbor Joining – NJ; расчёт дистанций выполнен по двухпараметрической модели Кимуры) при сравнении нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *COI* отдельных особей *S. flavicollis* и нескольких других видов лесных мышей рода *Sylvaemus*. Справа от ветвей дендрограммы указаны номера пунктов отлова желтогорлых мышей (нумерация выборок та же, что и на рисунке 1), а в узлах ветвления древа – значения бутстреп-индекса, превышающие 70%. *D* – масштабная шкала генетических дистанций.

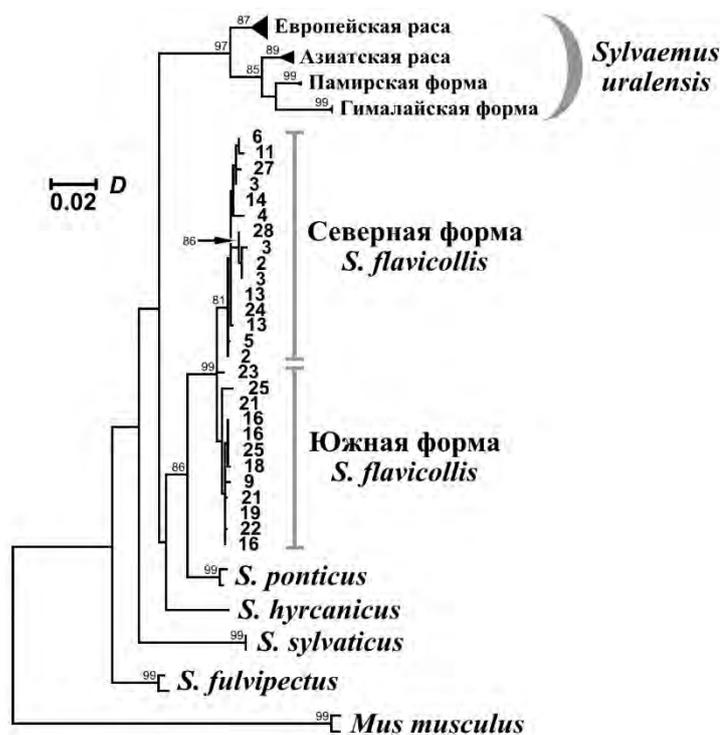


Рис. 3. Дендрограмма, построенная по алгоритму «максимального правдоподобия» (Maximum Likelihood – ML; расчёт дистанций выполнен по двухпараметрической модели Кимуры) при сравнении полных нуклеотидных последовательностей контрольного региона митохондриальной ДНК (900 п.н., без учёта делеций/вставок) отдельных особей *S. flavicollis* и нескольких других видов лесных мышей рода *Sylvaemus*. Справа от ветвей дендрограммы указаны номера пунктов отлова желтогорлых мышей (нумерация та же, что и на рис. 1), а в узлах ветвления дерева – значения бутстреп-индекса, превышающие 70%. *D* – масштабная шкала генетических дистанций.

По ядерному гену *BRCA1* выявлены достаточно высокие различия ($D=0.001-0.003$) у не имеющих различий или слабо отличающихся по мтДНК западноевропейских популяций *Sylvaemus sylvaticus*, а также домашних мышей *Mus musculus* из Ямало-Ненецкого АО и Таджикистана. В разных частях ареала *Mus musculus* выявлены две группы гаплотипов гена *BRCA1* (I–II), отличающихся по 8 фиксированным заменам ($D=0.004$), обнаружены гетерозиготные (гибридные) особи. Достаточно высокое для ядерного гена количество фиксированных замен указывает на древность этих гаплогрупп и на их независимое происхождение в изолированных друг от друга в течение долгого времени популяционных группировках, впоследствии вступивших, по-видимому, в интрогрессивную гибридизацию. При этом дифференциация домашних мышей по контрольному региону мтДНК невысока.

Подраздел 2. Исследование генетического полиморфизма у божьих коровок *Harmonia axyridis*

Исследования полиморфизма гена *COI* у *Harmonia axyridis* в популяциях зоны клинальной изменчивости морфологических признаков (рис. 4) из Иркутска, Листвянки, Байкальска и Н. Цасучея показали, что популяции этой зоны резко отличаются от западной и восточной групп популяций обоих подвидов и происходят от одной предковой популяции, прошедшей в эволюционном прошлом через «бутылочное горлышко» [27].

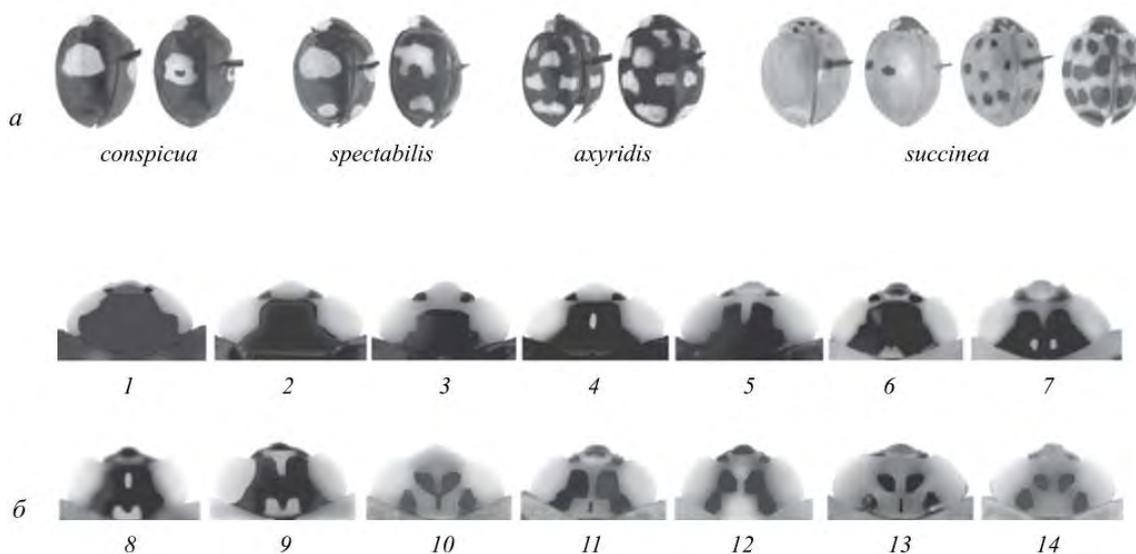


Рис. 4. Фенотипы полиморфных морфологических признаков: а – рисунок элитр, б – рисунок пронотума.

Проанализированы исходное распространение и глобальная инвазия божьей коровки *Harmonia axyridis*. Создана кадастрово-справочная карта нативного ареала вида (рис. 5). Показано, что азиатский (исходный) ареал этого вида является непрерывным, для него характерно широкое разнообразие экологических условий. Сделан вывод о высокой миграционной активности и о значительной экологической пластичности вида. Эти биологические особенности, а также другие характеристики, известные для данного вида, такие как крупный размер, высокая плодовитость, короткое время развития от яйца до имаго, полифагия, каннибализм и высокая агрессивность по отношению к другим видам могли повлиять на формирование преадаптаций вида к инвазиям. [2, 16, 31, 37]

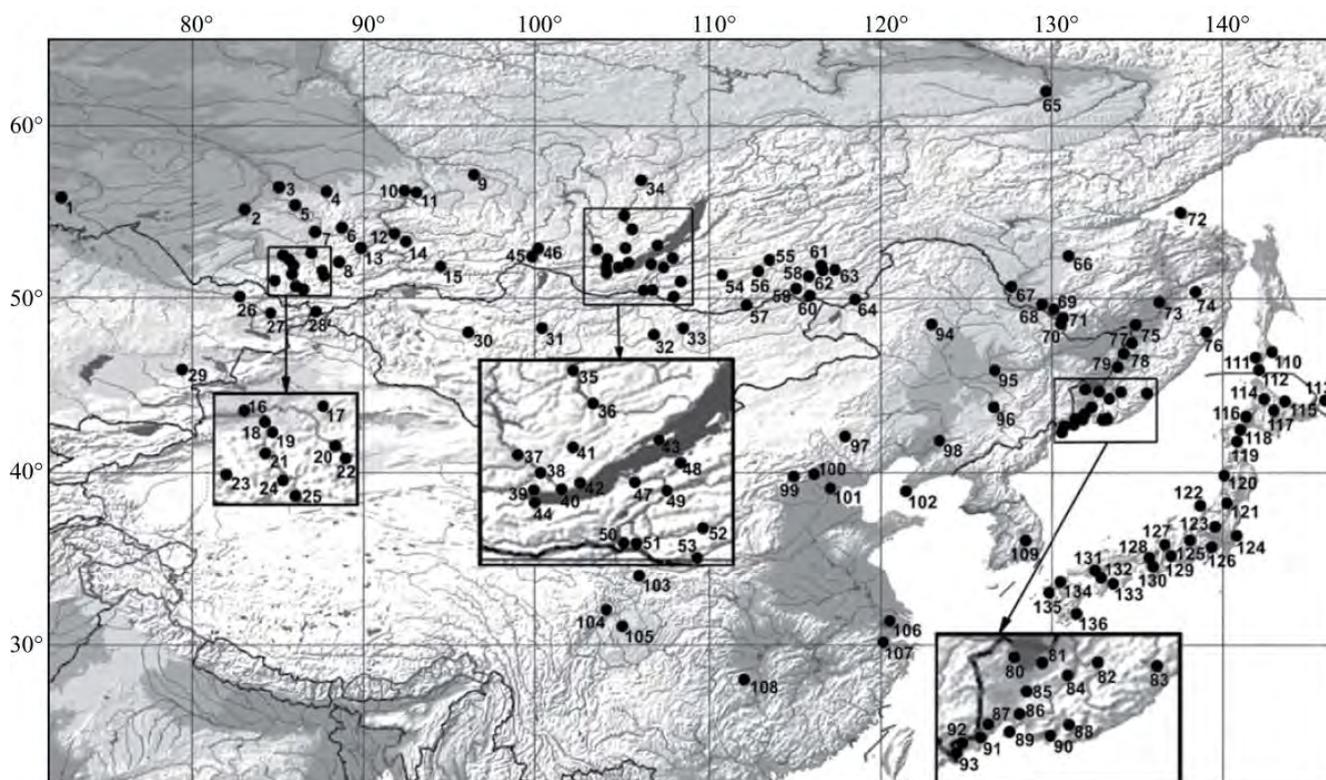


Рис. 5. Кадастрово-справочная карта нативного ареала *Harmonia axyridis* Pall.

Раздел 2. Зоны контакта и межвидовая гибридизация.

Исследована генетическая изменчивость митохондриальных (*cyt b*, *D-loop*) и ядерных (*HOX*, *i13BCR*, *Smc Y*) маркеров в выборках из зоны вторичного контакта сурков *Marmota baibacina* и *M. sibirica* и сусликов *S. pallidicauda* и *S. alashanicus*. Показана пространственная локализация гибридизации у сурков, зависящая от стациальных предпочтений контактирующих видов. Распределение видовых маркеров секвенированного фрагмента гена *Smc Y* (619 п.н.) подтвердило существование гибридов первого поколения и вывод о фертильности и возвратном скрещивании гибридов. Полученные данные указывают на существование механизмов, обусловленных видовыми экологическими и поведенческими особенностями, которые приводят к взаимопроникновению генотипов, но при этом ограничивают данный процесс. [15, 32]

В общей выборке более половины сурков (64%) относились к одному из видов (54% – *M. sibirica*, 10% – *M. baibacina*). Остальные животные (36%) диагностируются как гибриды и несут аллели обоих видов в разных комбинациях. При этом 10% особей предположительно являются гибридами первого поколения. Это свидетельствует о давней и достаточно интенсивной гибридизации между изучаемыми видами на данной территории.

Комплексный анализ видоспецифических акустических (Брандлер и др., 2010; Капустина и др., 2010) и молекулярно-генетических признаков показал, что гибридных особей, выявленных по

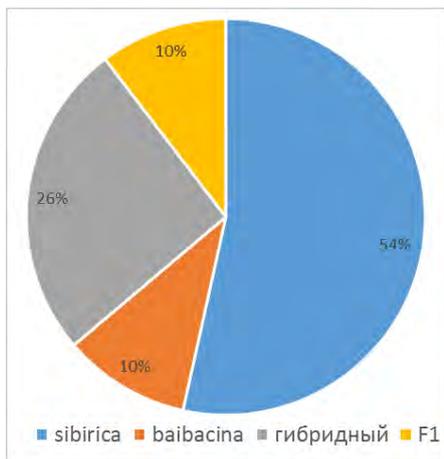


Рис. 6. Генотипический состав исследованной выборки сурков из зоны вторичного контакта *M. sibirica* и *M. baibacina* в Монгольском Алтае.

молекулярно-генетическим признакам, значительно больше, чем особей, звуковые сигналы которых имеют гибридные признаки, что указывает на преобладание признаков одного из родительских видов у особей с гибридным генотипом. Анализ пространственного распределения особей позволяет предположить, что гибридизация чистых форм происходит преимущественно в определенных стациях (крупнокаменистые россыпи). Стациальные видовые предпочтения, по-видимому, являются барьером для панмиксии в зоне вторичного контакта. При этом гибридные особи не проявляют биотопического предпочтения и успешно участвуют в размножении.

Зона контакта между бледнохвостым и алашанским сусликами образуется на границе их распространения, где происходит их спорадическая гибридизация. Подтверждена гипотеза о том, что особь *S. pallidicauda* с $2n=36$ является межвидовым гибридом первого поколения (Кораблев и др., 2006). Для остальных исследованных сусликов молекулярно-генетическое типирование подтвердило полевое определение вида. Звери, которые по данным RAPD-PCR (Цвирка и др., 2006) были признаны гибридными, диагностируются как *S. pallidicauda*. По-видимому, гибридизация между алашанским и бледнохвостым сусликами - редкое, спорадическое явление. На основе данных по анализу молекулярных маркеров мтДНК и яДНК показана длительная изоляция монгольских популяций *Spermophilus alaschanicus* в соответствии с их географическим распределением.

Анализ пространственного распределения особей позволил определить территорию, где может происходить контакт двух видов сусликов. Бледнохвостый суслик по пологим подножиям северных склонов хр. Гурван-Сайхан поднимается до крутых склонов основных возвышенностей хребта (более 1900 м н.у.м.), где выровненные степные участки горных подножий, образованные денудационными процессами, перемежаются складками рельефа, образованными эрозией подножий (сайры, овраги), по которым алашанский суслик может спускаться из горных стаций и вступать в ограниченный контакт с бледнохвостым. Учитывая, что у обоих видов данный рельеф является пограничным для распространения, можно предположить, что их популяции являются здесь обедненными и, в отсутствии достаточного количества половых партнеров, может

происходить спаривание гетероспецификов. Несмотря на ландшафтно-биотопические предпосылки, гибридизация между изучаемыми видами, по-видимому, достаточно редка.

Исследованные нами зоны вторичных контактов между двумя парами видов из группы наземных беличьих значительно различаются. Достаточно близкие в систематическом отношении сурки, при определенных ландшафтно-биотопических условиях вступают в гибридизацию. Следы этого процесса регистрируются всеми использованными нами методами (морфологическим, биоакустическим и молекулярно-генетическим) с различной точностью. Сурки гибридного происхождения расселяются и размножаются, успешно конкурируя с особями родительских видов. Суслики значительно различаются как по биологии, так и по строению генома. Несмотря на это, в редких случаях гибридизация между ними возможна, однако это не приводит к интенсивному взаимопроникновению геномов.

Впервые установлено обитание в Приокско-Тerrasном заповеднике гибридных популяций обыкновенного (*Erinaceus europaeus*) и южного (*E. roumanicus*) ежей, южной и северной внутривидовых форм желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis*, а также подвидов косуль *Capreolus capreolus* и *C. pygargus* методами молекулярно-генетического анализа. Судя по морфологическим показателям, совместное обитание и относительно невысокая численность приводила также к гибридизации оленей *Cervus elaphus* и *C. nippon*.

Раздел 3. Хромосомное видообразование: роль изоляции и гибридизации

При анализе кросс-гибридизации *in situ* микродиссекционных ДНК-проб показано снижение гомологии ДНК-повторов прицентромерных районов хромосом при увеличении дифференциации и уменьшении родства форм и видов лесных мышей рода *Apodemus* и *Sylvaemus*. Проведено исследование формирования различий в повторенных последовательностях ДНК прицентромерных районов хромосом в процессе возникновения подродов и родов млекопитающих. Сравнительный анализ гомологии ДНК прицентромерных районов выполнен с использованием флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) микродиссекционных ДНК проб, полученных из соответствующих районов хромосом, у генетически далеких видов лесных мышей (виды рода *Apodemus* и рода *Sylvaemus*). В результате кроссгибридизации микродиссекционных ДНК проб, полученных из хромосом особей, принадлежащих к видам рода *Sylvaemus*, с хромосомами представителей видов рода *Apodemus*, а также ДНК-проб, полученных из прицентромерных С-блоков особей видов рода *Apodemus*, с хромосомами экземпляров видов рода *Apodemus* и рода *Sylvaemus* повторенная ДНК, гомологичная ДНК прицентромерных районов других видов, была выявлена в виде диспергированных повторов в С-негативных районах хромосом, а также в ряде районов, расположенных на границе прицентромерных С-позитивных и

С-негативных районов гетерохромосом и аутосом и в дистальных участках длинных плеч некоторых аутосом. Полученные результаты свидетельствуют о снижении гомологии повторенных последовательностей ДНК, составляющих прицентромерные районы хромосом, при увеличении степени дифференциации и уменьшении родства сравниваемых форм и видов лесных мышей. Наряду с вырождением ДНК-повторов, по-видимому, происходит постепенное разрушение их кластеров и замена новыми, негомологичными последовательностями во всех или почти всех прицентромерных районах (с возможным “вытеснением” небольшой части прежних последовательностей в интеркалярные или теломерные районы хромосом). Эти процессы, отмеченные уже при сравнении некоторых видов *Sylvaemus*, у далеких видов лесных мышей родов *Sylvaemus* и *Arodemus* достигли практически завершающей стадии. [35]

Подраздел 1. Хромосомное видообразование у слепушонок *Ellobius tancrei*

Показана общность происхождения кариоморф слепушонок северо-восточной части зоны широкой хромосомной изменчивости в Памиро-Алае: выявлены гомологии для робертсоновских метацентриков форм с $2n=30$ [1], форм северного берега р. Сурхоб с $2n=32$ и высокохромосомных форм. Показано, что метацентрики, характерные для кариотипов с $2n=30$, 32 и 33, не встречаются у остальных форм. Т. о., подтверждена гипотеза о действии различных механизмов при формировании широкой хромосомной изменчивости: множественные слияния робертсоновского типа, цепочечный процесс $2n$ от 34 к 30, гибридизация.

