

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ИМ. Н.К. КОЛЬЦОВА РАН  
(ИБР РАН)

УДК 575.17

Рег. № ГЗ 0108-2018-0015

Рег. № НИОКТР АААА-А18-118041690144-9



УТВЕРЖДАЮ  
Директор ИБР РАН  
д-р биол. наук, чл.-корр. РАН

А.В. Васильев

«10» декабря 2018 г.

ОТЧЕТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

АНАЛИЗ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ  
ПРИ ВИДООБРАЗОВАНИИ НА ПРИМЕРЕ МОДЕЛЬНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И  
ПОЗВОНОЧНЫХ

по Программе Президиума РАН № 41  
«Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России»,  
по Разделу «Генофонды живой природы и их сохранение»

(заключительный)

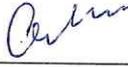
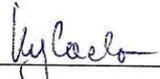
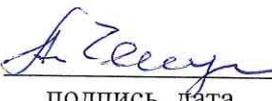
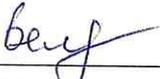
Руководитель НИР,  
главный научн. сотр.,  
д-р биол. наук

А.М. Куликов

подпись, дата

Москва, 2018

## СПИСОК ИСПОЛНИТЕЛЕЙ

Руководитель, зав. лаб, доктор биологических наук,	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	А.М. Куликов 07.12.2018
Исполнители: Старший научный сотрудник, кандидат биологических наук	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	Н.Г. Горностаев 6.12.2018
Ведущий научный сотрудник, кандидат биологических наук	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	О.Е. Лазебный 07.12.2018
Старший научный сотрудник, кандидат биологических наук	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	С.Ю. Сорокина 06.12.2018
Научный сотрудник, кандидат биологических наук	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	Л.С. Зиневич 06.12.2018
Старший лаборант, аспирант	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	Д.Н. Рожкова 7.12.2018
Старший лаборант, аспирант	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	Е.Е. Куваева 6.12.2018
Инженер-исследователь	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	А.И. Чекунова 05.12.2018
Старший лаборант	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	Г.А. Зотова 05.12.2018
Старший лаборант, аспирант	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	Е.Г. Белкина 06.12.2018
Старший лаборант	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	Т.В. Иванова 06.12.2018
Нормоконтроль, ведущий научный сотрудник, к.б.н.	 <hr style="width: 100%;"/> подпись, дата	Е.Б. Абрамова 06.12.2018

## РЕФЕРАТ

Отчет 37 с., 1 ч., 3 раздела, 6 рисунков, 0 таблиц, источников 59, публикаций по теме 8, публикаций в материалах научных конференций 16.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ, ЯДЕРНЫЕ МАРКЕРЫ, МИТОХОНДРИАЛЬНЫЕ МАРКЕРЫ, ПРЕЗИГОТИЧЕСКИЕ ИЗОЛЯЦИОННЫЕ БАРЬЕРЫ, ДРОЗОФИЛИДЫ, ХИЩНЫЕ ПТИЦЫ, ГАПЛОТИП.

Цель проекта – анализ микроэволюционных процессов в природных популяциях и экспериментальных моделях, выявление ключевых механизмов формирования изолирующих барьеров при видообразовании, оценка биоразнообразия изучаемых видов.

Анализ механизмов формирования презиготических изолирующих барьеров у близкородственных видов, является актуальной задачей эволюционной биологии. У симпатрически дивергирующих видов именно поведенческие барьеры первыми обеспечивают прерывание потока генов между популяциями. Впервые изучены элементы брачного ритуала видов группы *virilis*. Показаны специфичность рисунка брачного поведения у видов, значимость элементов ритуала для коммуникации между полами, критические сигналы, обеспечивающие эффективное скрещивание.

Проведен анализ генома *D. virilis* и выявлено 72 последовательности митохондриального происхождения (Numt-последовательности). Показано, что не все последовательности мт-генома в одинаково представлены в ядерном. Участок мтДНК, содержащий *atp6-cox3* межгенный спейсер ((АТ)n-микросателлитная последовательность, характерная для сайта встраивания ретротранспозона *Tv1*) избыточно представлен в ядерном геноме *D. virilis* относительно других участков мт-генома. Это указывает на возможное участие ретротранспозона *Tv1* в образовании Numt-последовательностей.

Впервые получены данные о популяционной структуре крупных дневных хищных птиц родов *Aquila*, *Falco* и *Bubo*, относящихся к охраняемым видам России. Актуальность темы определяется необходимостью проведения анализа генетических механизмов поддержания разнообразия вида в условиях сокращения его численности, разработки подходов к сохранению видов и прогнозов их восстановления. Фундаментальная научная задача состоит в изучении близкородственных видов группы *Hierofalco* и рода *Aquila*, их филогеографии, структур популяций в зонах контактов и эволюционных последствий межвидовой гибридизации.

Проведена работа по уточнению фауны дрозюфилид в северных регионах России – Камчатке, Карелии и Чукотке. Актуальность темы связана с изменениями климатических условий в данных регионах и сопровождающими их изменениями видового состава дрозюфилид.

## СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ .....	3
ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ .....	5
ВВЕДЕНИЕ .....	6
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ ОТЧЕТА О НИР .....	11
1. Генетическое разнообразие природных популяций оседлых и мигрирующих видов хищных птиц в условиях антропогенного прессинга, видовое разнообразие дрозофилид северных регионов России, обитающих в субарктических условиях.....	11
2. Механизмы прекопуляционной изоляции между близнецовыми видами.....	16
3. Исследование филогеографической истории видов со сложными эволюционными сценариями по данным сравнения ядерных последовательностей митохондриального происхождения и современных митохондриальных гаплотипов на примере <i>Drosophila</i> группы <i>virilis</i> .....	20
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	25
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ .....	27
ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ГЗ .....	33

## ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ

В настоящем отчете о НИР применяют следующие сокращения и обозначения:

STR – short tandem repeats - короткие тандемные повторы

BOLD - The Barcode of Life Data System – фрагмент гена *cox1*, используемый для ДНК-штрихкодирования.

Numt - nuclear-mitochondrial sequences – ядерные последовательности митохондриального происхождения.

## ВВЕДЕНИЕ

Анализ механизмов формирования презиготических изолирующих барьеров у близкородственных видов, является актуальной задачей эволюционной биологии. В соответствии с заявленным планом работ исследования микроэволюционных процессов в природных популяциях животных и в условиях эксперимента ведутся в трех направлениях: оценка биоразнообразия и структуры популяций видов хищных птиц и двукрылых, определение презиготических изолирующих механизмов и их генетических основ в ходе эволюционной дивергенции видов и анализ молекулярных маркеров дивергенции.