Показаны цитологические механизмы анеуплоидии при гибридизации форм с монобрахиально гомологичными робертсоновскими транслокациями у слепушонок *Ellobius tancrei* [12] (рис. 7, 8).

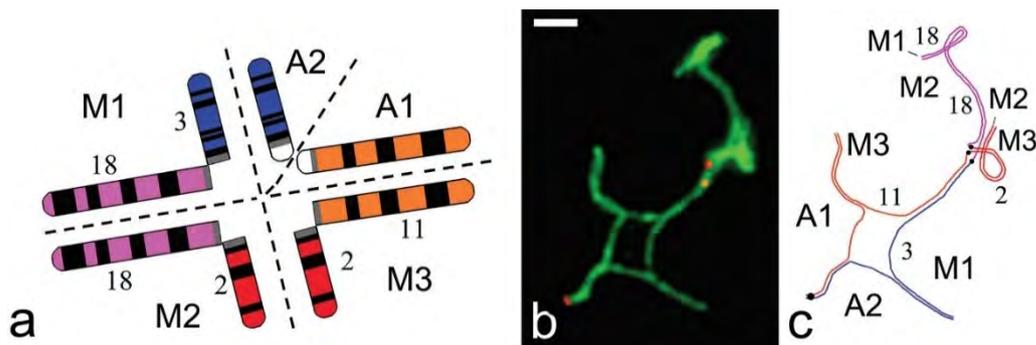


Рис. 7. Особенности синапсиса хромосом гибридов F1 hybrid *E. tancrei* ($2n = 49$, $NF = 56$), пахитена, сперматоциты. **a** схема возможного синапсиса хромосом в профазе I мейоза [M1=Rb(3.18), M2=Rb(2.18), M3=Rb(2.11)] **b** закрытый СК пентавалент. Иммуноокрашивание антителами на белки СК SCP3 (зеленый) и центромерный район ACA (красный) **c** схема структуры этого пентавалента

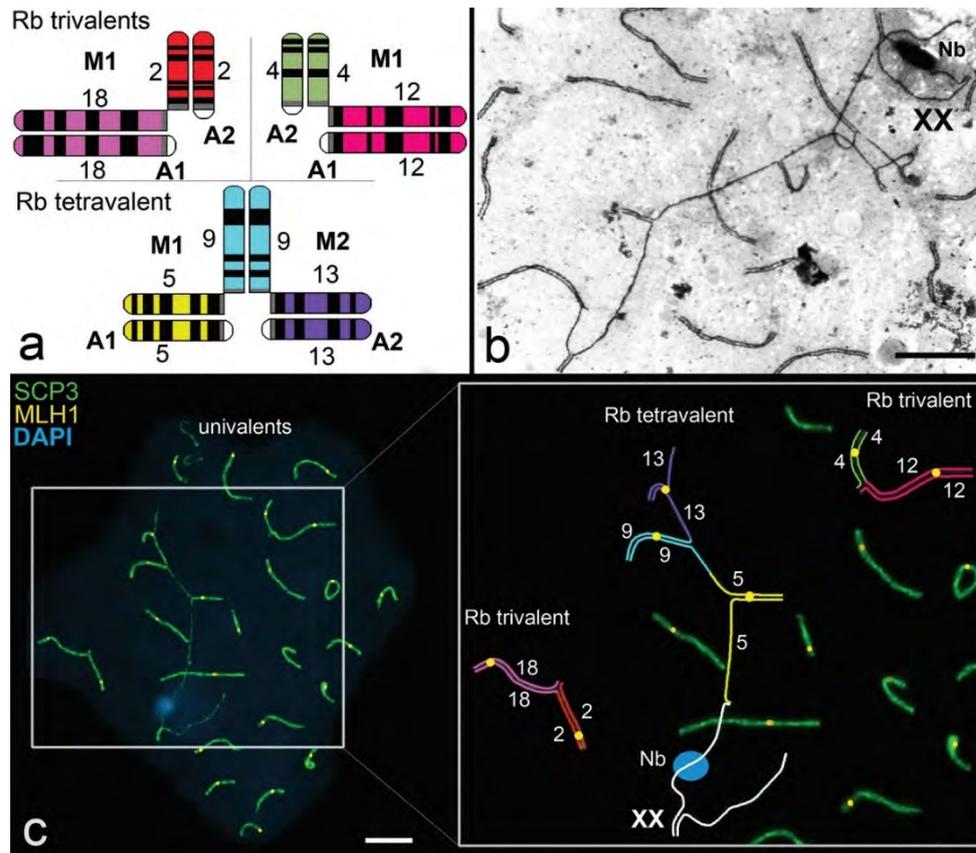


Рис. 8. Особенности синапсиса хромосом гибридов F1 hybrid *E. tancrei* ($2n = 49$, $NF = 56$), пахитена, сперматоциты. **a** схема возможного синапсиса хромосом в профазе I мейоза [тривалент №1 Rb(2/2.18/18), тривалент №2 Rb(4/4.12/12), и тетравалент Rb(5/5.9/9.13/13)]. М – метацентририк, А – акроцентрик **b** электронная микрофотография части клетки с окраска DAPI (синий), иммуноокрашивание антителами на белки СК SCP3 (зеленый) и белки рекомбинации и мисматч-репарации MLH1 (желтый).

На уникальном объекте с изоморфными половыми хромосомами (слепушонки подрода *Ellobius*) показано [22], что морфологическая идентичность половых XX хромосом (рис. 9) маскирует функциональный гетероморфизм, который удается выявить только в мейозе, что свидетельствует о начале формирования новых половых гетерохромосом. Благодаря разработке новых методик удалось проанализировать распределение до 8 антигенов в одном и том же ядре. Установлено, что в центральной зоне полового XX бивалента на протяжении профазы I мейоза хроматин подвергается транскрипционному сайленсингу, что ведет к асинапсису в этой зоне, а синапсис и рекомбинация осуществляются лишь в коротких прителомерных участках.

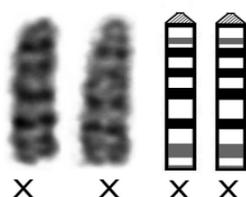


Рис. 9. Половые хромосомы слепушонок, G-окраска

Проведен сравнительный анализ видоспецифичной изменчивости хромосомных наборов и мтДНК (*cyt b*) для видов-двойников слепушонок *Ellobius tancrei* и *E. alaicus*. Популяция на стыке ареалов двух видов, в которой обнаружены слепушонки с необычным хромосомным набором, по данным анализа мтДНК (*cyt b*) принадлежит к виду *E. alaicus*.

Подраздел 2. Хромосомное видообразование у крапчатых сусликов.

Крапчатый суслик, ранее являвшийся многочисленным видом, широко распространенным в степной и лесостепной зонах Европы, в настоящее время переживает период глубокой депрессии, внесен в Красную книгу МСОП и Украины как уязвимый вид. Недавнее разделение на два хромосомно дифференцированных вида, *Spermophilus suslicus* и *S. odessanus*, требует анализа состояния обеих групп. Проанализирована изменчивость гена *D-loop* мтДНК 38 крапчатых сусликов из 18 локалитетов (рис. 10, 11). Кластеризация филогенетического дерева отражает разделение выборки на видовые группы, коррелирующее с кариотипическими различиями. *S. suslicus* образует 3 кластера, которые согласуются с подвидовым делением. У 36-хромосомных *S. odessanus* выделяется кластер, соответствующий *S.o. odessanus*, остальные суслики этой формы объединены в кластер с высоким уровнем изменчивости.[15]

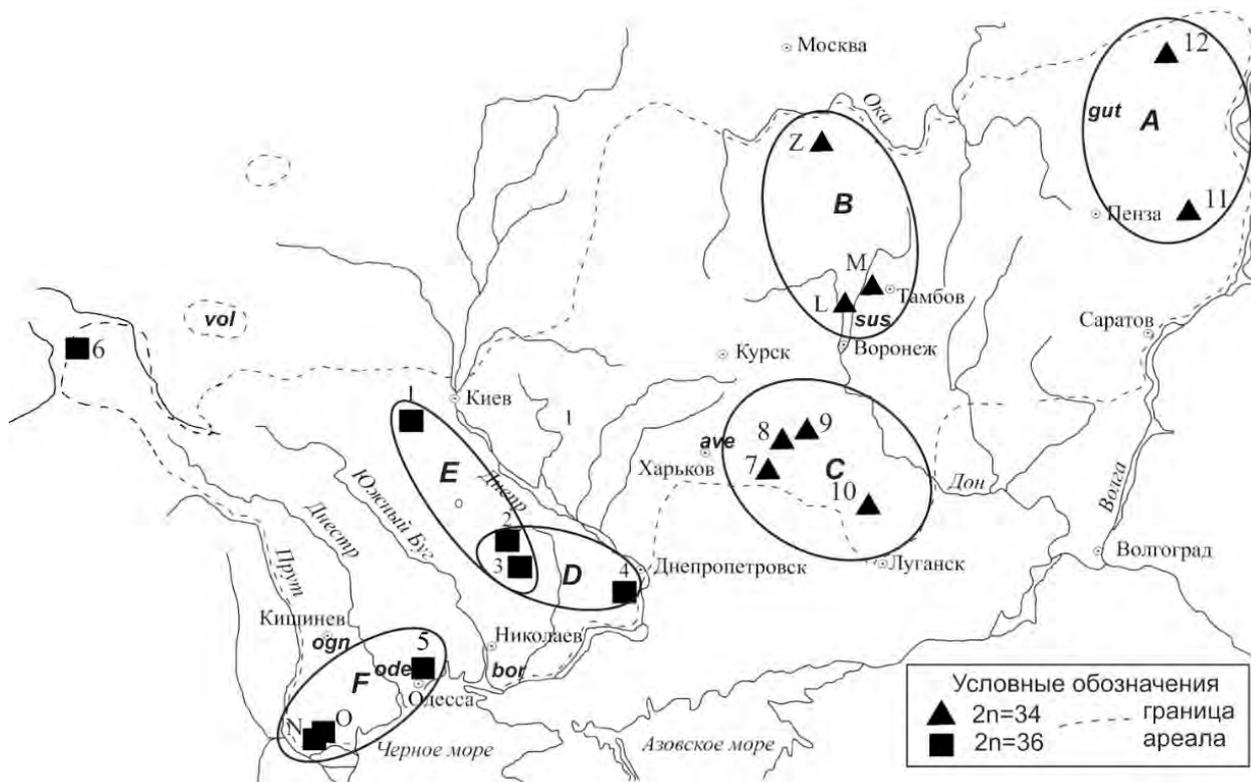


Рис. 10. Точки отлова сусликов: *S. odessanus* (к западу от Днепра; обозначены квадратом), *S. suslicus* (s. str., к востоку от Днепра; обозначены треугольником). Типовые местонахождения подвидов обозначены тремя первыми буквами латинских названий таксонов.

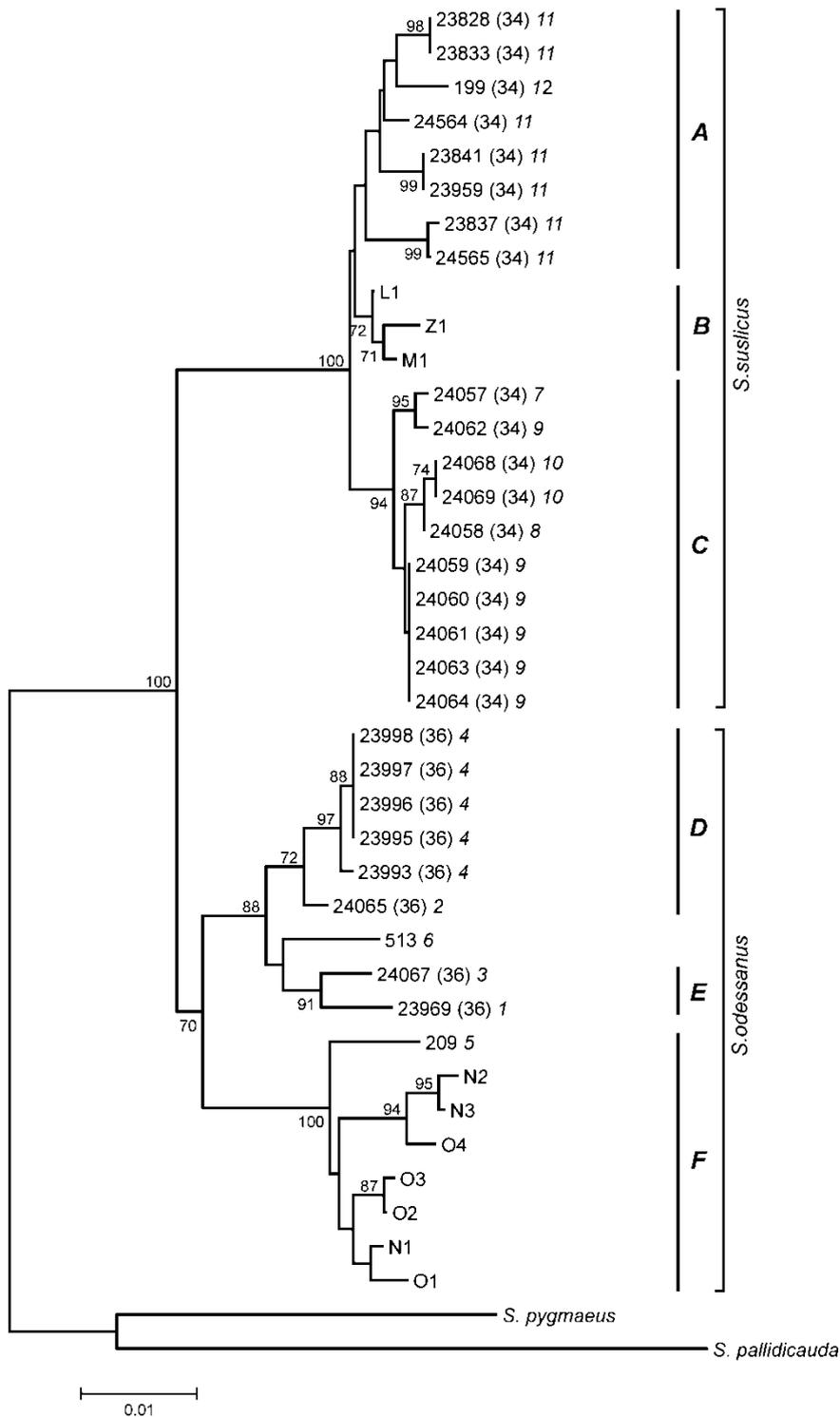


Рис. 11. NJ-клатограмма изменчивости контрольного региона крапчатых сусликов. В скобках – диплоидное число хромосом, курсивом – номера локалитетов как на рис. 3. Цифрами у узлов обозначены индексы бутстрепа (1000 реплик), значения менее 70% не указаны

Анализ изменчивости D-loop мтДНК у разнохромосомных видов крапчатых сусликов позволил определить границы распространения трех подвигов *Spermophilus suslicus* и обнаружить две генетически дифференцированные формы *S. odessanus* в днепровско-бугском междуречье.

Подтверждено существенное значение гидрогеографических барьеров в истории ареала крапчатых сусликов.

Раздел 4. Филогении модельных групп.

На основе данных по штрих кодированию получены новые сведения о распространении и филогенетических отношениях (рис. 13) королевских крабов Lithodidae Антарктики и южной части Атлантического океана. [6]

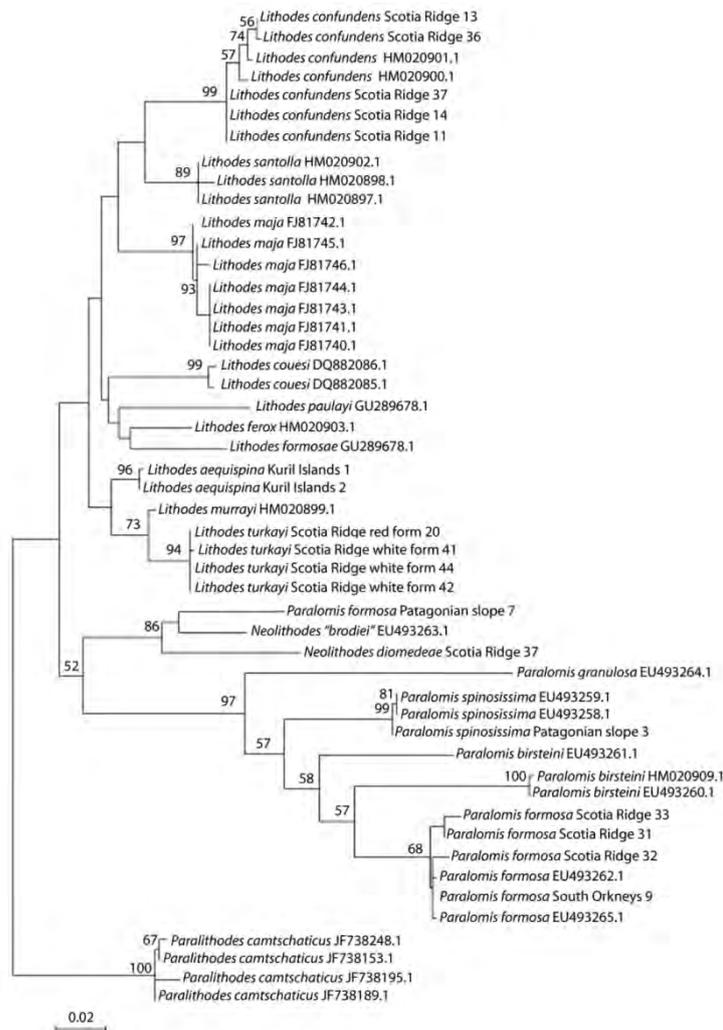


Рис. 13. Реконструкция филогенетических взаимоотношений королевских крабов (по COI)

Анализ изменчивости участка *D-loop* и гена *cytb* мтДНК у гольцов рода *Salvelinus* подтвердил существование в озере Начикинское (Камчатка) двух симпатрических форм гольца, принадлежащих к двум генетическим группам, – *S. alpinus complex* и *S. malma complex*. [10, 13]

Описаны три новых арктических вида голожаберных моллюсков (рис. 12). [20, 21]

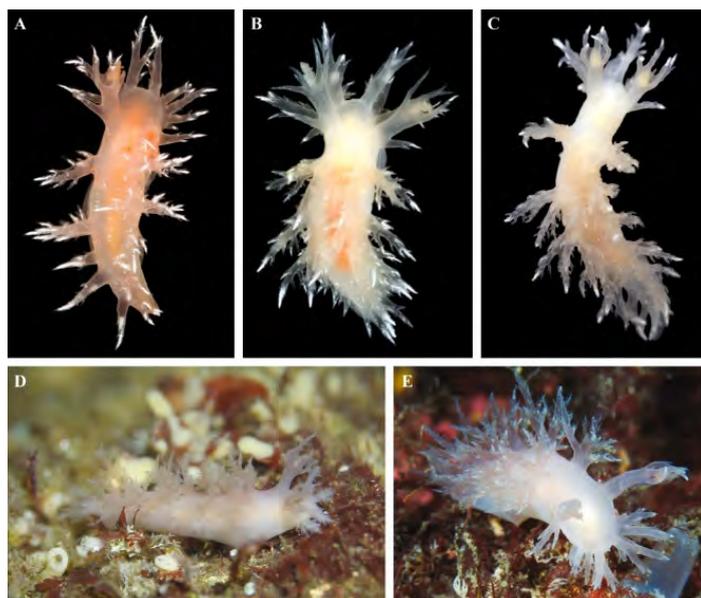


Рис. 12. Новый вид голожаберных моллюсков *Dendronotus niveus* sp. nov.

Показана возможность

возможность видовой идентификации 12 видов сусликов по гену *COI* мтДНК в международной системе ДНК-штрихкодирования; у 4 видов обнаружена интрогрессия мтДНК, а у широкоареальных видов уровень дивергенции в 3.5 – 4.4% указывает на возможность существования криптических видов [9]. По результатам секвенирования *cyt b* подтверждена монофилия подрода *Colobotis* (рис. 14). Впервые показано филогенетическое родство сусликов *Spermophilus alashanicus* и *S. dauricus* и их близость к предковым формам группы на основе анализа изменчивости гена *cytb*. Показано, что восточная и западная формы *S. relictus* парафилетичны.

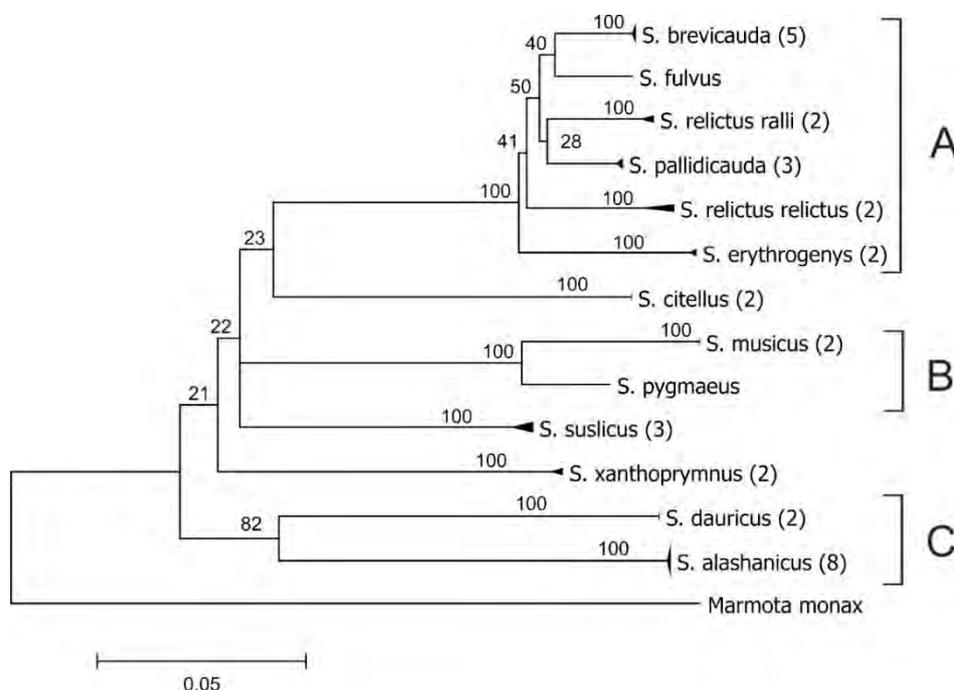


Рис. 14 Филогенетическое ML-дерево евразийских сусликов рода *Spermophilus*, построенное на основе анализа изменчивости гена *cytb* мтДНК. Цифры – индексы бутстрэпа (1000 реплик) в процентах.

Состав и распространение внутривидовых группировок обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus*, впервые выявленных при анализе изменчивости гена *cyt b*, не совпадают с принятой подвидовой системой (рис. 15).[36]

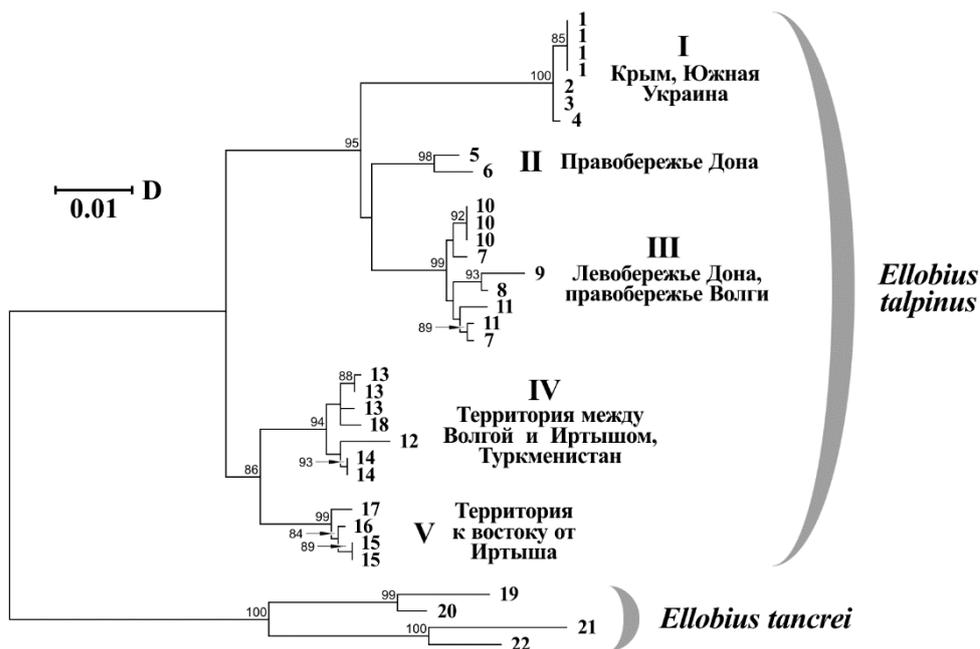


Рис. 15. Дендрограмма, построенная по методу Maximum likelihood (ML) с использованием модели TN93+G (Tamura-Nei model with gamma distributed) при сравнении полных нуклеотидных последовательностей гена *cyt b* с фланкирующим участком гена *tRNA-Thr* (1170 п.н.) отдельных особей видов *E. talpinus* и *E. tancrei*. В узлах ветвления древа указаны значения бутстреп-индекса, превышающие 70% (определены по 1000 репликаций). *D* – масштабная шкала генетических дистанций.

Подраздел 1. Комплексный анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной (*Sylvaemus uralensis*) и желтогорлой (*S. flavicollis*) мышей

Анализ полной нуклеотидной последовательности контрольного региона мтДНК (*D-loop*) подтвердил существенную генетическую удалённость памирской и гималайской форм малой лесной мыши как друг от друга, так и от европейской и азиатской рас (генетические дистанции – 0.027–0.051; межвидовые различия для рода *Sylvaemus* составляют 0.037–0.099). Также по *D-loop* подтверждена строгая дифференциация северной и южной форм желтогорлой мыши, хотя и при меньшем числе «фиксированных» замен, чем по гену *COI*. При исследовании гена *COI* впервые показана принадлежность большей части западно-европейских и центрально-европейских популяций желтогорлой мыши (кроме популяции из Северной Сербии) к северной форме. Сравнение внутривидовых форм *Sylvaemus uralensis* и *S. flavicollis* по фрагменту гена

цитохромоксидазы *COI*, полным генам *D-loop* и *cyt b* мтДНК показало неравномерность изменений в разных филетических линиях. Отмечены ускоренный темп эволюции гена *COI* у памирской формы *S. uralensis* и замедленные преобразования гена *cyt b* у *S. flavicollis*

Внутривидовые группировки малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (азиатская, европейская расы, памирская форма), значительно различающиеся по генам мтДНК (*cyt b*, *D-loop*, фрагмент гена *COI*), не показали фиксированных замен по экзону 11 гена *BRCA1*. Этот результат указывает на ускоренную эволюцию митохондриальной ДНК у малой лесной мыши в сравнении с ядерным геномом.

Подраздел 2. Исследование внутривидовой генетической дифференциации тарбагана *Marmota sibirica*.

На основании изучения изменчивости *D-loop* (N=68) подтверждено подвидовое деление для *Marmota sibirica*, граница между генетическими формами проходит в районе Орхон-Селенгинского бассейна. Кластеризация *Marmota sibirica* согласуется с выделением подвидов *M. s. sibirica* и *M. s. caliginosus* с разделением алтайских и хангайских популяций в составе последнего.

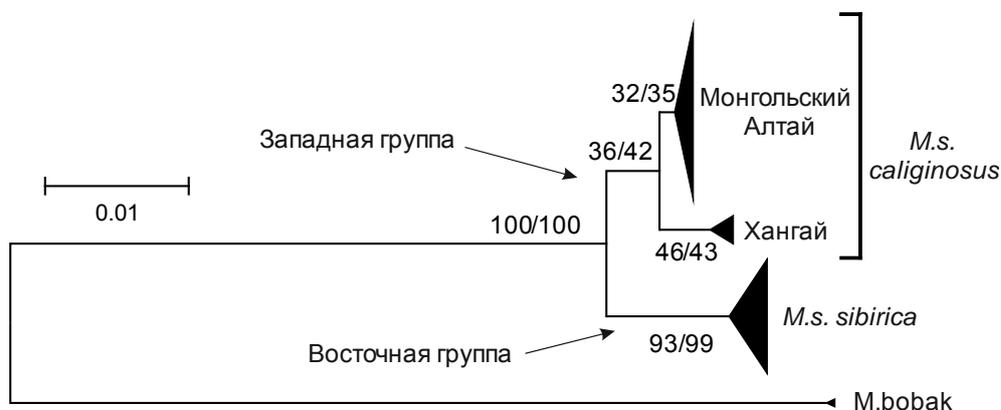


Рис. 16. ML-клатограмма, построенная на основе изменчивости контрольного региона мтДНК *M. sibirica*. Цифры в узлах ветвления соответствуют бутстрэп-поддержкам (ML/NJ) по 1000 репликациям.

Подраздел 3. Исследование внутривидовой генетической дифференциации длиннохвостого суслика *Urocitellus undulatus*.

Анализ изменчивости генов *D-loop* (N=107), *cyt b* (N=11), *SmcY* (N=7) выявил разделение вида на "западную" и "восточную" формы с границей по Орхон-Селенгинскому бассейну. Генетическая структура вида не полностью соответствует современному подвидовому делению.

Подвид *U.u.undulatus* парафилетичен, в то время как западный подвид *U.u.stramineus* характеризуется высокой генетической изменчивостью.

У трёх видов наземных беличьих, *Marmota sibirica*, *Spermophilus pallidicauda* и *Urocitellus undulatus*, обнаружена генетическая дивергенция между восточными и западными группами популяций. Наибольшие различия проявляются у наиболее широко распространённого из рассматриваемых видов – *U. undulatus* ($D=6,9\%$), ареал которого состоит из трёх больших частей: тьянь-шаньского, якутского изолятов и центрального массива.

Раздел 5. Изучение популяционно-генетических механизмов поддержания полиморфизма мтДНК в природных популяциях у дрозофил группы *virilis*.

При анализе внутривидовой изменчивости иногда возникают ситуации, когда получить картину генетической структуры таксона представляется затруднительным. Например, в случаях ограниченных выборок или когда природное генетическое разнообразие скрыто. Такая ситуация возникает при анализе синантропных и доместцированных видов, сельскохозяйственных сортов и пород, угрожаемых видов со сниженным уровнем генетического разнообразия, а также вымерших видов, доступных в виде ископаемых образцов.

Предложен новый методологический подход, позволяющий проводить исследование генетического разнообразия в условиях ограниченных выборок, в том числе на материале одного образца, при доступности полногеномных данных. Он основан на сравнении фрагмента последовательности мт-гаплотипа с гомологичными Numt-последовательностями. Учитывая, что в эволюционной истории видов интрогрессия фрагментов деградирующей мтДНК в ядро и их последующая эволюция в качестве псевдогенов митохондриального происхождения происходит регулярно, такие «геномные окаменелости» представляют собой не только хорошо идентифицируемые маркеры эволюционных событий, но и несут отпечаток генетической изменчивости предкового митохондриального гаплотипа. За время эволюции в результате разных событий переноса в ядерном геноме накапливается некоторое количество таких гомологичных последовательностей, произошедших от разных митохондриальных гаплотипов в разное время, которые могут быть сравнены.

Выявление и сравнение таких «молекулярных ископаемых» между собой и с современными митохондриальными гаплотипами позволяет не только существенно дополнить картину генетического разнообразия, но также дает возможность судить о его динамике, позволяя анализировать направления миграции, события гибридизации и интрогрессии.

Drosophila virilis является синантропным видом группы *virilis*. Анализ данных мтДНК не дает информации о внутривидовом разнообразии, так как образцы, собранные в разных

географических локальностях современного ареала вида, представляют собой одну и ту же синантропную ветвь, распространившуюся недавно из предковой природной популяции.

Геном данного вида отсеквенирован полностью. Анализ геномных данных показал, что в ядерном геноме *D. virilis* содержатся многократные копии фрагментов мт-геномов (а также целых мт-геномов), так называемые *Numt*-последовательности. Было выявлено 16 копий фрагмента гена *atp6* длиной 520 п.о. мт-генома *D. virilis* (GenBank: BK006340) (рис.17).

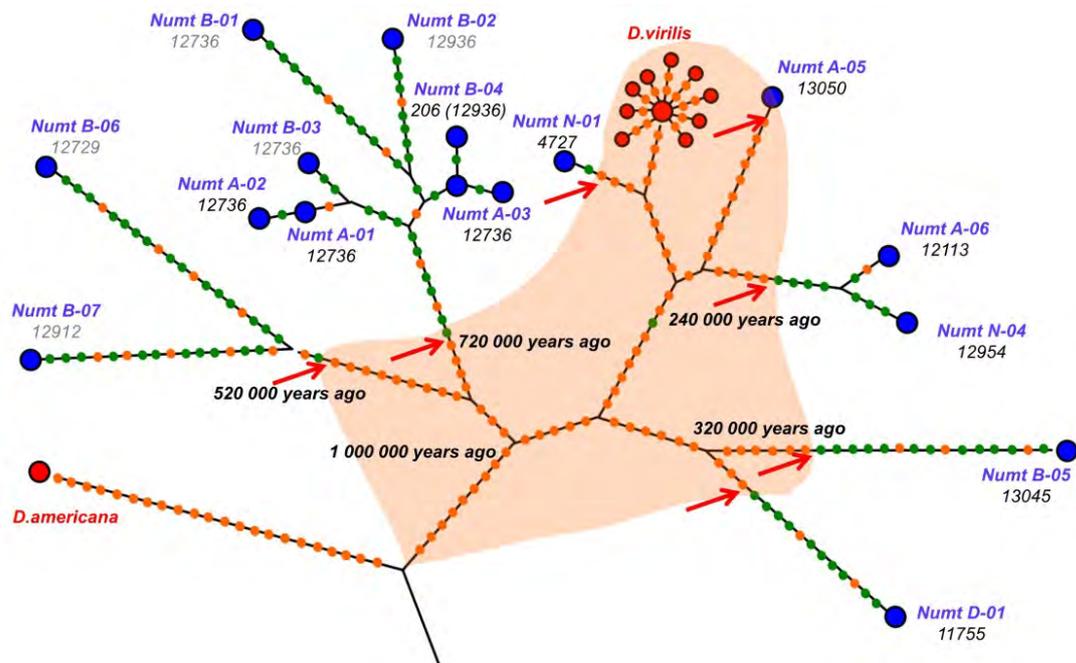


Рис. 17. Сеть максимальной парсимонии для *Numt*-последовательностей гена *atp6* *D. virilis* и известных современных митохондриальных гаплотипов.