**Направление 1.** Генетическое разнообразие природных популяций оседлых и мигрирующих видов хищных птиц в условиях антропогенного прессинга изучается на видах родов *Falco* и *Aquila* [1-3]. Согласно концепции генетической стабильности вида, уровень генетического разнообразия отвечает за адаптивную лабильность вида и отражает запас его экологической пластичности за счет выщепления и комбинации различных генотипов, относительная приспособленность которых способна меняться в разных условиях существования [4]. Среди видов дневных и ночных хищных птиц, обитающих на территории Российской Федерации, многие отнесены к категориям редких и угрожаемых видов, а также особо ценных: степной орел (*Aquila nipalensis*) в 2015 году признан критически угрожаемым [5], [6], орел могильник (*A. heliaca*) имеет статус уязвимого вида с возможным продолжающимся сокращением численности; беркут (*A. chrysaetos*), сокол балобан (*Falco cherrug*), сапсан (*F. peregrinus*) и кречет (*F. rusticolus*) являются особо ценными видами в РФ (Постановление Правительства РФ от 31 октября 2013 г. № 978). В то же время, несмотря на рост интереса мирового научного сообщества к исследованиям процессов видообразования у птиц, в том числе у хищных, природные популяции дневных и ночных хищных птиц на территории РФ и стран бывшего СНГ остаются практически не исследованными методами молекулярной генетики.

Известно, что многие виды хищных птиц способны к межвидовой гибридизации, которая усиливается при сокращении численности популяций [7]. Другая особенность генетической структуры популяций хищных птиц заключается в том, что за последнее столетие в связи с антропогенным воздействием практически повсеместно сокращаются и фрагментируются места обитания, приемлемые для их гнездования. Как правило, это приводит не только к сокращению численности вида, но и к возникновению географической подразделенности популяций. В условиях низкой плотности субпопуляций быстро происходит смещение соотношения гаплотипов и снижается гаплотипическое разнообразие. Ограничение потока генов приводит к дифференциации популяций.

Данные о современных процессах в природных популяциях хищных птиц показывают, что для видов, у которых отсутствует сезонная миграция, поток генов между субпопуляциями слабее, и дифференциация проходит быстрее. Известно также, что среди сезонно мигрирующих птиц широко распространена стратегия частичной миграции, когда мигрирует только часть особей, а остальные находятся в одних и тех же местообитаниях круглогодично. Соотношение долей тех и других особей во многом определяет генетическую структуру вида, как, например, в случае широко распространенного частично мигрирующего вида американская пустельга (*Falco sparverius*). Маркеры митохондриальной ДНК и микросателлиты на больших выборках из разных локальных популяций обеих разновидностей показали, что генетическая структурированность выражена значительно сильнее в популяционной группировке немигрирующих особей, обитающих в юго-восточной части ареала [8].

Таким образом, природные популяции хищных птиц представляют собой удобную модель для исследования микроэволюционных процессов. В распоряжении коллектива имеется уникальная коллекция линных перьев многих видов хищных птиц, собранная в ходе полевых исследований 2008-2017 гг. на территории России, Казахстана, Монголии. Выделение ДНК из линных перьев в настоящее время признано «золотым стандартом» в популяционных исследованиях хищных птиц [9]. Получены предварительные данные о генетическом разнообразии природных популяций степного орла по митохондриальным маркерам [10], ведется работа по пилотному проекту реинтродукции алтайской морфы сокола балобана в Алтае-Саянском регионе с исследованием как генетической структуры популяций, так и миграционного поведения различных морф данного вида.

Вторая модельная группа дрозофилиды северных субарктических регионов России – Камчатки, Чукотки и Карелии. Актуальность темы связана с заметными изменениями климатических условий в данных регионах в последние годы и сопровождающими их изменениями видового состава дрозофилид. Семейство представлено огромным разнообразием видов, адаптированных к различным условиям. Населяя самые разнообразные биотопы, дрозофилы проявляют высокую чувствительность к изменению микроусловий, что отражается на обилии и качественных изменениях видового состава. Представляет интерес проникновение новых видов, типичных для умеренного климата, в субарктические регионы, временные и количественные характеристики этого процесса.

Дополнительно к запланированным исследованиям в сотрудничестве с Лабораторией сравнительной генетики животных (ИОГЕН РАН) получены результаты по оценке генетической изменчивости бурятской и алтайской пород крупного рогатого скота на основе анализа полиморфизмов генов *gh1*, *ghr* и *pri*.

**Направление 2.** Прекопуляционные изолирующие барьеры являются одним из важнейших механизмов репродуктивной изоляции, предотвращающим гибридизацию близкородственных видов и обмен генами между ними в местах естественного обитания. В качестве модельной группы в данных исследованиях мы использовали виды дрозофил группы *virilis* [11]. Брачный ритуал у видов рода *Drosophila* включает обмен сигналами различной модальности между полами (визуальные, акустические, тактильные и химические). Поведение ухаживания самцов дрозофилы описывается рядом фиксированных комплексов действий (стереотипов поведения), таких как реакция ориентирования по отношению к самке, преследование, ощупывание брюшка самки передней парой ног (дистальными члениками тарзуса), лизание брюшка, в том числе ее гениталий, вибрация крылом («пение»), кружение вокруг самки [12], [13], [14], [15], [16], [17].

Восприятие химических сигналов у *Drosophila* происходит на близком расстоянии: более летучие вещества воспринимаются ольфакторными рецепторами на антеннах и максиллярных щупиках, менее летучие – вкусовыми рецепторами, расположенными на передних лапках и хоботке [18]. Предполагается, что изначальная функция углеводов – защита от высыхания. Кроме того, углеводородный профиль видоспецифичен и используется при распознавании полового партнера [19]. У разных видов *Drosophila* выделено около 20 различных углеводов, которые различаются главным образом по длине цепочки и положению двойных связей. У *D. melanogaster* вкусовые рецепторы относительно хорошо исследованы [20]. Было показано, что вкусовой рецептор Gr68a экспрессируется на вкусовых щетинках передних лапок самцов *D. melanogaster* [21]. Предполагается, что этот рецептор используется в процессе распознавания полового партнера. Самцы, у которых был инактивирован ген *Gr68a*, прекращали ухаживание после первого этапа (ощупывания) в 60% поведенческих экспериментов.

Акустические сигналы у разных видов *Drosophila* также играют важную роль в процессе ухаживания. Частота биений крыла, длительность отдельных «пульсов» и интервалов между ними – это признаки, по которым различаются близкие виды, обеспечивая межвидовую изоляцию [14], [16], [22], [23], [24], [25].

Брачный ритуал группы видов-двойников *D. virilis* существенно отличается от такового у видов группы *D. melanogaster*. Как правило, у *D. melanogaster* лизание следует после пения [26], тогда как у видов группы *virilis* самец сначала ощупывает брюшко самки и лижет ее гениталии, и только после этого поет [27]. Если у *D. melanogaster* самым длительным элементом ухаживания является пение [28], то у *D. virilis* - ощупывание и лизание брюшка самки [27], [29]. В отличие от *D. melanogaster*, в группе *D. virilis* поет не

только самец, но и самка, и в результате сложного дуэта происходит окончательный выбор партнера.

В группе видов-двойников *D. virilis*, по аналогии с видами-двойниками группы *D. melanogaster*, основное внимание до последнего времени уделялось исследованию акустических сигналов, а также химических сигналов, получаемым самцом от самки во время ощупывания. Например, многочисленные эксперименты по проигрыванию песни самца самке и эксперименты по выбору полового партнера показали, что специфические признаки брачной песни играют огромную роль в выборе между самцом своего и чужого вида [30], [31], [32], [33], [34]. До сих пор практически не уделялось внимания исследованию того, какими сигналами обмениваются самец и самка из группы видов *D. virilis* в процессе сложного и длительного ухаживания. Лишь в единичной статье [35] впервые предпринята попытка исследования влияния тактильной стимуляции на организацию акустического дуэта у *D. virilis*. Ампутация члеников передних лапок самца приводило к существенному нарушению акустического дуэта, причем это нарушение происходило, скорее всего, из-за нарушения тактильной стимуляции самки самцом.

Для описания брачного ритуала у дрозофил многие авторы используют кинетографы (кинематические схемы брачного ритуала), на которых стрелками соединяют различные элементы брачного поведения самца и соответствующие элементы поведения самки [27], [36], [37], [38], [39], [40], [41], [42]. Такой способ описания брачного ритуала позволяет выразить частоту каждого элемента и порядок следования элементов. Однако этот метод предполагает, что отдельные элементы брачного ритуала следуют строго друг за другом. В то же время, Лазблейз с соавт. [28] показали, что даже у *D. melanogaster*, известной в высокой степени стереотипным половым поведением, некоторые элементы могут проявляться одновременно. Еще Спит [12] указывал на то, что у видов-двойников группы *D. virilis* ощупывание и лизание часто происходят одновременно и такое совместное проявление может длиться продолжительное время. Мы считаем, что брачное поведение в группе *D. virilis* следует описывать иным способом, который мы успешно использовали в нашей статье [29].

К настоящему моменту детально проанализированы элементы брачного поведения, связанные с акустическими сигналами, показан их вклад в репродуктивную изоляцию, и основной задачей исследования является анализ хемосенсорных механизмов.

**Направление 3.** Исследование филогеографической истории видов путем сравнения митохондриальных генеалогий и генеалогий, построенных на основе ядерных маркеров митохондриального происхождения (NUMT-последовательностей) проводилось на примере дрозофил группы *virilis*.

На основе разницы в характере изменчивости функционального митохондриального гена и ядерной некодирующей последовательности, не подверженной давлению отбора, возможно отделить нуклеотидные замены, произошедшие после переноса фрагмента в ядро от изменчивости исходных митохондриальных гаплотипов. Вслед за этим можно рассчитывать время переноса фрагмента в ядро, оценивать число независимых событий переноса, а также идентифицировать последовательности, возникшие в результате амплификации уже в ядерном геноме. Кроме того, отделив изменчивость, возникшую в ядре, можно восстановить мт-гаплотипы, которые являлись исходными для переноса. Собранные, таким образом, древние мт-гаплотипы, (молекулярные ископаемые), можно сравнивать с современным состоянием гаплотипического разнообразия с состоянием на разных этапах филогенетической истории вида с учетом географической составляющей, т.е. оценить динамику генетического разнообразия вида. Информация такого рода является полезной в случае сложных эволюционных сценариев с участием гибридизации и потока генов (интрогрессия, в таких случаях часто наблюдается несоответствие ядерной и митохондриальной генеалогий), а также с периодами колебаний численности в истории вида, генетическим дрейфом, экспансией новых территорий [43]. Довольно часто таким образом можно выявить события отдаленной гибридизации [44], [45], [46], [47], либо однонаправленного потока генов между популяциями и замену прежнего мт-генома на сестринский в результате интрогрессии [43].

Современные синантропные популяции *D. virilis* имеют недавнее происхождение от небольшой ветви природной популяции и крайне низкий полиморфизм, в том числе и по мтДНК [48]. В геноме данного вида выявлено 16 последовательностей, гомологичных фрагменту мт-гена *atp6* [49]. Представляет интерес анализ возможных механизмов интрогрессии фрагментов митохондриального генома в ядерный, частоты событий переноса участков мт-генома в зависимости от состава последовательности и/или позиции ее в мт-геноме. Практический интерес связан с неизвестными до сих пор механизмами формирования NUMT-последовательностей, значительно обогащающих ядерный геном при канцерогенезе [50].

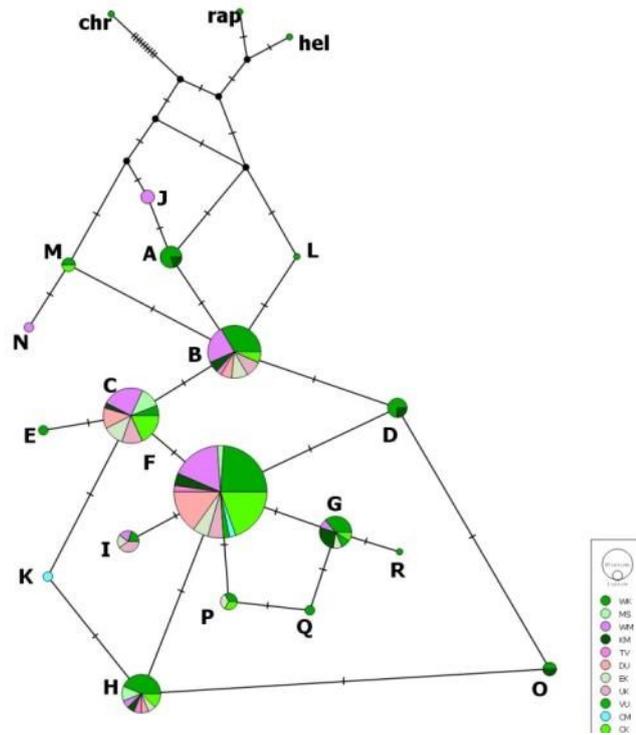
## ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ ОТЧЕТА О НИР

Исследования биоразнообразия проводятся на различных уровнях организации – от молекулярного до популяционного и видового. Изучаются фундаментальные вопросы эволюционной и популяционной биологии – скорость и неравномерность эволюционного процесса, генетическая структура популяций и видов, механизмы формирования и поддержания изолирующих барьеров в ходе иррадиации видов. Решаются прикладные задачи оценки биоразнообразия видов, в том числе, охраняемых, восстановления их численности, оценки обилия и разнообразия видов дрозофил в разных регионах России.