Учитывая разницу в характере изменчивости функционального митохондриального гена и ядерной некодирующей последовательности, не подверженной давлению отбора, мы отделили нуклеотидные замены, произошедшие после переноса фрагмента в ядро от изменчивости исходных мт-гаплотипов. Мы выявили 7 независимых событий переноса мт-фрагментов в ядерный геном и реконструировали мт-гаплотипы, давшие начало митохондриальным псевдогенам (*Numt*-последовательностям). С помощью парсимониальной дендрограммы определили спектр мт-гаплотипов предковой популяции *D. virilis*, их возраст и возраст событий переноса фрагментов мтДНК в ядерный геном. Самое раннее событие переноса соответствует 720 тыс. л. назад. Дивергенция мт-гаплотипов началась около 1 млн. л. назад. Средняя величина значений попарных генетических расстояний архаичных мт-гаплотипов (p) составляет 0,044. Данные согласуются с данными анализа генетического разнообразия природных популяций других видов дрозофил группы *virilis* [69, 82]

Раздел 6. Эволюция доминирования и генетические основы доминантности при отдаленных скрещиваниях между видами одной монофилетической группы, на примере дрозофил группы *virilis*.

Оценивали роль половых хромосом в проявлении количественных признаков формы копулятивного аппарата дрозофилы. Проанализировано 139 препаратов копулятивных органов самцов *D. lummei*, *D. virilis*, самцов F1 из реципрокных скрещиваний и самцов Fb.

Обобщая полученные результаты, отметим, что в изменении степени доминирования признаков формы копулятивного аппарата при межвидовых скрещиваниях *D. virilis* и *D. lummei* принимают участие обе половые хромосомы и фактор происхождения родительского самца. Схематично наблюдаемые изменения доминантности признаков формы копулятивного аппарата у гибридного потомства и роль половых хромосом и фактора происхождения родительского самца показаны на рис.18.

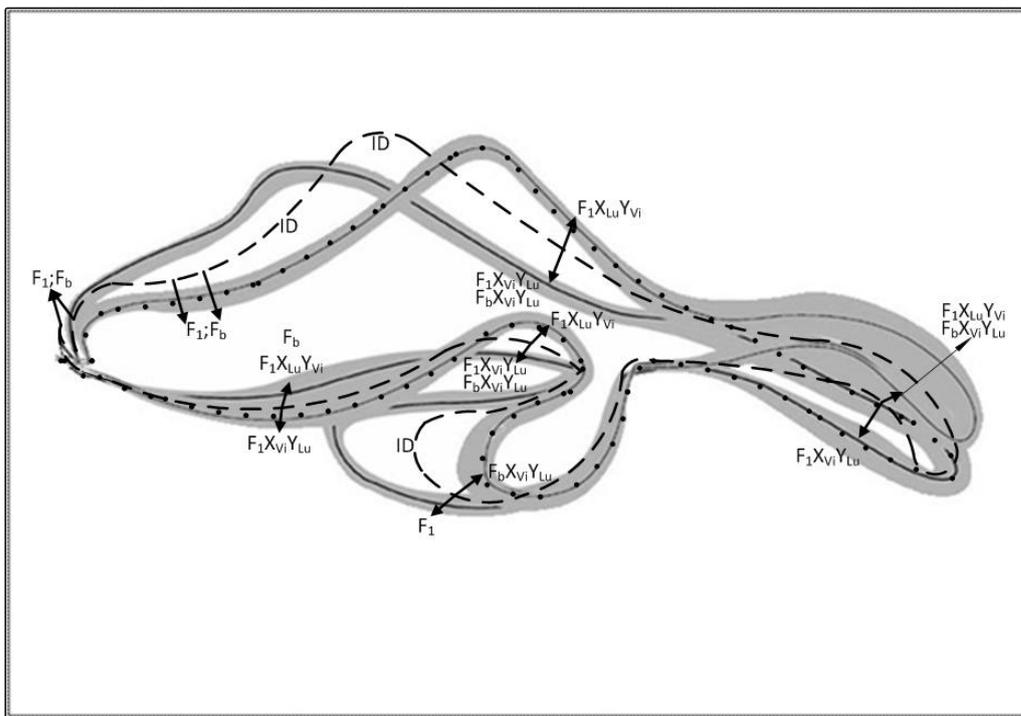


Рис. 18. Схема доминирования признаков формы копулятивного аппарата у межвидовых гибридов. Сплошной линией отмечен контур копулятивного аппарата *D.virilis*, сплошной линией, маркированной точками – контур *D. lummei*, прерывистой линией – обобщенный контур межвидовых гибридов. Для родительских видов серым цветом выделена область 95%-й изменчивости признаков формы копулятивного аппарата. Стрелками от прерывистой линии обозначены изменения признака в направлении доминирования одного из родительских генотипов. В случае, если оба генотипа от первого поколения реципрокных скрещиваний, или оба генотипа от возвратных скрещиваний, проявляли сходное доминирование, приведено обозначение F1 или Fb соответственно. Значения промежуточного доминирования приведены только для эволюционно-контрастных признаков фактора 8 и одинаковы для всех генотипов.

В рамках указаны половые хромосомы и эпигенетический фактор «генотип отца» $P^{\text{♂}}$, оказывающие значимое влияние на изменение доминантности гетерозиготного генотипа на данном участке контура копулятивного аппарата.

Наиболее часто изменение доминантности признаков связано с фактором происхождения родительского самца и сочетания этого фактора с фактором происхождения X-хромосомы. Независимое влияние половых хромосом или их сочетания на экспрессию признака проявляется реже. При анализе индивидуальных признаков доля отмеченных эффектов независимого влияния Y-хромосомы и совместного влияния X-и Y-хромосом наблюдалась значительно реже, чем при анализе факторных структур, представляющих собой обобщенную коррелированную изменчивость первичных признаков. Можно предположить, что слабые, но сонаправленные эффекты, связанные с действием Y-хромосомы, максимизируются при выявлении коррелированной изменчивости. Отметим также, что наиболее эволюционно-контрастные признаки в данном эксперименте проявляли промежуточное доминирование, например, признаки положения «вершины» эдеагуса, и не проявляли заметной зависимости от половых хромосом и статуса родительского самца [статья на стадии подготовки к печати].

Раздел 7. Анализ генетической изменчивости признака направленной асимметрии формы крыла у видов дрозофил группы *virilis*.

Известно, что исследования случайной (флуктуирующей) асимметрии (ФА) представлены значительно шире, чем направленной асимметрии (НА). Это связано с тем, что индексы ФА часто используются в качестве показателей состояния экологических ниш и систем, интенсивности стрессирующего воздействия природных и человеческих факторов. Зачастую направленная асимметрия рассматривается как помеха при изучении ФА. Тем не менее, считается, что НА, в отличие от ФА, имеет наследственную природу и адаптивный характер. Кроме того, НА достаточно широко представлена в природе. Она наблюдалась даже у таких парных органов, которые подвержены отбору на симметризацию – крылья насекомых. Задачей представляемого исследования как раз и является выявление структуры ФА и НА по признакам формы крыла у *D. melanogaster*. Анализировались 15 промеров на обоих крыльях самок и самцов из двух лабораторных линий, различающихся уровнем инбредности и 004выращивавшихся в условиях контрастной личиночной плотности. Поскольку размерность НА и ФА мерных признаков крыла намного меньше размерности самих признаков, то качественный анализ параметров НА и ФА возможен только после тщательной проверки и подготовки исходных данных. С этой целью был предложен многостадийный алгоритм, включающий статистические тесты и проверку распределений как исходных признаков, так и показателей асимметрии. Для повышения

надежности получаемых данных было проведено три повторности измерений каждого признака. Кроме того, измерения крыльев проводились вслепую, то есть исследователь не знал к какому экспериментальному режиму относится та или иная выборка крыльев. Также повторные измерения проводились в различное время без всякой связи с предыдущими измерениями одним исследователем.

Этап 1. Цель – проверка исходных данных на наличие ошибок при измерении крыльев, при вводе данных на компьютер, калибровании измерительных приспособлений и т.д., то есть ошибок, которые приводят к сильной переоценке ошибки измерений. Поскольку в нашей работе сначала исследователь расставлял точки на изображении крыла, а длина промеров между определенными точками вычислялась с помощью программы, то на первом этапе проверяли разницу между координатами одной точки в трех независимых повторностях для каждого крыла. Одновременно проверялась правильность расстановки точек на крыле во всех трех повторностях. В случае необходимости положение точки корректировалось. Проверка проводилась одним исследователем для минимизации эффекта субъективности. В настоящее время данную стадию прошли семь выборок из восьми.

Этап 2. Цель – определение закономерности или случайности наличия отклоняющихся наблюдений с помощью теста Грабба.

Таблица 1. Результаты применения теста Грабба к пятнадцати промерам в выборке из экспериментального режима «Нормальная личиночная плотность – линия Canton S – Самцы»

Сторона	Промер	Значение вероятности, полученное в тесте Грабба	Поправка по Бенжамини - Хочбергу
Правая	1	0.114954	0.0100
Правая	2	0.000000	
Правая	3	0.000068	
Правая	4	0.109204	
Правая	5	0.534127	
Правая	6	0.642519	
Правая	7	0.195232	
Правая	8	0.000196	
Правая	9	1.000000	
Правая	10	1.000000	
Правая	11	0.034422	
Правая	12	0.689343	
Правая	13	0.215774	
Правая	14	1.000000	
Правая	15	0.201334	
Левая	1	0.130139	0.0167
Левая	2	0.000019	
Левая	3	0.000049	

Левая	4	0.615569
Левая	5	0.147694
Левая	6	0.000021
Левая	7	0.217384
Левая	8	0.000014
Левая	9	0.089189
Левая	10	0.277154
Левая	11	0.600035
Левая	12	0.219300
Левая	13	0.471245
Левая	14	0.048377
Левая	15	0.010555

Желтым цветом и красным шрифтом выделены ячейки со значимым результатом, то есть неслучайными отклонениями от общего распределения по данному промеру.

Пример отклоняющегося наблюдения см. рис. 19 (самец №58 – правое крыло, самцы №№ 23, 38 и 57 – левое крыло).

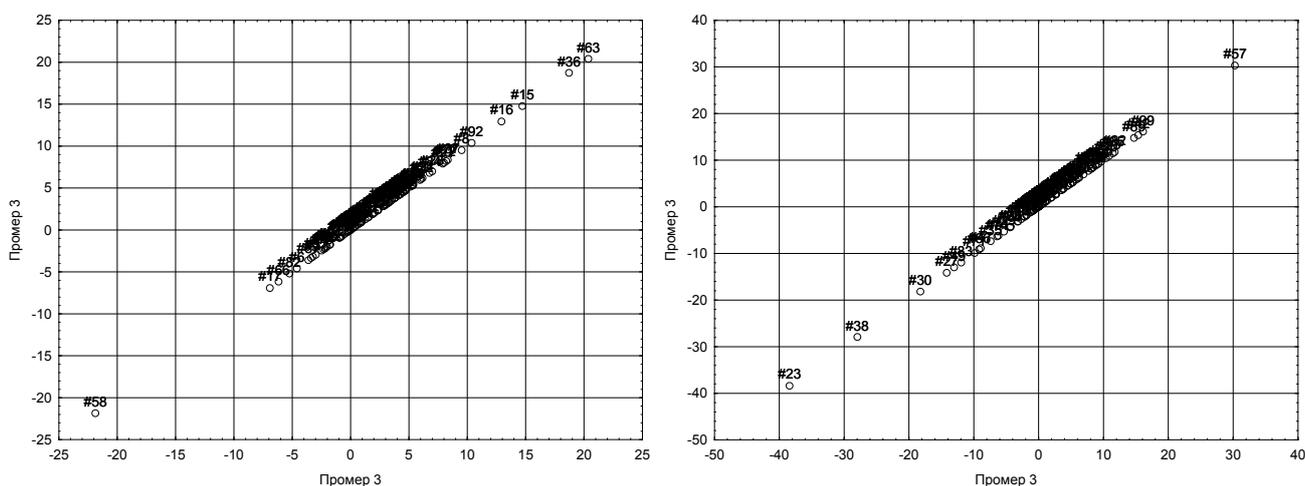


Рисунок 19. Отклоняющиеся наблюдения на правом (а) и левом (б) крыльях.

В случаях выявления значимых девиантных особей и измерений положение соответствующих точек корректировалось в соответствующих повторностях.

Этап 3. Цель – выявление отклоняющихся наблюдений (фенодевиантов) с помощью совместного построения. На данный момент этот этап прошли выборки из четырех экспериментальных режимов – все из высокой личиночной плотности.

Пример совместного построения распределения промеров см. рис. 20 (промер 15 на левом и правом крыльях).

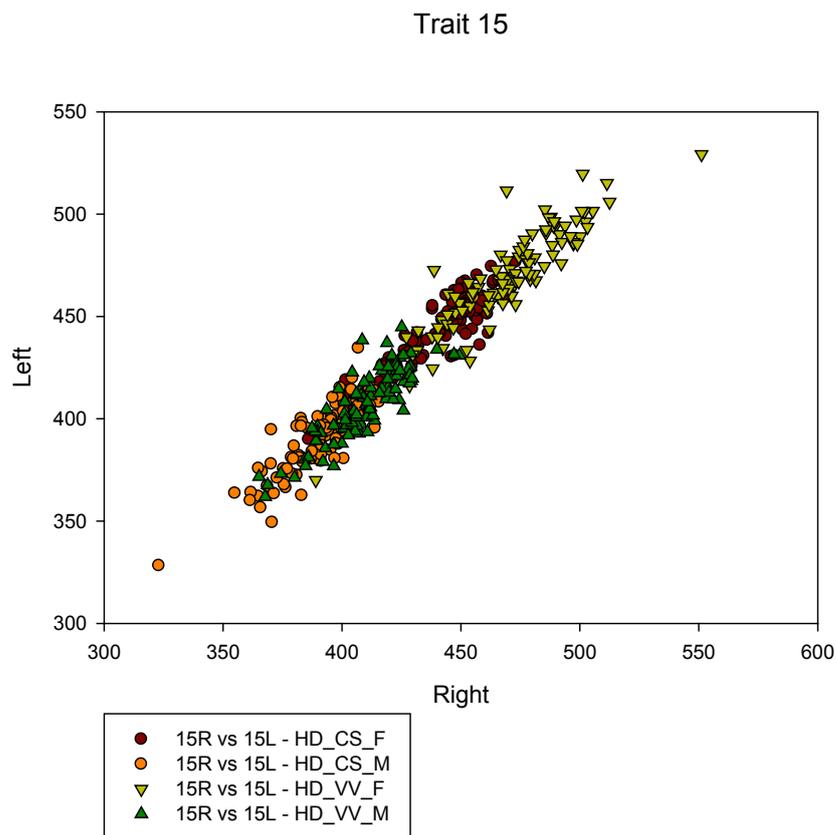


Рисунок 20. Пример многовыборочного распределения длины промера 15 на правом и левом крыльях.

Результат: правильные по форме распределения без сильно отклоняющихся наблюдений.

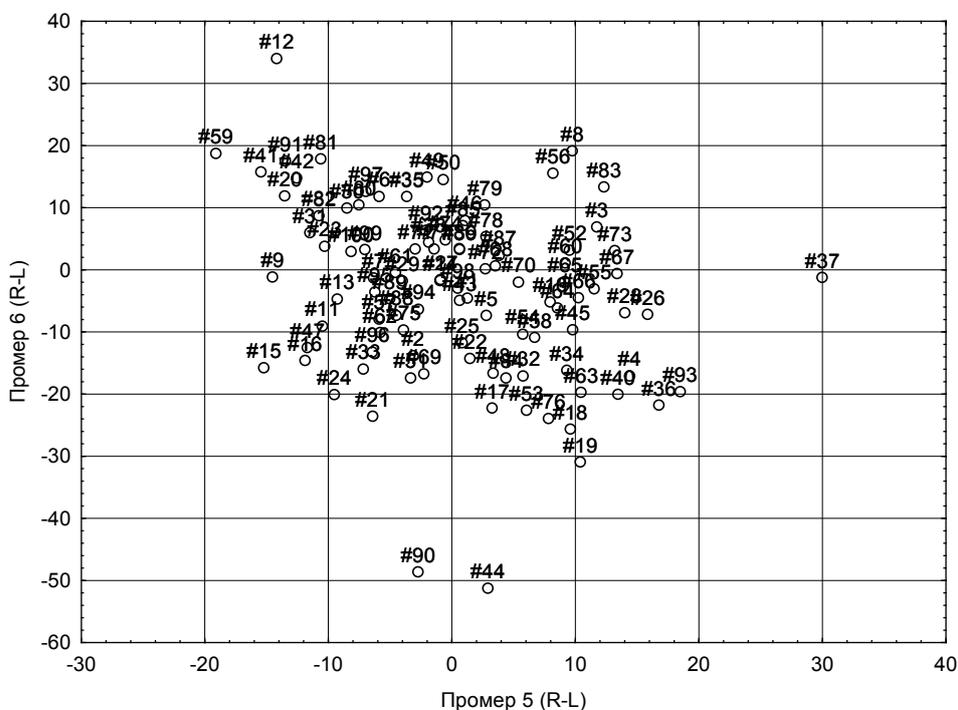


Рисунок 22. Пример совместного распределения разницы длин (R-L) промеров 5 и 6. Отклоняющиеся особи – 12, 37, 44 и 90.

Этап 4. Цель – выявление отклоняющихся наблюдений для разницы длины промера на правом и левом крыльях (R-L) с помощью построения диаграмм распределения соответствующей разницы. Пример распределения на рис. 22.

Раздел 8. Анализ изменчивости регуляторных районов гена *Ras1* у дрозофил группы *virilis*.

Показано, что в ходе эволюции молекулярных некодирующих последовательностей генома, в том числе области промотора и регуляторных последовательностей гена, могут происходить «мгновенные» эволюционные преобразования, за промежуток времени, соответствующий нескольким поколениям. Такие преобразования представляют собой полную замену значительных фрагментов последовательности, при быстром восстановлении функциональной активности гена. Анализ изменчивости регуляторной области гена *Dras1* и его ортологов у видов дрозофил разной степени родства из подродов *drosophila* и *sophophora* выявил неоднократную смену промотора, точки старта транскрипции и всей регуляторной области гена на разных ветвях филогенетического дерева дрозофил. У филогенетически удаленных видов гомология последовательности межгенного спейсера практически отсутствует. Так, гомология последовательности *D. ananassae* с видами подгруппы *pseudoobscura* (подрод *sophophora*) наблюдается только на участке от 9-и п.о. до предполагаемой точки TSS (FlyBase), и виды *D. grimshawi* и *D. mojavensis* проявляют сходство с видами группы *virilis* (подрод *drosophila*), на участке последовательности от 50-и п.о. до TSS. Размер межгенного спейсера со стороны промотора гена *Dras1* меняется в пределах от 109 п.о. у видов подгруппы *subobscura* до более чем 1500 у видов группы *virilis* (рис. 23).

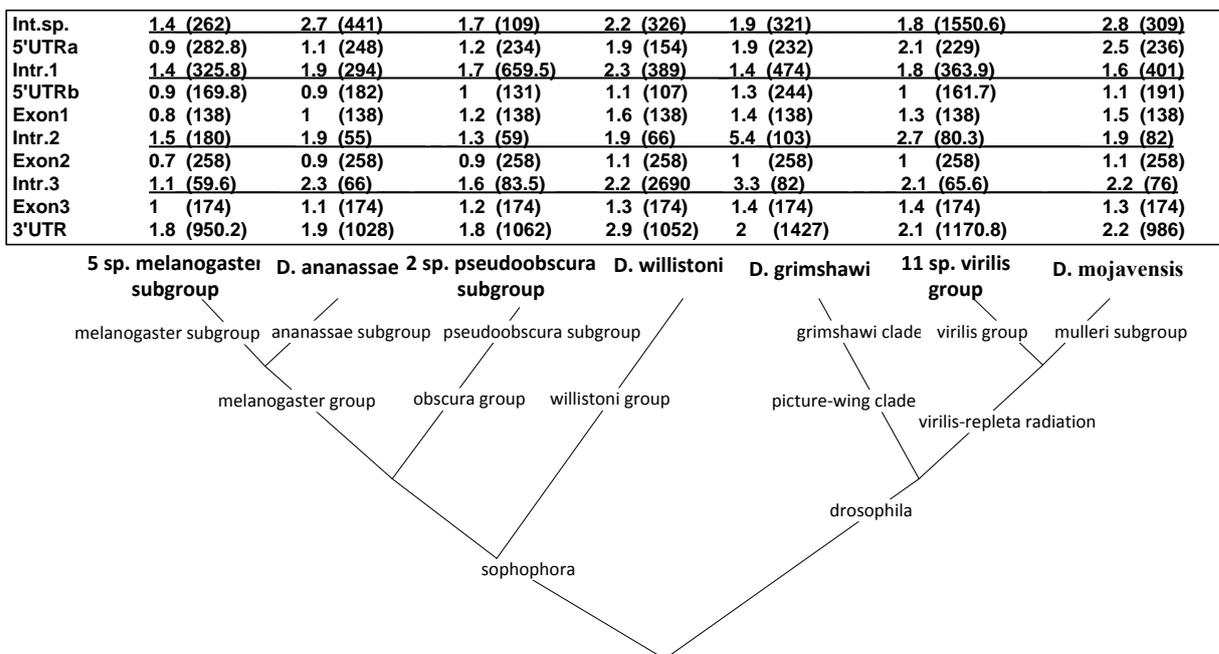


Рис.23 Схема филогенетического родства анализируемых видов и AT/GC соотношение для структурных элементов локуса *Dras1*.

Изменения структуры последовательности связано с инсерциями мобильных элементов и в ряде случаев – с сопровождающими их структурными перестройками хромосомы (рис. 24).

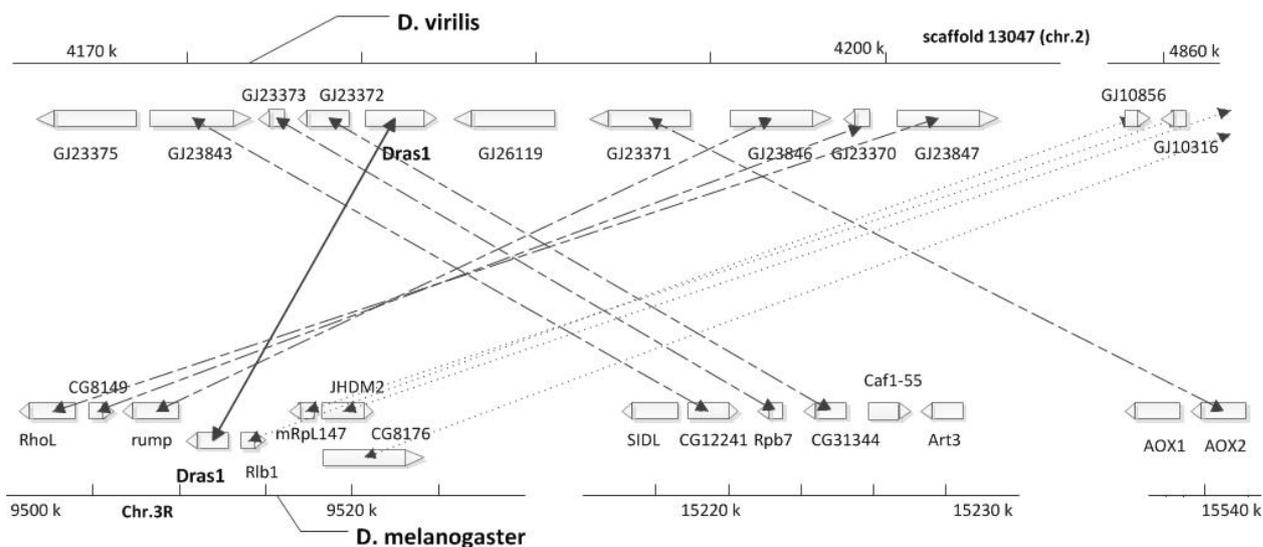


Рис. 24. Генетическое окружение локуса *Dras1* в геномах дрозофил группы *virilis* и группы *melanogaster*. На схеме стрелками показано замещение генетического окружения гена *Dras1* в геноме *D. virilis* относительно *D. melanogaster*. На шкалах указаны позиции локусов от начала хромосомы – для *D. melanogaster*, и от начала скаффолда – для *D. virilis*.

Уникальная для видов группы *virilis* структура межгенного спейсера сформирована в результате ряда последовательных инсерций и эксцизий мобильных элементов, перестроек с участием гомологичных удаленных последовательностей. На рис. 25 приведена схема расположения инделей в межгенном спейсере видов группы *virilis*, и положения участков последовательности, проявляющих значимую гомологию (Score > 82; bit-score > 25.3; E-value < 0.044) и образующих прямые и инвертированные повторы и палиндромы.

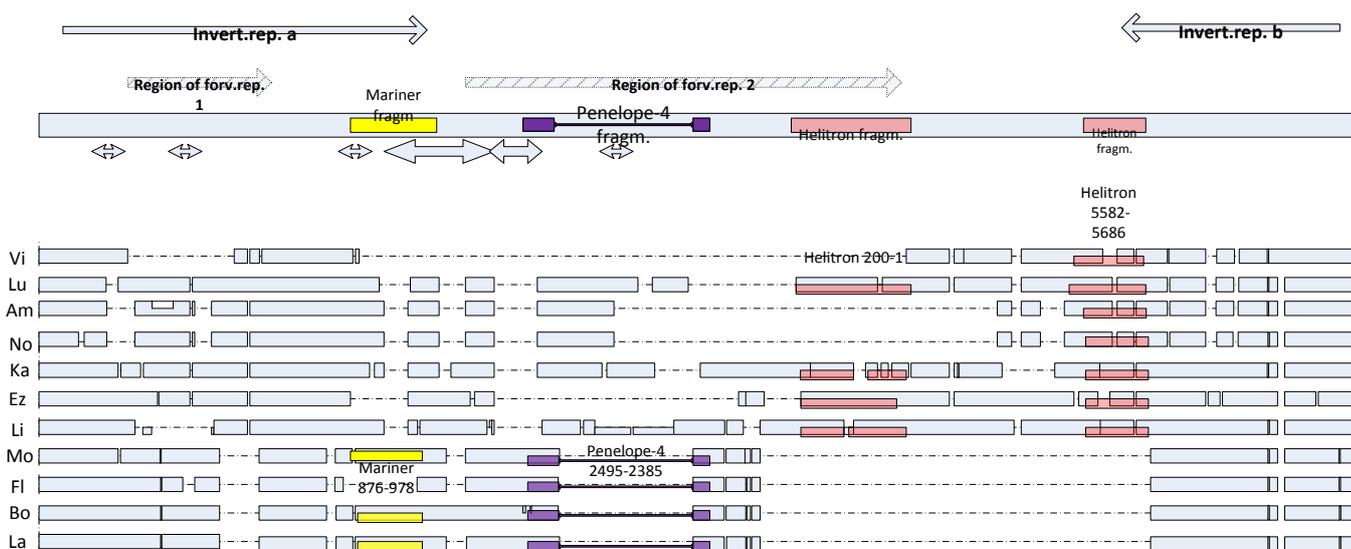


Рис. 25. Схема структуры области промотора области межгенного спейсера, расположенного выше *Dras1* гена у видов группы *virilis*. Положение повторов и палиндромов: выраженными стрелками

показаны области инвертированных повторов, фланкирующих спейсер, полупрозрачными заштрихованными стрелками показаны области прямых повторов, двунаправленными стрелками – палиндромы. Распределение крупных делеций показано на схеме пунктирными линиями и фрагментов МЭ – цветными блоками с соответствующими обозначениями.

Вся последовательность фланкирована инвертированными повторами, тогда как большинство прямых повторов смещено к центральной области. Консенсусные последовательности участков, содержащих инвертированные повторы, существенно различаются по длине, составляя примерно 730 п.о. для 5'-фрагмента, и 380 п.о. для 3'-фрагмента. Эти различия связаны с наличием инсерций, приходящихся на область 5'-фрагмента. Наличие коротких прямых повторов в 5' области объясняет возможный механизм смещения повторов друг относительно друга на консенсусной последовательности. Повторы в данной области отмечены у всех видов группы *virilis*, их различное положение и состав связаны с делеционным полиморфизмом и вырожденностью последовательностей.

Исследуемая модель характеризуется строгим функциональным и структурным консерватизмом кодируемого геном белка, и летальным характером 0-аллелей, исключающим экспрессию данного гена. Транспозиции мобильных элементов в область промотора приводят к формированию аллелей гена с летальным эффектом или, по крайней мере, с резко сниженными показателями жизнеспособности. В природе такие аллели сохраняются исключительно в гетерозиготном состоянии и теряются вследствие генетико-автоматических процессов. Отмеченная смена промотора и регуляторной части должна сопровождаться восстановлением функциональной активности гена в течение ограниченного числа поколений [70, 71, 89].

Раздел 9. Межвидовая изменчивость обонятельных предпочтений у личинок дрозофил группы *virilis*, генетический анализ этого признака.

Известно, что в центральной части 4-й хромосомы дрозофил группы *virilis* расположен ортолог гена Gr32a, кодирующего вкусовой рецептор и играющего существенную роль у *D. melanogaster* в определении брачных предпочтений. Вместе с тем, по данным информационного ресурса NCBI GeoProfiles, этот ген экспрессируется у личинок. Также хорошо известно, что вкусовые рецепторы, образуя гетеродимеры, принимают участие в определении предпочтений к широкому спектру обонятельных и вкусовых агентов. Рецептор Gr32a потенциально способен образовывать гетеродимеры с 10-ю партнерами. Можно ожидать, что данный рецептор определяет довольно широкий спектр вкусовых и обонятельных предпочтений личинок дрозофилы. Для оценки эволюционной изменчивости данного гена было проведено секвенирование последовательности гена Gr32a у 11 видов дрозофил группы *virilis*. Анализ изменчивости показал значительную изменчивость, представленную делециями и неэквивалентными заменами

аминокислот, в экстрацеллюлярных доменах белка. Интересно, что N' конец рецептора, определяющий связь с лигандами и демонстрирующий наибольшую эволюционную изменчивость, имеет наибольшее число делеций у *D. virilis* и *D. ezoana*. Именно эти виды проявляют крайние значения по признакам предпочтения к обонятельным стимулам. Так, для бутиловой кислоты в ряду *D. ezoana* – *D. virilis* – *D. kanekoi* ответ на стимул закономерно возрастает. Можно предположить, что длина лиганд-связывающего домена рецептора коррелирует с эффективностью связывания. Во всяком случае, отбор закономерно изменяет структуру данного рецептора, обеспечивая оптимальную чувствительность к стимулам в изменяющихся условиях среды.

Роль Gr32a в качестве одного из основных генов, определяющих брачные предпочтения дрозофил в ответ на обонятельные и вкусовые стимулы, проверяется в серии поведенческих экспериментов по анализу брачного поведения в кон- и гетероспецифичных скрещиваниях видов-двойников дрозофил группы *virilis*.

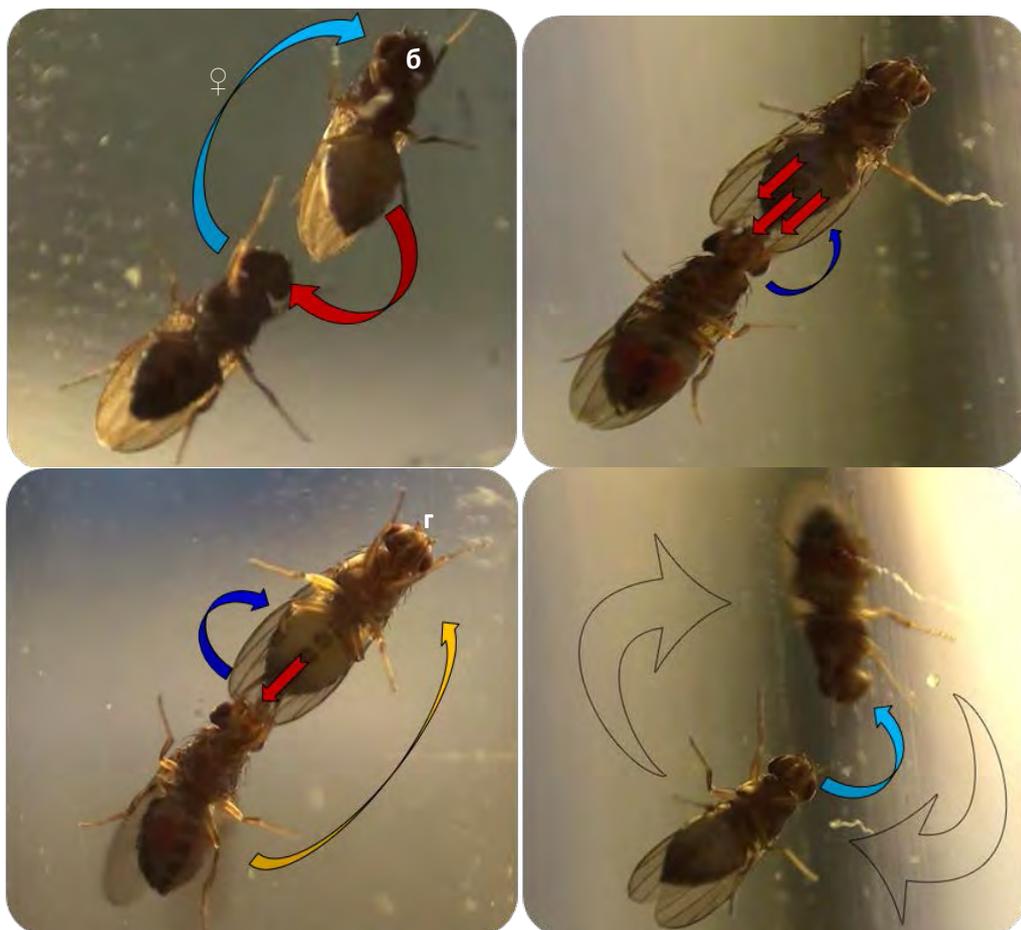


Рисунок 26. Стереотипные поведенческие элементы брачного ритуала видов-двойников дрозофил группы *virilis*: а – преследование самки самцом, при этом идет двухсторонний обмен визуальной информацией (синяя стрелка, должна быть двухсторонней), кроме того, вероятно, самка выделяет

в это время дистантные феромоны (красная стрелка), закрепляя этим реакцию самца; б – ощупывание и лизание самцом конца брюшка самки, первое представляет собой тактильное воздействие самца с целью стимуляции самки (синяя стрелка), второе, вероятно, - химическое воздействие самки контактными феромонами на вкусовые рецепторы самца, расположенные на его хоботке (красные стрелки); в – «пение» самца, исполняемое одновременно с ощупыванием и лизанием (синяя стрелка), как дополнительная акустическая стимуляция (желтая стрелка) самки самцом, сам самец в это время получает вкусовую стимуляцию (красная стрелка); г – кружение самца вокруг самки, как предъявление дополнительного визуального эффекта. Из приведенных фотографий становится ясным, что некоторые элементы идут в одно время с другими.