### **1. Генетическое разнообразие природных популяций оседлых и мигрирующих видов хищных птиц в условиях антропогенного прессинга, видовое разнообразие дрозофилид северных регионов России, обитающих в субарктических условиях.**

Ведутся исследования популяционной структуры сестринских видов крупных дневных хищных птиц родов *Aquila*, *Falco* и *Bubo*. Изучаемые виды относятся к группе угрожаемых и/или охраняемых видов, и входят в состав видов вершины пищевых цепей в населенных ими биотопах. Актуальность темы связана с анализом генетических механизмов поддержания разнообразия вида в условиях сокращения его численности, разработке подходов к сохранению видов и прогнозов их восстановления. Фундаментальная научная задача состоит в изучении близкородственных видов группы *Hierofalco* и рода *Aquila*, их филогеографии, структур популяций в зонах контактов и эволюционных последствий межвидовой гибридизации.

Проведен анализ 220 особей по выявленному нами полиморфному фрагменту D-петли степного орла из 10 популяционных группировок на всей протяженности ареала (Рисунок 1) и 83 особей по полиморфному фрагменту D-петли орла могильника из 12 гнездовых группировок от центральной до восточной части ареала (Рисунок 2).



a.

Рисунок 1. TCS-сеть гаплотипов полиморфного региона D-петли степного орла (*A. nipalensis*).

**chr** – аналогичный фрагмент D-петли беркута (*A. chrysaetos*), **hel** – орла могильника (*A. heliaca*), **rap** – африканского степного орла (*A. rapax*). Цветовое обозначение популяционных группировок (Карякин и др., 2016): **WK** – Западноказахстанская, **MS** – Минусинская, **WM** – Западномонгольская, **KM** – Калмыцкая, **TV** – Тувинская, **DU** – Даурская, **EK** – Восточноказахстанская, **UK** – Восточноукраинская (вымершая), **VU** – Волго-Уральская, **SM** – Центральномонгольская, **SK** – Центральноказахстанская.

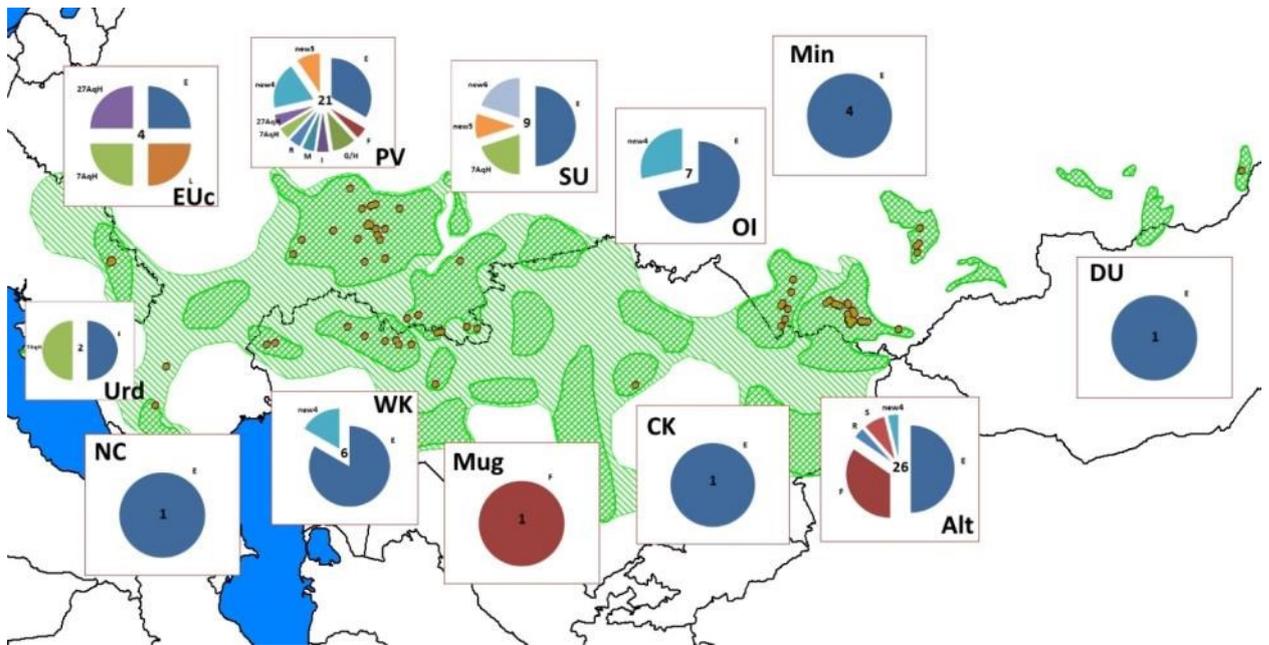


Рисунок 2. Популяционно-генетическое разнообразие орла могильника на исследованной территории.

Группировки: **EUc** – Восточноукраинская; **Urd** – Урдинская; **NC** – Северокавказская; **PV** – Поволжская; **WK** – Западноказахстанская; **SU** – Южно-Уральская; **Mug** – Мугоджарская; **OI** – Обь-Иртышская боровая; **CK** – Центральноказахстанская; **Min** – Минусинская; **Alt** – Алтайская; **DU** – Даурская. **E-S**, **7AqH**, **27AqH** – ранее описанные, **new4-6** – новые гаплотипы полиморфного региона D-петли мт-генома.

Показано, что у обоих сестринских видов отсутствует разделение на восточную и западную гаплогруппы, и распространенные гаплотипы встречаются во всех популяционных группировках.

Для дневных хищных птиц нами разработаны праймеры на полную последовательность гена *cyt b* мт-генома для выявления полиморфных локусов по всей длине последовательности и оценки времени расхождения сестринских видов.

На основе ранее использованных методик разработан и апробирован набор 9 STR-локусов для анализа изменчивости ядерного генома сестринских видов рода *Aquila*, в первую очередь степного орла и орла могильника, а также беркута. Впервые получена полная последовательность D-петли для африканского степного орла *A. rapax*.

В рамках продолжения программы восстановления численности т.н. «алтайского балобана» в Алтае-Саянском регионе выпущены в природу путем подсаживания в естественные гнезда 18 выращенных в неволе птенцов «алтайского» фенотипа. Проведен

сбор образцов на молекулярно-генетический анализ как природных, так и выращенных искусственно птенцов.

Показано, что при использовании фрагментов D-петли, разделение на А- и В-гаплогруппы сохраняется. При этом топология сети может отличаться от классической star-like топологии, что ставит вопрос о генетическом расстоянии и времени расхождения этих группировок (Рисунок 3).