Репродуктивное поведение дрозофил представляет собой набор стереотипных элементарных действий, таких как ориентирование самца в сторону самки, преследование самки, ощупывание брюшка самки передней парой ног, вибрация крылом, кружение вокруг самки и лизание ее гениталий, совершаемых в определенном порядке (рис. 26). Поведение ухаживания у этих видов сопровождается интенсивным обменом сигналами различной модальности (химическими, акустическими, зрительными и тактильными).

Исследование проводится на четырёх линиях, представляющих три вида-двойника дрозофил группы *virilis*: *D. virilis*, *D. lummei* и *D. littoralis*. Последний вид представлен двумя линиями, основатели которых были пойманы в местах обитания северной и южной рас *D. littoralis*. Имаго в возрасте 1–2 суток после линьки обездвигивались с помощью холода и разбирались по полу. Виргинные самки и неспарившиеся самцы содержались отдельно в пробирках указанного размера со стандартным кормом. Поведение ухаживания регистрировали методом видеотипирования: все взаимодействия между самкой и самцом записывались на видеокамеру Sony HDR-SR 12E (Япония), а далее анализировались с помощью компьютерной программы Virtual Dub 1.10.3. Для каждой пары измеряли общую длительность каждого поведенческого акта и общую длительность ухаживания от начала первого акта до начала копуляции, исключая долгие паузы. Фиксировались восемь элементов ухаживания: преследование самцом самки, ощупывание самцом брюшка самки, лизание самцом гениталий самки, пение самца и пение самки, кружение самца вокруг самки, попытку копуляции и копуляцию.

Не было обнаружено значимой межвидовой изменчивости по длительности брачных элементов и их латентному периоду при сравнении результатов конспецифических тестов *D. virilis* и *D. lummei*, что свидетельствует о сходстве структуры брачного ритуала у этих близкородственных видов. Однако анализ гетероспецифических ссаживаний, ♀ *D. virilis* × ♂ *D. lummei* и ♂ *D. virilis* × ♀ *D. lummei*, выявил высоко значимое резкое уменьшение длительности практически всех элементов брачного ритуала по сравнению с соответствующими

конспецифическими тестами, особенно таких ключевых, как ощупывание и лизание. Значения вероятности варьируют от 0.031 для элемента «длительность кружения» при сравнении конспецифического варианта *D. virilis* с гетероспецифическим вариантом ♀ *D. virilis* × ♂ *D. lummei* до 0.27×10^{-12} для элемента «лизание» при сравнении конспецифического варианта *D. lummei* с гетероспецифическим вариантом ♀ *D. lummei* × ♂ *D. virilis*. Такое резкое изменение структуры ритуала ухаживания свидетельствует о нарушении коммуникации между самкой и самцом двух разных, хотя и близкородственных видов. Сами гетероспецифические ссаживания не отличаются друг от друга как по длительности элементов брачного ритуала, так и по продолжительности их латентного периода. Можно предположить, что системы обмена сигналами между самками и самцами у рассматриваемых видов различаются, что и приводит к сбоям ритуала ухаживания.

Сравнение конспецифических ссаживаний двух линий *D. littoralis*, представляющих северную и южную географические расы (СР и ЮР), выявило значимое отличие структуры брачного ритуала в выборках из этих рас, так самцы южной расы значительно меньше тратят времени на преследование ($t=4.98$, $d.f.=58$, $p=0.0000006$) и ощупывание ($t=2.94$, $d.f.=58$, $p=0.0047$), а самки, соответственно, меньше «поют» ($t=3.08$, $d.f.=58$, $p=0.0032$), тогда как продолжительность копуляции у «южных» *D. littoralis* больше, чем у северных ($t=-6.78$, $d.f.=58$, $p=0.68 \times 10^{-8}$). Это интересный результат, так как получены значимые отличия по структуре брачного ритуала в пределах вида, которые не наблюдались между *D. virilis* и *D. lummei*. Необходимо отметить, что *D. littoralis* является родственным видом, но филогенетически более удаленным от пары *D. virilis* и *D. lummei*. Анализ результатов гетероспецифических тестов с участием двух линий *D. littoralis* убедительно демонстрирует отсутствие сильных различий в структуре брачного ритуала между ними и конспецифическими тестами. Так, конспецифический вариант линии *D. littoralis* ЮР не отличается по длительности элементов брачного ритуала от обоих гетероспецифических вариантов тестов (♀ *D. littoralis* СР × ♂ *D. littoralis* ЮР и ♂ *D. littoralis* ЮР × ♀ *D. littoralis* СР). Конспецифический вариант линии *D. littoralis* СР отличается от гетероспецифического варианта ♀ *D. littoralis* СР × ♂ *D. littoralis* ЮР по длительности преследования, ощупывания, пения самки и копуляции: первые три элемента дольше продолжались в конспецифическом варианте, тогда как копуляция – в гетероспецифическом. Сравнение конспецифического варианта линии *D. littoralis* СР с гетероспецифическим ♀ *D. littoralis* ЮР × ♂ *D. littoralis* СР дало только два значимых отличия: по длительности преследования и копуляции [39].

Раздел 10. Популяционно-генетический анализ модельных групп животных с привлечением данных полногеномного секвенирования.

Подраздел 1. Изучение естественных (озера) и искусственных (карьеры) популяций трехиглой колюшки методом геномного секвенирования.

Проведено исследование молодых озер Кандалакшского залива Белого моря (рис. 27). В озерах, соединенных широкой короткой протокой с морем выявлена типичная анадромная форма колюшки, частоты пресноводного аллеля EDA составляют около 5%, что свидетельствует об отсутствии в этих озерах жилой формы. В изолированных озерах частота этого аллеля от 30 до 75%, что говорит о промежуточной стадии адаптации к облигатно пресноводному местообитанию. Неожиданно высокую представленность генов системы энергетического обмена среди участков генома, находящихся под воздействием движущего отбора можно объяснить тем, что ключевым различием в физиологии жилой формы колюшки является не соленость, а кардинальные изменения в условиях зимовки. Анализ данных полногеномного секвенирования популяций трехиглой колюшки из молодых пресноводных водоемов Кандалакшского залива Белого моря позволил выявить 19 высоко дивергировавших коротких участков генома, 17 из которых включают белок-кодирующие гены, с предсказанными функциями к адаптациям к пресноводному обитанию (рис. 28). Наличие таких участков в геноме обусловило возможность быстрой адаптации под действием сильного движущего отбора, воздействующего на разные участки генома одновременно. [4]



Рис. 27. Изученные молодые озера Кандалакшского залива Белого моря.

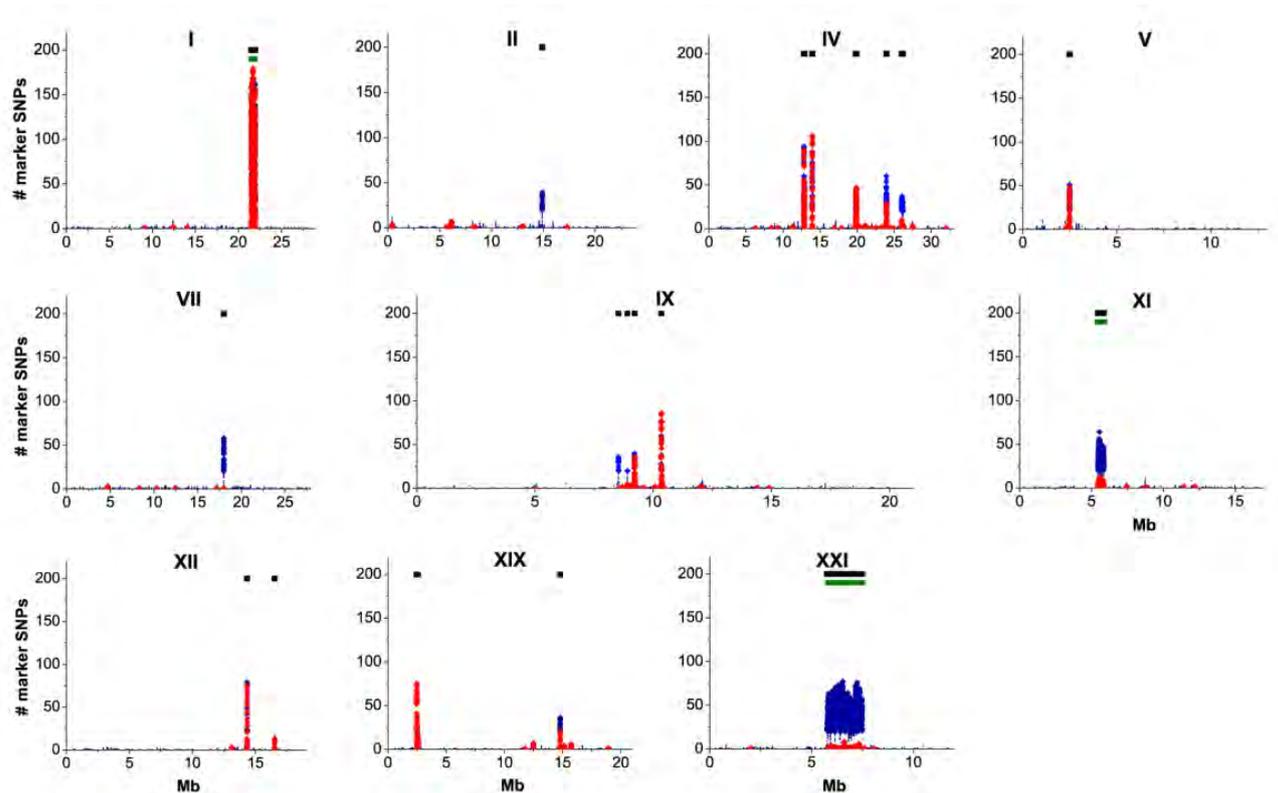


Рис. 28. Распределение SNPs, различающих морские и пресноводные популяции в геноме *Gasterosteus aculeatus*.

Подраздел 2. Проблемы детерминации пола у дафний (*Daphnia magna*), модельного вида, имеющего партеногенетические клоны.

Впервые обнаружен новый тип бесполого размножения, автомиксис, у ветвистоусых ракообразных. При анализе однонуклеотидного полиморфизма вблизи сайтов рестрикции (RAD маркеры) у редкого полового потомства в массовых культурах NMP клонов было показано, что это потомство образуется не в результате внутриклонального скрещивания, а в результате бесполого производства покоящихся яиц путем автомиксиса. [14]

Описана и изучена новая модель ранней эволюции генетической (хромосомной) системы определения пола у пресноводного ракообразного *Daphnia magna*. У части клонов дафний пол потомства определяется условиями, в которых находится материнская особь, а у части – генотипом последней. В географически и эволюционно далеких популяциях вида участки, отвечающие за генетическое определение пола, расположены в одной и той же хромосоме. Выявлено несколько кандидатных генов, мутации в которых могут приводить к генетическому определению пола, в том числе, участвующий в определении пола у насекомых *transformer2* и *sox9*, мутации в котором приводят к гермафродитизму у человека. [25, 26]

Раздел 11. Создание базы данных молекулярно-генетических взаимодействий и программного обеспечения для анализа больших массивов данных и моделирования состояний клетки у человека и мыши в норме и при патологических процессах.

Создаваемый информационный ресурс MigOV общедоступен в сети Интернет, позволяет анализировать поступающие данные и визуализировать их в виде геной сети, включающей детально проаннотированные взаимодействия микроРНК, транскрипционных факторов и других молекулярно-генетических агентов. В качестве системы управления базой данных используется MySQL, а также MongoDB. Для анализа поступающих данных используются как классические, так и авторские алгоритмы. Ресурс позволяет выявлять драйверные гены, связанные с развитием патологии, сопоставлять полученную геноую сеть с индивидуальным генетическим профилем пациента, определять возможные лекарственные воздействия на целевые узлы данной сети и выбрать наиболее эффективные средства. Алгоритмы анализа предоставляют возможность поиска кратчайших расстояний между объектами сети, разделения сети на отдельные модули, связанные минимальными латеральными взаимодействиями, оценки состава объектов сети по онтологии клеточных процессов, функциональной активности генов, связи их с заболеваниями. В настоящий момент ведется работа в двух направлениях: 1. Заполнение базы данных новыми взаимодействиями, подтвержденными в публикациях 2014-16 гг., и связанными прежде всего с развитием патологических процессов, с одной стороны, и базовыми регуляциями экспрессионной активности генов, с другой; 2. Внесение информации и отработка алгоритмов анализа связи базовых процессов регуляции экспрессионной активности генов и уровня метаболизма, в первую очередь – метаболизма липидов.

Публикации по теме

статьи в зарубежных журналах

1. **Bakloushinskaya I.**, Romanenko S., Serdukova N., Graphodatsky A., **Lyapunova E.** A new form of the mole vole *Ellobius tancrei* Blasius, 1884 (Mammalia, Rodentia) with the lowest chromosome number // Comparative Cytogenetics. 2013. V. 7. N 2. P. 163-169. *
2. Zakharov I., **Blekhman A.** Comparative analysis of invasive and native populations of *Harmonia axyridis* by a complex of morphological traits // IOBC/WPRS Bulletin. 2013. V. 94. P. 131-139. *
3. Shashova EE, Lyupina YV, Glushchenko SA, Slonimskaya EM, Savenkova OV, **Kulikov AM**, **Gornostaev NG**, Kondakova IV, Sharova NP. Proteasome functioning in breast cancer: connection with clinical-pathological factors. PLoS One. 2014 Oct 17;9(10):e109933. doi: 10.1371/journal.pone.0109933. eCollection 2014.
4. Terekhanova NV, Logacheva MD, Penin AA, Neretina TV, Barmintseva AE, Bazykin GA, Kondrashov AS, **Mugue NS.** Fast evolution from precast bricks: genomics of young freshwater populations of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* // PLoS Genetics. 2014. DOI: 10.1371/journal.pgen.1004696
5. Andreev V., Fokin M., **Mugue N.**, Strelkov P. Long-term persistence and evolutionary divergence of a marine fish population with a very small effective population size (Kildin cod *Gadus morhua kildinensis*) // Marine Biology. 2015. V.162. N 5. P. 979-992.
6. Anosov S. E., Spiridonov V. A., Neretina T. V., Uryupova E. F., **Schepetov D.** King crabs of the western Atlantic sector of Antarctic and adjacent areas: new records, molecular barcode data and distribution (Crustacea: Decapoda: Lithodidae) //Polar Biology. 2015. N 38. P. 231-249.
7. Bobkova N.V., Evgen'ev M., Garbuz D.G., **Kulikov A.M.**, Morozov A., Samokhin A., Velmeshev D., Medvinskaya N., Nesterova I., Pollock A., Nudler E. Exogenous Hsp70 delays senescence and improves cognitive function in aging mice // Proc Natl Acad Sci USA. 2015. V. 112(52). P. 16006-16011.
8. Butovskaya M.L., **Lazebny O.E.**, Vasilyev V.A., Dronova D.A., Karelin D.V., Mabulla A.Z., Shibalev D.V., Shackelford T.K., Fink B., Ryskov A.P. Androgen receptor gene polymorphism, aggression, and reproduction in tanzanian foragers and pastoralists // PLoS One. 2015. V. 10(8). e0136208.
9. Ermakov O.A., Simonov E.P., Surin V.L., Titov S.V., **Brandler O.V.**, Ivanova N.V., Borisenko A.V. Implications of hybridization, NUMTs, and overlooked diversity for DNA barcoding of Eurasian ground squirrels // PLoS One. 2015. V. 10(1). e0117201.
10. Esin E.V., **Mugue N.S.**, Koval' O.O., Sorokin Yu.V. Isolated charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) from lakes of the Uzon Caldera, Kamchatka: II. Charr of lake Tsentral'noe // Journal of Ichthyology. 2015. V. 55. N. 1. P. 105-118.