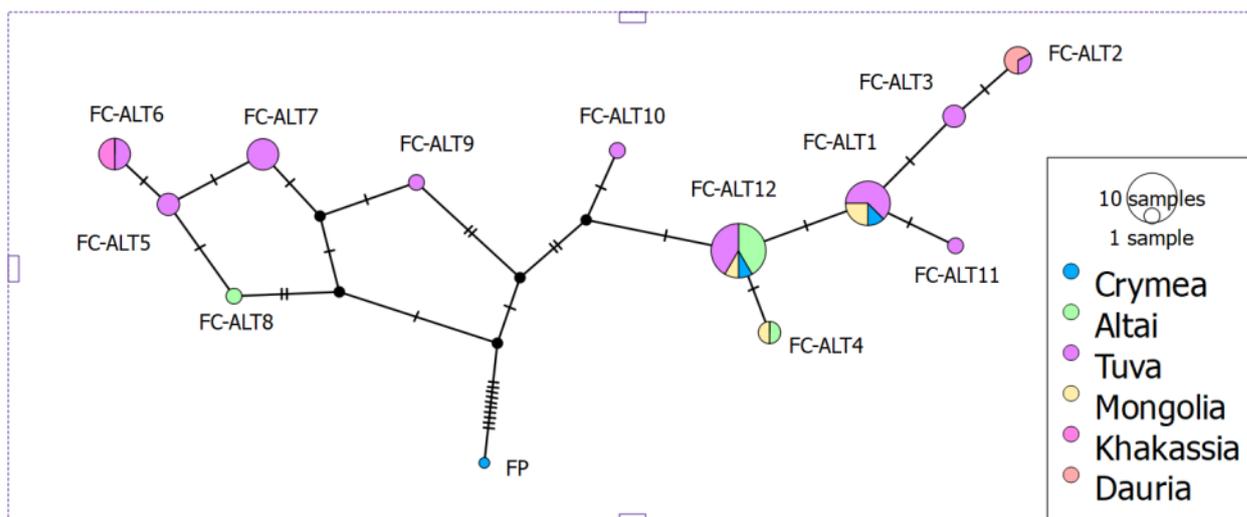


Рисунок 3. TCS-сеть гаплотипов альтернативного фрагмента D-петли балобана

FC-ALT1-12 – гаплотипы альтернативного полиморфного фрагмента D-петли длиной 671 п.н. Цветом показаны места сбора: 40 образцов с независимых природных гнезд из Крыма и разных административных областей Алтае-Саянского региона. **FP** – сапсан.

Проанализированы 78 последовательностей D-петли мт-генома птиц из современной популяции Алтае-Саянского региона и 10 музейных образцов 1924-1970 гг. Показано, что в Алтае-Саянском регионе встречаются обе мт-гаплогруппы балобана (западная и восточная), как в настоящее время, так и ранее, при стабильном состоянии популяции региона. Впервые показано, что уникальный фенотип балобана Алтае-Саянского региона мог быть сформирован на основе гибридизации представителей западной группировки данного вида и кречета и генетически ближе к кречету.

На основе описанной, но не валидированной методики определения видовой принадлежности птиц группы *Hierofalco* (балобана и кречета) по результатам STR-анализа отработана методика анализа 9 STR-локусов в современных природных популяциях и музейных образцах балобана и кречета.

Следствием глобального изменения климата на планете является продвижение южных видов на север. Существенное влияние на биоразнообразие оказывает также антропогенный фактор. Показано, что за последние десятилетия ряд видов как позвоночных, так и беспозвоночных животных, успешно адаптировался к антропогенному воздействию, пополнив «городскую» фауну. Наши фаунистические исследования дрозофилид подтверждают мировые тенденции. Так, только в четырех локальностях (районах) г. Москвы было выловлено и описано 35 видов дрозофил из 11 родов в 2016-2017 гг. Особенно следует отметить *Drosophila bondarenkoi* и *D. picta*, которые впервые описаны для европейской и российской фауны, соответственно. В то время как в конце 90-х годов прошлого века, было известно только 10 видов из трех родов, обитающих в г. Москве.

В результате наших исследований [51-53] существенно расширены представления о биоразнообразии дрозофилид субарктических районов России. В частности, на Камчатке нами впервые найдены 6 видов дрозофилид, на Чукотке – 11 видов и на севере Карелии впервые найдены 4 вида. Это существенно дополняет ранее известные фаунистические списки для этих регионов (10, 3 и 15 видов дрозофилид соответственно). По-видимому, изменения условий обитания в субарктических районах, связанные с тенденцией к потеплению климата, приводят к расширению ареалов некоторых видов на север, что весьма заметно на примере дрозофилид.

В рамках направления исследований, посвященных биоразнообразию, совместно с Лабораторией сравнительной генетики животных (ИОГЕН РАН), проведен анализ молекулярно-генетической изменчивости алтайских и бурятских пород крупного рогатого скота [54]. Учитывали аллельный полиморфизм генов -кандидатов: GH1 (AC\_000176.1: хромосома 19, экзон 5, rs41923484, g.2141C>G, L127V), GHR (AC\_000177.1: хромосома 20, экзон 10, rs109300983, g.257A>G, S555G), PRL (AC\_000180.1: хромосома 23, экзон 3, g.35108342A>G) в выборках бурятской породы из трех сопредельных государств – России, Китая и Монголии, а также аборигенной алтайской породы (Россия). Российская выборка бурятского скота дифференцируется от монгольской выборки этой породы на основе попарных значений G-теста и FST по изменчивости RsaI-локуса гена PRL и от китайской выборки – на основе значений G-теста для AluI-локуса гена GH1. При этом все выборки бурятского скота ведут себя согласованно в отношении алтайской породы, четко отличаясь от нее по данным G-теста и FST для локуса гена GHR и по значениям FST для комплекса локусов всех трех генов. Различия на внутривидовом уровне у бурятской породы определяют локусы генов PRL и GH1, на межвидовом с алтайской породой – исследованный локус гена GHR.

## 2. Механизмы прекопуляционной изоляции между близнецовыми видами

Анализ механизмов формирования презиготических изолирующих барьеров у близкородственных видов, является актуальной задачей эволюционной биологии. У симпатрически дивергирующих видов именно поведенческие барьеры первыми обеспечивают прерывание потока генов между популяциями, способствуя их адаптивной иррадиации и предотвращая «размывание» изменчивости, обеспечивающей специфические адаптации.

Целью нашего исследования [11] было сравнение изменчивости структуры брачного поведения у трех видов-близнецов группы *D. virilis* с учетом их филогенетических отношений при ссаживании кон- и гетероспецифических пар (в так называемых кон- и гетероспецифических тестах) методом видеотипирования. Нами были выбраны филогенетически близкие виды *D. virilis* и *D. lummei*, принадлежащие к филеде *D. virilis*, и относительно удаленный от них вид *D. littoralis*, входящий в филеде *D. montana*. Последний вид представлен двумя линиями, основатели которых были выловлены в местах обитания южной и северной рас *D. littoralis*.

Проведен анализ поведения ухаживания кон- и гетероспецифических пар методом видеотипирования. Конспецифические пары *D. virilis* и *D. lummei* не демонстрировали различий по длительности элементов репродуктивного поведения и их латентных периодов. В то же время, гетероспецифические пары ♀ *D. virilis* + ♂ *D. lummei* и ♀ *D. lummei* + ♂ *D. virilis* показали резкое снижение длительности всех основных элементов ухаживания, а также значимое снижение процента копуляций (Рисунок 4).

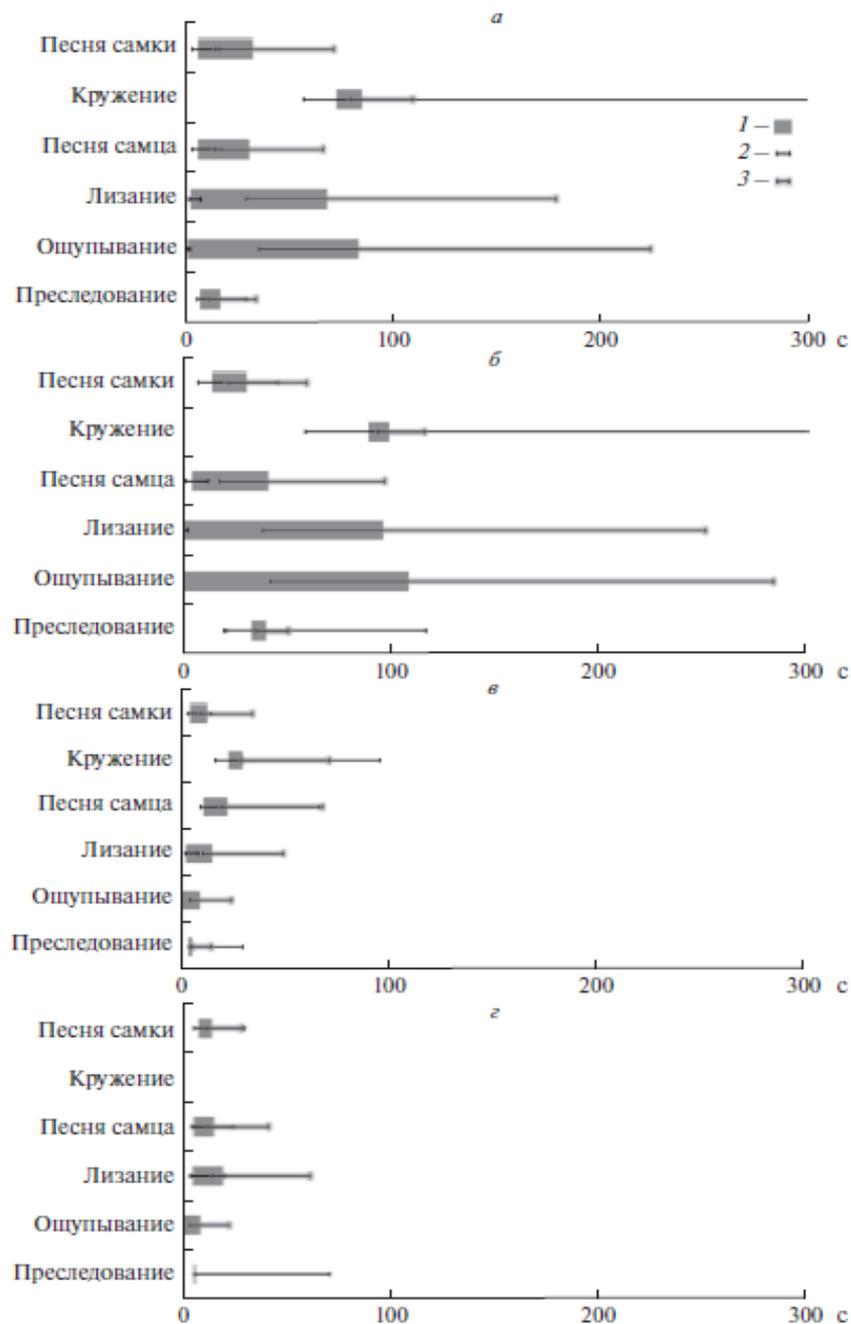


Рисунок 4. Длительность элементов брачного поведения *D. virilis* и *D. lummei*

а – ♀ *D. virilis* + ♂ *D. virilis*; б – ♀ *D. lummei* + ♂ *D. lummei*; в – ♀ *D. virilis* + ♂ *D. lummei*; г – ♀ *D. lummei* + ♂ *D. virilis*. Левый край прямоугольника соответствует среднему времени начала данного элемента, а правый – среднему времени его окончания. Отрезки обозначают 95%-ный доверительный интервал средней длительности элементов (подсвеченные тонкие линии) и средней длительности латентных периодов (простые толстые линии). 1 – средняя продолжительность элемента, 2 – 95%-ный доверительный интервал средней длительности латентных периодов, 3 – 95%-ный доверительный интервал средней длительности элементов.

Сравнение поведения северной и южной рас *D. littoralis* выявило некоторые различия в структуре брачного ритуала, но не выявило препятствий для успешного спаривания особей северной и южной рас *D. littoralis*. Напротив, обнаружены большие

различия в структуре брачного ритуала в гетероспецифических реципрокных парах *D. littoralis* + *D. virilis* и *D. littoralis* + *D. lummei* (Рисунок 5).