11. Karaushu E.V., Lazebnaya I.V., Kravzova T.R., Vorobey N.A., **Lazebny O.E.**, Kiriziy D.A., Olkhovich O.P., Taran N.Y., Kots S.Y., Popova A.A., Omarova E., Koksharova O.A. Biochemical and molecular phylogenetic study of agriculturally useful association of a nitrogen-fixing cyanobacterium and nodule sinorhizobium with *Medicago sativa* L. // *BioMed Res Int.* 2015. V. 2015. P.202597.
12. Matveevsky S., **Bakloushinskaya I.**, Tambovtseva V., Romanenko S., Kolomiets O. Analysis of meiotic chromosome structure and behavior in Robertsonian heterozygotes of *Ellobius tancrei*: a case of monobrachial homology // *Comparative Cytogenetics.* 2015. V. 9. N 4. P. 691–706. doi: 10.3897/CompCytogen.v9i4.5674
13. Senchukova A.L., Pavlov S.D., Esin E.V., Markevich G.N., **Mugue N.S.** Chars of the genus *Salvelinus* from Nachikinskoe Lake (Kamchatka Peninsula) and their position in the phylogenetic system of the *S. alpinus*-*S. malma* complex // *Journal of Ichthyology.* 2015. V. 55. N 1. P. 97-104.
14. Svendsen N., Reisser C.M.O., Dukić M., Thuillier V., Ségard A., Liautard-Haag C., Fasel D., Hürlimann E., Lenormand T., **Galimov Y.**, Haag Ch.R. Uncovering cryptic asexuality in *Daphnia magna* by RAD-sequencing // *Genetics.* 2015. V. 201(3). P. 1143-55.
15. **Брандлер О.В.**, Бирюк И.Ю., Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Кораблев В.П., Токарский В.А. Межвидовая и внутривидовая молекулярно-генетическая изменчивость и дифференциация у крапчатых сусликов *Spermophilus suslicus* и *S. odessanus* (Rodentia, Sciuridae, Marmotini) // *Вестник Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина. Серия: биология.* 2015. Вып. 24. С. 58-67.
16. Goryacheva I., Blekhman A., Andrianov B., Zakharov I. Heritable bacterial endosymbionts in native and invasive populations of *Harmonia axyridis* // *Biological invasions.* 2016. P.1-10.
17. Bekker E.I., Karabanov D.P., **Galimov Y.R.**, Kotov A.A. DNA Barcoding Reveals High Cryptic Diversity in the North Eurasian *Moina* Species (Crustacea: Cladocera) // *PLOS one* – 2016 - v. 11; Issue 8; pp. e0161737
18. Budaeva N., Willassen E., **Schepetov D.**, Zanol J., Neretina T. When molecules support morphology: phylogenetic reconstruction of the family Onuphidae (Eunicida, Annelida) based on 16s rDNA and 18s rDNA // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 2016. T. 94. C. 791-801.
19. Butovskaya PR, **Lazebny OE**, Sukhodolskaya EM, Vasiliev VA, Dronova DA, Fedenok JN, Rosa A, Peletskaya EN, Ryskov AP, Butovskaya ML. Polymorphisms of two loci at the oxytocin receptor gene in populations of Africa, Asia and South Europe.// *BMC Genet.* 2016 Jan 6;17:17. doi: 10.1186/s12863-015-0323-8.
20. Ekimova I., **Schepetov D.**, Chichvarkhina O., Chichvarkhin A. Nudibranch molluscs of the genus *Dendronotus* Alder et Hancock, 1845 (Heterobranchia: Dendronotina) from Northwestern Sea of

- Japan with description of a new species // *Invertebrate Zoology*. 2016. V. 13. N. 1. P. 15-42. DOI:10.15298/invertzool.13.1.02
21. Ekimova I., Valdés Á., **Schepetov D.**, Chichvarkhin A. Was Gordon Robilliard right? Integrative systematics suggests that *Dendronotus diversicolor* Robilliard, 1970 is a valid species // *Canadian Journal of Zoology*. 2016. N. ja DOI:10.1139/cjz-2016-0096
22. Matveevsky S., **Bakloushinskaya I.**, Kolomiets O. Unique sex chromosome systems in *Ellobius*: How do male XX chromosomes recombine and undergo pachytene chromatin inactivation? // *Scientific Reports*. 2016. 6. 29949. doi: 10.1038/srep29949
23. **Mugue N.**, Barmintseva A., **Schepetov D.**, Shalgimbayeva G., Isbekov K. Complete mitochondrial genomes of the critically endangered Ship sturgeon *Acipenser nudiventris* from two seas // *Mitochondrial DNA Part B*. 2016. V. 1. N. 1. P. 195-197. DOI:10.1080/23802359.2016.1144103
24. Naumenko S.A., Logacheva M.D., Popova N.V., Klepikova A.V., Penin A.A., Bazikin G.A., Etingova A.E., **Mugue N.S.**, Kondrashov A.S., Yampolsky L.Y. Transcriptome-based phylogeny of endemic Lake Baikal amphipod species flock: fast speciation accompanied by frequent episodes of positive selection // *Mol. Ecol.* 2016. Nov.17. Nov 17. doi: 10.1111/mec.13927. [Epub ahead of print].
25. Popova E.V., Petrusek A., Kořinek V., Mergeay J., Bekker E.I., Karabanov D.P., **Galimov Y.R.**, Neretina T.V., Taylor D.J., Kotov A.A. Revision of the Old World *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) similis group Cladocera: Daphniidae // *Zootaxa* v. 4161, Issue 1, p. 1-40 (IF 0.994)
26. Reisser C.M.O., Fasel D., Hurlimann E., Dukic M., Haag-Liautard C., Thuillier V., **Galimov Y.**, Haag C.R. Transition from environmental to partial genetic sex determination in *Daphnia* through the evolution of a female-determining incipient W-chromosome // Accepted to *Molecular Biology and Evolution*, doi:http://dx.doi.org/10.1101/064311(IF 13.649),
27. **Блехман А.В.** Современная структура широкоареального вида божьих коровок *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) и возможные причины ее формирования // *Зоологический журнал*. 2014. Т. 93. № 7. С. 857–867.
28. Фрисман Л.В., Кораблев В.П., Цвирка М.В., **Брандлер О.В.**, **Ляпунова Е.А.** Экспедиционные маршруты девяностых – вклад в исследование генетической дифференциации сусликов Палеарктики // *Зоологический журнал*. 2014. Т. 93. № 7. С. 939–950.
29. Комарова С.Э., Формозов Н.А., **Брандлер О.В.**, Никольский А.А. Необычное использование двух типов предупреждающего сигнала длиннохвостым сусликом (Rodentia, Sciuridae, *Spermophilus undulatus*) // *Зоологический журнал*. 2014. Т. 93. № 7. С. 901–905.
30. **Баклушинская И.Ю.** Особенности детерминации пола и репродуктивной биологии однопроходных, сумчатых и плацентарных млекопитающих // *Зоологический журнал*. 2014. Т. 93. № 8. С. 998–1009.

31. Горячева И.И., **Блехман А.В.**, Андрианов Б.В., Горелова Т.В., Захаров И.А. Генотипическое разнообразие *Wolbachia pipientis* в нативных и инвазивных популяциях *Harmonia axyridis* Pall., 1773 (Coleoptera, Coccinellidae) // Генетика. 2015. Т. 51. № 8. С. 857–863.
32. **Капустина С.Ю.**, **Брандлер О.В.**, Адъя Я. Филогения рода *Spermophilus* и положение алашаньского суслика (*Spermophilus alashanicus* Büchner, 1888) на филогенетическом древе палеарктических «короткохвостых» сусликов // Молекулярная биология. 2015. Т. 49. № 3. С. 442–448.
33. Киреев Я.В., Коновалова О.П., **Мюге Н.С.**, Шнырев А.В. Бубнова Е.Н. Культуральные свойства и таксономическое положение изолятов Helminthosporium-подобных грибов из Белого моря // Микробиология. 2015. Т. 84. № 5. С. 582–594.
34. Мальцев А.Н., Стахеев В.В., **Богданов А.С.**, Фомина Е.С., Котенкова Е.В. Филогенетические взаимоотношения внутривидовых форм домового мыши *Mus musculus* по данным исследования изменчивости контрольного региона (D-петли) митохондриальной ДНК // Доклады академии наук. 2015. Т. 465. № 3. С. 380–383.
35. Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., **Богданов А.С.**, Картавцева И.В., Бочкарёв М.Н., Иваса М.А. Сравнительный анализ гомологии ДНК прицентромерных районов хромосом лесных мышей родов *Apodemus* и *Sylvaemus* // Генетика. 2015. Т. 51. № 12. С. 1423–1432.
36. Богданов А.С., Лебедев В.С., Зыков А.Е., Баклушинская И.Ю. Изменчивость гена цитохрома b и прилежащего участка гена tRNA-Thr митохондриальной ДНК у обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* (Mammalia, Rodentia) // Генетика. 2015. Т. 51. № 12. С. 1433–1438.
37. **Блехман А.В.**, Горячева И.И. Нативный ареал и биологические особенности инвазивной божьей коровки *Harmonia axyridis* // Успехи современной биологии. 2016. Т. 136. № 5. С. 461–471.
38. Зеленина Д.А., Макеенко Г.А., Волков А.А., **Мюге Н.С.** Полиморфизм митохондриальной ДНК у атлантической трески Баренцева и Белого морей // Известия РАН. Серия биол. 2016. Т.43. №. 3. С. 286–294.
39. **Белкина Е.Г.**, **Лазебный О.Е.**, Веденина В.Ю. Роль акустических сигналов в поведении ухаживания *Drosophila virilis* // Известия РАН, серия биологическая, №6, 2016, С. 645 – 650.
40. Горячева И.И., **Блехман А.В.** Генетическая структура нативных и инвазивных популяций *Harmonia axyridis* Pall. в свете глобальной инвазии // Генетика. 2016. Т. 52. № 12. С. 1358–1370. DOI: 10.7868/S00166758161200 43
41. **Баклушинская И.Ю.** Хромосомные перестройки, реорганизация генома и видообразование // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. В. 4. С. 376–393 DOI: 10.7868/S0044513416040036
42. Chichvarkhin A., Ekimova I., Chalenko K., **Schepetov D.**, Chichvarkhina O., Valdes A. 2016. *Placida babai* (Mollusca, Sacoglossa) from Russian waters of the Sea of Japan // The Bulletin of the Russian

- Far East Malacological Society. Vol. 20.No. 1.P. 44–56. (Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2016. Т. 20. № 1. С. 44-56.)
43. Карякин И., **Зиневич Л.С., Щепетов Д. М., Сорокина С.Ю.** Популяционная структура ареала степного орла и предварительные данные по генетическому разнообразию его популяций и статусу подвидов // Пернатые хищники и их охрана/ Raptors Conservation. 2016. № 32. С. 67-88. DOI:10.19074/1814-8654-2016-32-67-88
44. Карякин И.В., Коваленко А.В., **Зиневич Л.С.** / Первый случай успешного выведения потомства смешанной парой степного орла и орла-могильника в Западном Казахстане и регистрации вероятных гибридов между степным орлом и орлом-могильником в России и Казахстане // Пернатые хищники и их охрана. 2016. № 32. С. 118-125. DOI: 10.19074/1814-8654-2016-32-118-125
45. Колесников В.В., Румянцев В.Ю., Бадмаев Б.Б., Адъяа Я., **Брандлер О.В.** Состояние и использование ресурсов сурков Монголии по материалам анкетирования населения // Бюллетень МОИП. 2016. Т. 121. В. 3. С. 3-11.
46. Матвеевский С.Н., **Баклушинская И.Ю., Ляпунова Е.А., Коломиец О.Л.** Синапсис и мейотическая инактивация хромосом в сперматоцитах межвидовых гибридов слепушонок рода *Ellobius* // Мат. Международной конференции, посвященной памятной дате – 75-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (Москва, 14-18 ноября 2011). М-СПб: Нестор-История. 2012. С. 292-300. (вышла в 2013 г.) *
47. Матвеевский С.Н., **Баклушинская И.Ю., Ляпунова Е.А., Коломиец О.Л.** Мейотическая инактивация хроматина в сперматоцитах межвидовых гибридов слепушонок рода *Ellobius* // «Факторы экспериментальной эволюции организмов: Сб. научн. трудов». Т. 12. К.: Логос, 2013. С. 149-152.
48. **Богданов А.С.** Генетическая изменчивость и дифференциация малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* – результаты комплексного исследования // Экологические особенности биологического разнообразия. Мат. V Междунар. конф. Худжанд, 2013. С. 56–59.
49. **Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е., Окулова Н.М., Миронова Т.А., Ковальская Ю.М., Бидашко Ф.Г.** Внутривидовая дифференциация желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis* в восточной части ареала: результаты исследования изменчивости фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий. Материалы III Международной научной конференции. Нижний Новгород: Нижегородский государственный педагогический университет им. К. Минина, 2014. С. 258–264.
50. **Баклушинская И.Ю.** Пол / Большая Российская энциклопедия. 2014. Т. 26.
51. **Баклушинская И.Ю.** Половые хромосомы / Большая Российская энциклопедия. 2014. Т. 26.

52. **Брандлер О.В.** Отражение исследований сурков в Совещаниях Комиссии по изучению сурков ТО РАН (предисловие ответственного редактора) // Прошлое, настоящее и будущее сурков Евразии: Сборник научных трудов. (отв. ред. О.В. Брандлер). М.: АБФ Медиа. 2015. С. 5-12.
53. **Брандлер О.В.** Отражение исследований сурков в Совещаниях Комиссии по изучению сурков ТО РАН (предисловие ответственного редактора) // Прошлое, настоящее и будущее сурков Евразии: Сборник научных трудов. (отв. ред. О.В. Брандлер). М.: АБФ Медиа. 2015. С. 5-12.
54. **Брандлер О.В.,** Адъяа Я. Трансформация степной экосистемы под воздействием антропогенных факторов в Великой Степи (Монголия) в последнее десятилетие // Материалы VII международного симпозиума «Степи Северной Евразии» (под научной редакцией члена-корреспондента РАН А.А. Чибилёва) (26–31 мая 2015 г., Россия, г. Оренбург). – Оренбург: ИС УрО РАН, Печатный дом «Димур», 2015. С. 195-198.
55. **Брандлер О.В.,** Колесников В.В., **Капустина С.Ю.,** Адъяа Я. Наземные беличьи (*Marmotini*, *Sciuridae*, *Rodentia*) Монголии: динамика ареалов и проблемы сохранения // Материалы Международной конференции «Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития». Т. 1. Улан-Батор (Монголия), 8-11 сентября 2015 г. - Улан-Батор, 2015, С. 296-300.
56. Вервальд А.М., **Брандлер О.В.** Особенности реинтродукции степного сурка в условиях Центрально-Черноземного заповедника // Материалы XI Международного совещания по суркам специалистов стран бывшего Советского Союза «Сурки Евразии: экология и практическое значение» (пос. Родники, Раменский район, Московская область, Россия, 11-15 марта 2015 г.), (отв. ред. О.В. Брандлер). М.: 2015. С. 29-34.
57. **Капустина С.Ю., Брандлер О.В.,** Адъяа Я. Генетическая изменчивость монгольского сурка *Marmotasibirica* (*Marmotini*, *Xerinae*, *Sciuridae*) в историческом и таксономическом аспекте // Материалы XI Международного совещания по суркам специалистов стран бывшего Советского Союза «Сурки Евразии: экология и практическое значение» (пос. Родники, Раменский район, Московская область, Россия, 11-15 марта 2015 г.), (отв. ред. О.В. Брандлер). М.: 2015. С. 69-73.
58. Хляп Л.А., Малыгин В.М., Банникова А.А., **Богданов А.С.,** Артюшин И.В., Петросян В.Г. К изучению разнообразия млекопитающих (*Mammalia*) заповедника «Утриш» // Научные труды. Охрана природы в государственном природном заповеднике «Утриш». Т. 3. Анапа, 2015. С. 307–316.
59. **Брандлер О.В.** Реинтродукция степного сурка // Центрально-Черноземный государственный природный биосферный заповедник имени профессора В.В. Алехина (под общ. ред. А.А. Власова, О.В. Рыжкова, Н.И. Золотухина). Курск: Мечта, 2016. С. 286-290. (научно-популярное издание)