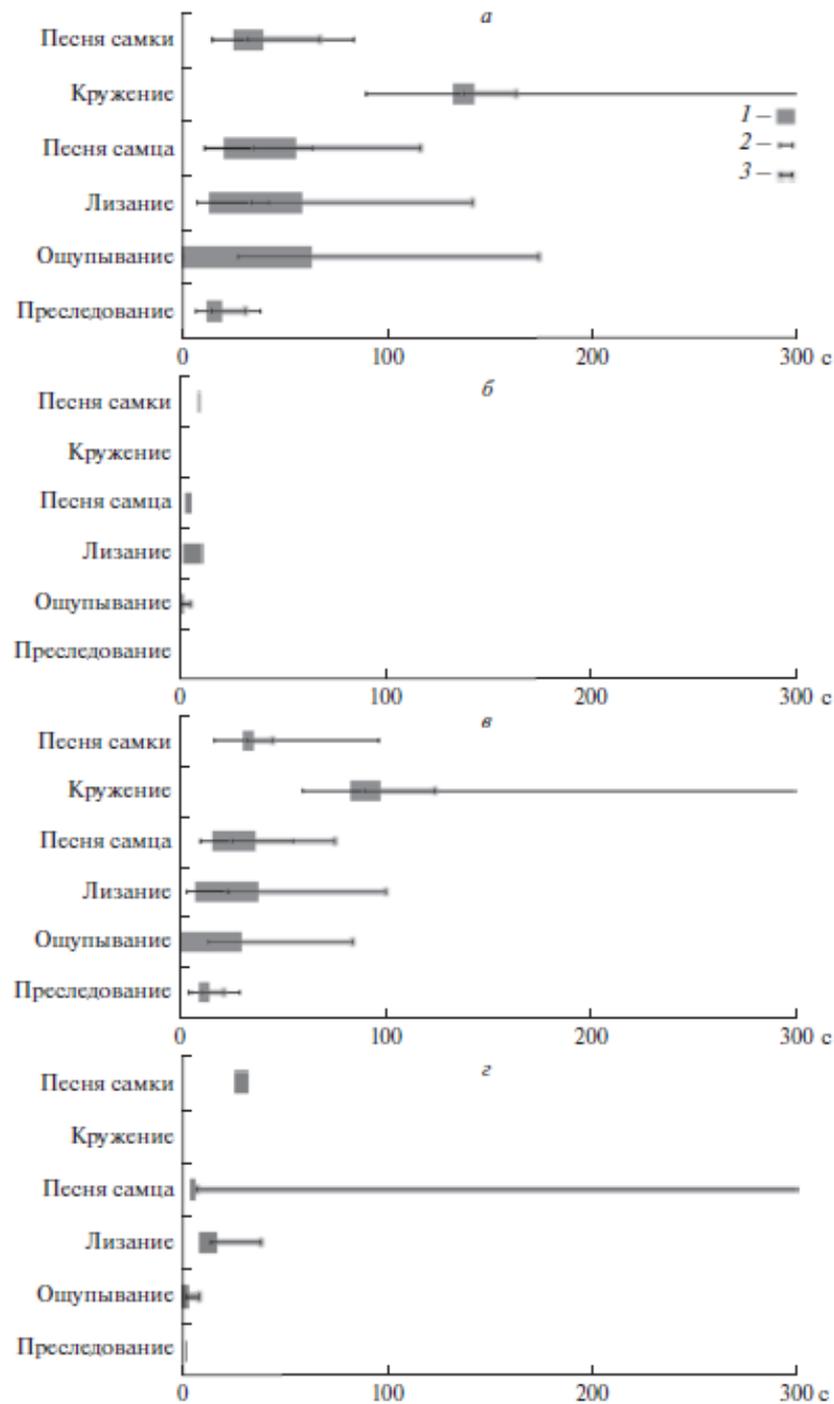


Рисунок 5. Длительность элементов брачного поведения *D. lummei* и *D. littoralis*  
 а – ♀ *D. lummei* + ♂ *D. littoralis* (NR); б – ♀ *D. littoralis* (NR) + ♂ *D. lummei*; в – ♀ *D. lummei* + ♂ *D. littoralis* (SR); г – ♀ *D. littoralis* (SR) + ♂ *D. lummei*. Левый край прямоугольника соответствует среднему времени начала данного элемента, а правый – среднему времени его окончания. Отрезки обозначают 95%-ный доверительный интервал средней длительности элементов (подсвеченные тонкие линии) и средней длительности латентных периодов (простые толстые линии). 1 – средняя продолжительность элемента, 2 – 95%-ный доверительный интервал

средней длительности латентных периодов, 3 – 95%-ный доверительный интервал средней длительности элементов.

Самцы филады *D. virilis* теряли интерес к самкам *D. littoralis* сразу же после начала ошупывания; напротив, самцы *D. littoralis* демонстрировали полный ритуал ухаживания как за самками *D. lummei*, так и за самками *D. virilis*. В то же время, все гетероспецифические пары *D. lummei* + *D. littoralis* и *D. virilis* + *D. littoralis* характеризовались очень низким процентом копуляций.

Брачное поведение является одним из важнейших факторов репродуктивной изоляции, предотвращающих гибридизацию и обмен генами между близкородственными видами. Поведение ухаживания у дрозофил представляет собой обмен сигналами различной модальности (химическими, акустическими, зрительными и тактильными) и, таким образом, может быть удобным предметом исследования роли различных сигналов в выборе полового партнера.

Группа видов-близнецов *Drosophila virilis* является известной модельной системой для изучения видообразования. Она состоит из 11 близкородственных видов, которые обитают в различных регионах мира и способны к скрещиваниям между собой в условиях лаборатории. Геномы двух видов этой группы, *D. virilis* и *D. americana*, уже полностью секвенированы ([http://beta.flybase.org/static/sequenced\\_species](http://beta.flybase.org/static/sequenced_species); <http://cracs.fc.up.pt/~nf/dame/>). Кроме того, эволюционную историю видов этой группы реконструировали на основе исследований полиморфизма хромосомных перестроек, белков и ДНК. В то же время, полноценные исследования репродуктивного поведения, особенно поведения ухаживания, у видов группы *D. virilis* крайне немногочисленны.

Брачный ритуал у видов группы *D. virilis* существенно отличается от хорошо изученного ритуала *D. melanogaster*. Если для последнего вида характерна относительно строгая последовательность элементов брачного ритуала в процессе ухаживания, а сами элементы непродолжительны, то в группе *D. virilis* несколько элементов, как правило, наблюдаются одновременно, само ухаживание более продолжительно и представляет собой менее жесткую и стереотипную последовательность элементов. У *D. melanogaster* только самцы издают акустический сигнал, тогда как в группе *D. virilis* акустические сигналы издаются обоими полами, причем роль акустических сигналов самки остается до сих пор не очень понятной.

Большинство исследователей используют для описания брачного поведения дрозофил стрелочные схемы, иллюстрирующие переходы между различными элементами ухаживания самца и соответствующего поведения самки. Этот метод описания ухаживания позволяет оценить относительную частоту каждого элемента и перехода между ними.

Однако этот метод основан на том, что элементы последовательно сменяют друг друга, как это в основном происходит у *D. melanogaster*. Напротив, в группе *D. virilis* по крайней мере три различных элемента могут присутствовать одновременно.

На настоящем этапе работы формализованы элементы брачного ритуала родственных видов группы *virilis*, на модели сравнения 3-х видов (*D. virilis*, *D. lummei*, *D. littoralis*) показаны специфичность рисунка брачного поведения у видов, значимость отдельных элементов ритуала для коммуникации между полами, критические сигналы, обеспечивающие эффективную копуляцию. Показано, что между близкородственными видами, разделенными на филогенетическом древе одним узлом, дивергенция сложного брачного ритуала не достигает значимых различий в характере собственно поведенческих элементов, их продолжительности и очередности. Акустический канал связи не играет решающей роли в реализации брачного ритуала у родственных видов группы *virilis*. При этом различия в наборе контактных стимулов играют принципиальную роль, предотвращая развитие ритуала после стадии «лизания» и обеспечивая почти полную изоляцию. Виды, удаленные от общего предка на формальной дистанции в 3-4 узла на филогенетическом древе, существенно различаются по элементам брачного ритуала, но проявляют меньшую избирательность и высокую долю копуляций в гетероспецифических скрещиваниях.

### **3. Исследование филогеографической истории видов со сложными эволюционными сценариями по данным сравнения ядерных последовательностей митохондриального происхождения и современных митохондриальных гаплотипов на примере *Drosophila* группы *virilis***

На основе публичных данных по полным последовательностям геномов сформирована база последовательностей митохондриального происхождения по разным видам *Drosophila* группы *virilis*, на основе которой проводится реконструкция архаичных мт-гаплотипов, которые подверглись переносу в ядро.