60. Горячева И.И., Андрианов Б.В., Романов Д.А., **Блехман А.В.** Репродуктивные симбиотические бактерии *Harmonia axyridis* Pallas – видовой состав, разнообразие и вовлеченность в глобальную инвазию // В Сб. материалов международной научно-практической конференции "Актуальные проблемы биологической и химической экологии", Москва, 21-23 ноября 2016 г. С. 112 – 114.
61. Matveevsky S., Bakloushinskaya I., Pavlova S., Kolomiets O. Synapsis, recombination and silencing in SC multivalents in intraspecific hybrids with multiple Robertsonian translocations // Abstracts. EMBO Meiosis Conference, Dresden, Germany 14 – 19 September 2013. P. 42.
62. **Богданов А.С.**, Розанов Ю.М., Якименко В.В., Малькова М.Г. Изучение гибридной зоны европейской и азиатской рас малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* на юге Омской области // Сохранение степных и полупустынных экосистем Евразии. Тезисы докладов международной конференции. Алматы: АСБК, 2013. С. 36.
63. **Капустина С.Ю.**, **Брандлер О.В.**, Адъяа Я., **Ляпунова Е.А.** Ландшафтно-биотопические особенности распространения и межвидовой гибридизации у наземных беличьих (*Sciuridae*, *Rodentia*, *Mammalia*) Монголии // Сохранение степных и полупустынных экосистем Евразии. Тезисы докладов международной конференции. Алматы: АСБК, 2013. С. 39.
64. Mague N. 2014 How many genes make the freshwater residential population of threespined stickleback? Abstracts. SMBE 2014 Molecular Evolution: From Genome Technology to the History of Life San Juan, Puerto Rico, June 08-12 2014. P. 125.
65. Брандлер О.В., Бирюк И.Ю., Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Токарский В.А. Внутривидовая и межвидовая молекулярно-генетическая изменчивость и дифференциация у крапчатых сусликов *Spermophilus suslicus* и *S. odessanus* (Rodentia, Sciuridae, Marmotini) // Млекопитающие Украины и сопредельных стран. Прошлое, современное, будущее. Тезисы докладов международной научной териологической конференции (г.Харьков - с.Нестеривка, 20-22 мая 2014 г.). Харьков, 2014. С. 13.
66. Frisman L., Bogdanov A. Western and Eastern allopatric lines of striped field mouse (*Apodemus agrarius*): comparative study based on fragment analysis of 5 microsatellite loci // Rodens et Spatium, 14th International Conference on Rodent Biology. Lisbon, 2014. P. 117.
67. Kapustina S.Yu., Brandler O.V., Adiya Ya. Phylogeny of the genus *Spermophilus* and position Alashan ground squirrel (*Spermophilus alashanicus* Büchner, 1888) on the phylogenetic tree of Eurasian ground squirrels // In IV Moscow International Conference «Molecular Phylogenetics MolPhy-4». Abstracts. Moscow - 23-26 September, 2014.
68. Капустина С.Ю., Брандлер О.В., Адъяа Я. Особенности внутривидовой молекулярно-генетической дифференциации длиннохвостого суслика (*Urocitellus undulatus*, Marmotinae, Sciuridae): таксономические и эволюционные аспекты // Палеонтология Центральной Азии и

- сопредельных регионов. Тез. докладов Международной конференции к 45-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ) (12-13 ноября 2014 г., г. Москва). Москва, 2014. С.41-43.
69. Sorokina S.Y., Bukhanov S.V., Romanov D.A., Andrianov B.V. "Molecular fossils" and genetic diversity of ancestral population of *D. virilis* // Abstracts. 55th Annual Drosophila Research Conference. San Diego, Ca. March 26-30, 2014. P. 223-224 (645C)
 70. Sivoplyas E., Chekunova Anna, Proshakov P., Barsukov M., Sorokina S., Mitrofanov V., Kutuzova N. Andrianov B. Nucleotide Polymorphism of Enhancer Region of DRAS1 Gene in The Drosophila Virilis Sibling Species Group // Abstracts. 55th Annual Drosophila Research Conference. San Diego, Ca. March 26-30, 2014, p. 217 (627C)
 71. Chekunova A.I., Sivoplyas E., Barsukov M., Proshakov P., Bahtojarov G. Neutral substitutions and genetic polymorphism of nucleotide sequence of gene DRAS1 in the Drosophila virilis species group. // 3rd International conference "Genetics of Aging and Longevity" Russia, Sochi, April 06-10, 2014, P. 39.
 72. Bakloushinskaya I., Tambovtseva V., Romanenko S., Matveevsky S. Is monobrachial homology the end or the start of chromosomal speciation? Ellobius' case // Abstracts – 7th European Congress of Mammalogy. Stockholm, Sweden, 17-21 August, 2015. Stockholm Univ. P. 13.
 73. Barmintseva Anna, LubovMugue, and **Nikolai Mugue**. Assessment of assortative mating between anadromous and young resident Threespine Stickleback populations. // Eighth international conference on stickleback behavior and Evolution July 26 – 31, 2015 Stony Brook University. P. 7.
 74. Belkina E., Lazebny O., Vedenina V. "The importance of different courtship elements in mating behaviour of *Drosophila virilis*" p.234. Конференция "26th European Drosophila Research Conference", Гейдельберг, Германия, 9-12 сентября 2015. P.234.
 75. Goryacheva I., Blekhman A., Andrianov B., Zakharov I. Reproductive symbionts of *Harmonia axyridis* as a population genetic markers // Abstracts. 3 rd Meeting of IOBC-WPRS study group "Benefits and risks of exotic biological control agents", 13-15 May, 2015, Bornholm, Denmark. P. 14
 76. Mugue Nikolai, NadezhdaTerekhanova. Formation of resident Threespine Stickleback populations - fine resolution mapping of SNPs under selection. // Eighth international conference on stickleback behavior and Evolution July 26 – 31, 2015 Stony Brook University. P.41.
 77. Terekhanova N.V., Georgii A. Bazykin, Alexey S. Kondrashov, and Nikolai S. Mugue. Evolutionary dynamics of young freshwater populations of Threespine Stickleback (*Gasterosteusaculeatus*) from the White Sea basin. // Eighth international conference on stickleback behavior and Evolution July 26 – 31, 2015 Stony Brook University. P. 52.
 78. Maltsev A, Kotenkova E, A. Bogdanov A., Stakheev V., Bazhenov U. Phylogeography and phylogenetics of the eastern house mice (*Mus musculus*) based on polymorphisms of mitochondrial

- DNA// In: The 15th Rodens et Spatium International Conference on Rodent Biology, E. Tkadlec, Ed. July 25–29, 2016, Olomouc, Czech Republic. P. 66.
79. Maltsev A., Kotenkova E., Bogdanov A., Stakheev V., Bazhenov Ju. Phylogeography of the house mice *Mus musculus*: routes of colonization of Russia and adjacent territory // Abstracts of the 22nd International Congress of Zoology and 87th Meeting of Zoological Society of Japan (Okinawa, Japan, 14–19 November 2016). P. 434.
80. Frisman L., Sheremetyeva I., Kartavtseva I., Pavlenko M., Bogdanov A. New data on genetic differentiation of allopatric lineages of Striped field mouse (*Apodemus agrarius*): study based on fragment analysis of 5 microsatellite markers // Abstracts of International Zoological Congress of “Grigore Antipa” Museum (16–19 November 2016, Bucharest, Romania). Bucharest: “Grigore Antipa” National Museum of Natural History, 2016. P. 115.
81. Řičanová S., Řičan O., Koshev Y., Pialek L., Titov S., Brandler O., Matrosova V., Simonov E., Ermakov O. Species diversity of Eurasian ground squirrels and a hybrid zone between *Spermophilus suslicus* and *Spermophilus citellus* – preliminary results // Abstracts of 6th European Ground Squirrel Meeting. 4-6 November 2016, Belgrade, Serbia. 2016. P. 20.
82. Sorokina S.Y., Romanov D.A., Andrianov B.V. Nuclear sequences of mitochondrial origin (Numts) and genetic diversity of ancestral population of *Drosophila virilis* // Book of abstracts «2nd Finnish Molecular Ecology & Evolution Symposium», 2016, P.45.
83. **Богданов** А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е., Окулова Н.М., Миронова Т.А., Ковальская Ю.М., Бидашко Ф.Г. Изменчивость фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы у желтогорлых мышей *Sylvaemus flavicollis* в восточной части ареала вида // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии. Тезисы докладов научной конференции. Ростов-на-Дону: Издательство ЮНЦ РАН, 2013. С. 18.
84. Стахеев В.В., **Богданов** А.С., Водолажский Д.И. Филогенетическая структура рода *Sylvaemus* по данным изменчивости контрольного региона мт-ДНК // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии. Тезисы докладов научной конференции. Ростов-на-Дону: Издательство ЮНЦ РАН, 2013. С. 93.
85. **Богданов** А.С. Видовая и внутривидовая дифференциация западнопалеарктических лесных мышей (род *Sylvaemus*): результаты комплексного генетического исследования. Неравномерность темпов эволюции разных признаков // Актуальные проблемы биологии, нанотехнологий и медицины. Материалы V Международной научно-практической конференции. Ростов-на-Дону: Издательство Южного федерального университета, 2013. С. 372–373.
86. **Богданов** А.С., Стахеев В.В. Изменчивость нуклеотидной последовательности контрольного региона митохондриальной ДНК у видов лесных мышей рода *Sylvaemus*, внутривидовых форм

- малой лесной (*Sylvaemus uralensis*) и желтогорлой (*S. flavicollis*) мышей // Горные экосистемы и их компоненты. Материалы V Всероссийской конференции с международным участием. Нальчик, 2014. С. 31–32.
87. Сорокина С.Ю., Романов Д.А., Буханов С.В., Андрианов Б.В. “Молекулярные ископаемые” и генетическое разнообразие предковой популяции *Drosophila virilis*. // Сборник тезисов. VI Съезд ВОГиС, Ростов-на-Дону 15.06.2014 – 20.06.2014. С. 7.
88. Анисифоров Д. В.. Анализ линий *D. melanogaster*, содержащихся в коллекции ИБР им. Н.К. Кольцова РАН, методом ДЛМ. Региональная университетская научно-практическая конференция (КГУ им. К.Э. Циолковского, Калуга, 17-22 февраля 2014 года).
89. Сивопляс Е.А., Чекунова А.И., Прошаков П.А., Барсуков М.И., Митрофанов В.Г. Изменчивость некодирующих последовательностей гена *DRAS1* дрозофил группы *virilis* // Сборник тезисов VI Съезд ВОГиС, Ростов-на-Дону 15.06.2014 – 20.06.2014. С. 15.
90. Альбов С.А., Банникова А.А., **Богданов А.С.**, Хляп Л.А. Гибридизация среди млекопитающих Приокско-Тerrasного заповедника // Материалы научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (Москва, ИПЭЭ РАН, 21–23 октября 2015 г.). М., КМК. С. 8.
91. **Баклушинская И.Ю.** От формы к виду: роль хромосомных перестроек // Материалы научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (Москва, ИПЭЭ РАН, 21–23 октября 2015 г.). М., КМК. С. 11.
92. **Богданов А.С.**, Зыков А.Е., Баклушинская И.Ю. Высокая изменчивость митохондриального гена цитохрома *b* у обыкновенной слепушонки *Ellobiustalpinus* // Материалы научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (Москва, ИПЭЭ РАН, 21–23 октября 2015 г.). М., КМК. С. 17.
93. **Богданов А.С.**, Стахеев В.В., Саидов А.С., Ковальская Ю.М. Оценка филогенетических связей и уровня дифференциации внутривидовых форм малой лесной (*Sylvaemus uralensis*) и желтогорлой (*S. flavicollis*) мышей по трём митохондриальным генам. Неравномерность темпов эволюции генов митохондриальной ДНК в разных филетических линиях // Материалы VI Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы биологии, нанотехнологий и медицины» (г. Ростов-на-Дону, 1–3 октября 2015 г.). 2015. С. 83–85.
94. Ермаков О.А., Симонов Е.П., Сурин В.Л., Титов С.В., **Брандлер О.В.**, Формозов Н.А. Молекулярная филогения сусликов Евразии // Материалы научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (Москва, ИПЭЭ РАН, 21–23 октября 2015 г.). М., КМК. С. 32.
95. **Костин Д.С.**, **Баклушинская И.Ю.**, Лавренченко Л.А. Генетическая дифференциация и филогеография узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys* // Материалы научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (Москва, ИПЭЭ РАН, 21–23 октября 2015 г.) М., КМК. С. 48.

96. Лазебная И.В., Перчун А.В., **Лазебный О.Е.**, Сулимова Г.Е. Внутривидовая изменчивость генов-кандидатов молочной и мясной продуктивности крупного рогатого скота. В кн.: Актуальные проблемы биологии, нанотехнологий и медицины: материалы VI Международной научно-практической конференции, Ростов-на-Дону, 1–3 октября 2015 г. Ростов-на-Дону: Издательство Южного федерального университета, 2015. С. 73-74.
97. **Лазебный О.Е.**, Лазебная И.В., Попова А.А., Кокшарова О.А. Филогенетический анализ и эволюция глутаматного рецептора цианобактерий. В кн.: Автотрофные микроорганизмы: материалы 5-го Всероссийского симпозиума с международным участием, к 90-летию со дня рождения академика РАН Е.Н. Кондратьевой, Москва, 21-24 декабря 2015 г. Москва: МАКС Пресс, 2015. С. 52.
98. Мальцев А.Н., Стахеев В.В., **Богданов А.С.**, Фомина Е.С., Котенкова Е.В. Филогенетические взаимоотношения внутривидовых форм домового мыши *Mus musculus* в восточной части ареала // Материалы научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (Москва, ИПЭЭ РАН, 21–23 октября 2015 г.). М., КМК. С. 55.
99. Матвеевский С.Н., **Баклушинская И.Ю.**, Коломиец О.Л. Анализ рекомбинации половых хромосом и конфигурации хроматина в профазе I мейоза у слепушонок *Ellobius* // Материалы международной научной конференции «Хромосома 2015», Новосибирск, 24 - 28 августа 2015 г. С. 126.
100. Сенчукова А.Л., С.Д. Павлов, Е.В. Есин, Г.Н. Маркевич, **Н.С. Мюге**. Гольцы рода *salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) и их положение в филогенетической системе *S. alpinus*-*S. malma* Complex. // Всероссийская научная конференция с международным участием «Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов», посвященная 100-летию со дня рождения Игоря Ивановича Куренкова 7–9 октября 2015 г. г. Петропавловск-Камчатский. Сб. Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов. Сборник материалов Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Игоря Ивановича Куренкова (7-9 октября 2015 г., г. Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. -235 с. С. 93-96.
101. Стахеев В.В., **Богданов А.С.**, Корниенко С.А., Макариков А.А. Материалы по фауне мелких млекопитающих Таманского полуострова // Сборник материалов II Международной научно-практической конференции «Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг» (Майкоп, Адыгейский государственный университет, 14–16 октября 2015 г.). Майкоп: Издательство Адыгейского государственного университета, 2015. С. 80–82.
102. Тамбовцева В.Г., Романенко С.А., Матвеевский С.Н., Саидов А.С., **Баклушинская И.Ю.** Мейотический драйв как ключевой фактор хромосомного видообразования у слепушонок

- Ellobius tancrei* // Материалы научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (Москва, ИПЭЭ РАН, 21–23 октября 2015 г.). М., КМК. С. 77.
103. Фрисман Л.В., **Богданов А.С.**, Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В. Западный и восточный изоляты полевой мыши: сравнительный анализ пяти микросателлитных локусов // Материалы научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (Москва, ИПЭЭ РАН, 21–23 октября 2015 г.). М., КМК. С. 82.
104. Баклушинская И.Ю. Генетические особенности детерминации пола, формирования плаценты и лактации у млекопитающих // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). 2016. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 31.
105. Богданов А.С., Лебедев В.С., Саидов А.С., Баклушинская И.Ю. Оценка филогенетических связей слепушонок подрода *Ellobius* (*Mammalia, Rodentia*) по изменчивости митохондриального гена цитохрома *b* // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). 2016. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 46.
106. Брандлер О.В. Видовая и инфравидовая система у евразийских сурков (*Marmota, Sciuridae, Rodentia*) // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). 2016. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 58
107. Булатова Н.Ш., Громов А.Р., Костин Д.С., Лавренченко Л.А. Кариоформы *arvalis* и *obscurus* обыкновенной полевки как генетические виды // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). 2016. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 61.
108. Громов А.Р., Булатова Н.Ш., Потапов С.Г., Костин Д.С., Миронова Т.А., Кривоногов Д.М., Щегольков А.В., Лавренченко Л.А. Интрогрессия митохондриальных и ядерных маркеров в зоне гибридизации между полувидами обыкновенной полевки // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). 2016. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 95.
109. Капустина С.Ю., Адъяа Я., Брандлер О.В. Филогеография наземных беличьих (*Marmotini, Sciuridae, Rodentia*) Монголии и сопредельных территорий // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). 2016. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 161.
110. Костин Д.С., Брыля Я., Лавренченко Л.А. Сочетание дивергентных и ретикулярных процессов при эволюции видов рода *Stenocephalemys* // В сб.: Териофауна России и

- сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). 2016. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 192.
111. Матвеевский С.Н., Баклушинская И.Ю., Коломиец О.Л. Структура, поведение половых хромосом в мейозе и их эволюция у слепушонок *Ellobius* // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). 2016. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 256.
112. Тамбовцева В.Г., Ляпунова Е.А., Саидов А.С., Мюге Н.С., Баклушинская И.Ю. Ограничение потока генов как показатель дивергенции разнохромосомных форм слепушонок *Ellobius tancrei* // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). 2016. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 415.
113. Тухбатуллин А.Р., Брандлер О.В. Характеристики митохондриального генома большого суслика *Spermophilus major* в северной и центральной частях ареала // XVII Конференция-школа с международным участием. Актуальные проблемы биологии развития. 10 – 14 октября 2016 г. Технопарк «Генериум». С. 38-39.
114. Matveevsky S., Bakloushinskaya I., Tambovtseva V., Kolomiets O. Male meiosis without Y chromosome: a case of mole vole *Ellobius lutescens* // В сб.: 50 лет ВОГиС: успехи и перспективы. 8-10 ноября 2016 г., Москва. С. 345.
115. Белкина Е.Г., Лазебный О.Е., Анисифоров Д.В., Сорокина С.Ю., Веденина В.Ю., Куликов А.М. Генетическое картирование количественных признаков (брачное поведение, форма крыла, направленная асимметрия формы крыла, форма внешнего полового аппарата самцов) у межвидовых гибридов *D. americana* и *D. virilis* . // В сб.: 50 лет ВОГиС: успехи и перспективы. 8-10 ноября 2016 г., Москва. С. 92.

Отчет утвержден решением Ученого совета ИБР РАН, «_27_» декабря_2016 г., Протокол № 14_