С учетом ряда особенностей мтДНК как генетического маркера последовательности мт-геномов широко используются для установления филогенетических взаимоотношений в разных таксономических группах живых организмов, а также установления генетических структур видов и их филогеографической истории. В некоторых случаях получение больших выборок из природных популяций невозможно, например, при использовании палеоматериала. Тогда о генофонде вида приходится судить по геномам одной или нескольких особей. Похожая ситуация складывается при исследовании синантропных видов и культурных пород и сортов, которые не являются истинными видами, а

представляют ответвление одной или нескольких природных популяций, произошедшее относительно недавно в результате экспансии современного ареала вслед за человеком. Такие популяции, как правило, гомогенны и мономорфны. Полиморфизм выявляется только по наиболее изменчивым признакам, а генеалогия, построенная по ним, как правило, имеет звездообразную структуру. При этом спектр внутривидового полиморфизма, без которого не всегда удастся правильно установить филогенетические отношения в группе таксонов, остается неизвестен.

Спектр изменчивости по митохондриальным маркерам можно расширить за счет ядерных последовательностей митохондриального происхождения (Numt-последовательностей). Переместившись из митохондрии в ядро, такие последовательности начинают эволюционировать по-другому, т.е. согласно закономерностям, характерным для эволюции ядерных некодирующих последовательностей, не подверженных давлению отбора. Это позволяет отделить ту часть изменчивости, которая накопилась в последовательности до момента переноса, от той, которая появилась позже, и реконструировать последовательность древнего митохондриального гаплотипа, который дал начало псевдогену.

Современные синантропные популяции *D. virilis* имеют недавнее происхождение от небольшой ветви природной популяции и характеризуются крайне низким полиморфизмом, в том числе и по мтДНК. Геном данного вида отсеквенирован. При помощи UCSC-браузера (<https://genome.ucsc.edu/cgi-bin/hgBlat>) нами были выявлены 72 последовательности, гомологичные фрагментам митохондриального генома, длиной от 100 до 11931 нуклеотидов, что составляет в общей сложности более 147 т.п.о. Геном *D. virilis* максимально обогащен Numt-последовательностями по сравнению с другими видами дрозофил [55]. Частота встречаемости разных фрагментов мтДНК в ядерном геноме неодинакова. Соотношение фрагментов мтДНК в ядерном геноме представлено на рисунке ба. Интересно, что Numt-последовательности, соответствующие генам *rRNA*, недопредставлены в ядерном геноме. Это может быть связано с отбором против их переноса в ядерный геном. Блок последовательностей протяженностью около 4000 п.о., начиная от второй половины гена *cox1* и до конца гена *nd3*, напротив, представлен избыточно. В средней части данной последовательности располагается *atp6-cox3* межгенный спейсер, представленный (AT)<sub>n</sub>-микросателлитной последовательностью, которая может служить сайтом встраивания ретротранспозона *Tv1*. Избыток последовательностей, ассоциированных с данным спейсером, может косвенно указывать на роль ретротранспозона *Tv1* в процессе образования Numt-последовательностей (Numt-

гене). Из 22 Numt-последовательностей, гомологичных участку *atp6-cox3*, в 11 наблюдается изменение структуры (AT)<sub>n</sub>-спейсера за счет удлинения микросателлитной последовательности (инсерции до 100 нуклеотидов) и небольших вставок-делеций длиной около 10-20 п.о. Подобные изменения могут свидетельствовать о том, что в этом сайте был встроен транспозон. Три Numt-последовательности обрываются в области спейсера. Еще 4 последовательности имеет крупные вставки (до 5000 нуклеотидов) в данном спейсере. Один Numt (scaffold\_13045: 140550-157115) содержит инсерцию ретротранспозона *Tv1* длиной 6700 п.о. Данный Numt был выделен ранее из генома пересеваемой клеточной культуры *D.virilis* путем ПЦР [56]. Соотношение общей длины Numt-последовательностей фрагментов мтДНК, представленное на рисунке 6б, также указывает на преобладание последовательностей, ассоциированных с (AT)<sub>n</sub>-спейсером, и свидетельствует в пользу возможного участия ретротранспозона *Tv1* в процессе образования Numt-последовательностей.

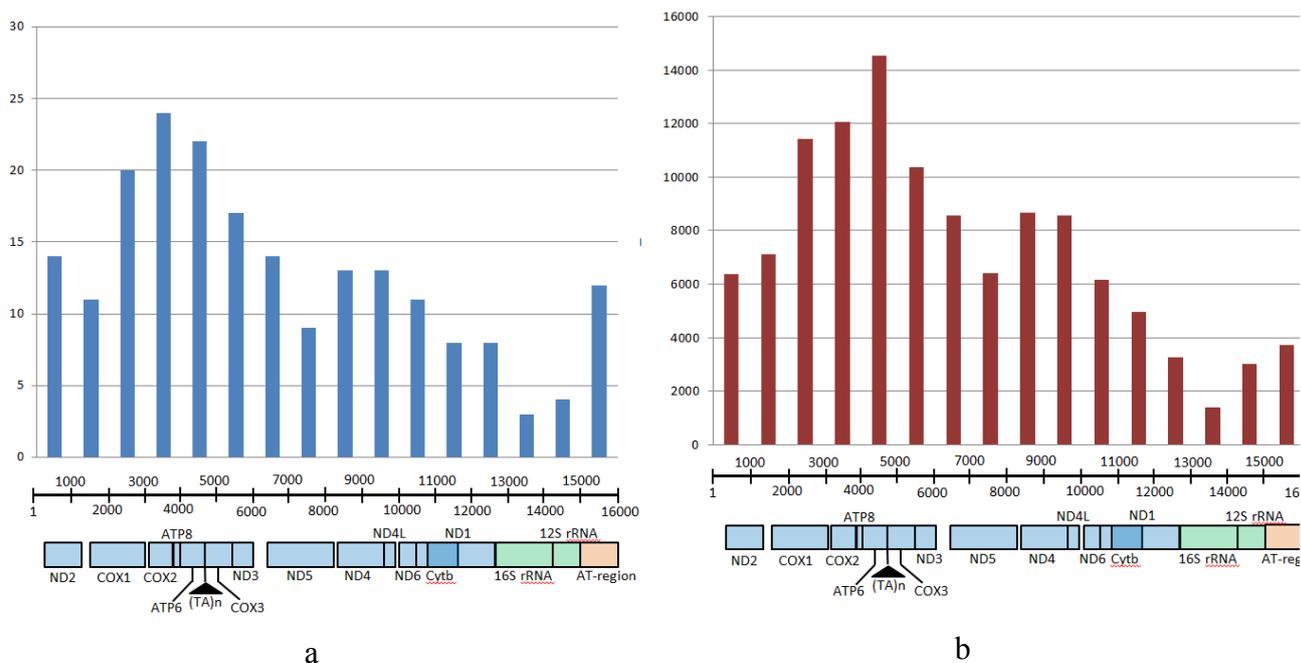


Рисунок 6. Соотношение числа Numt-последовательностей разных участков мт-генома (а) и их суммарных длин (б)

По оси x – длина последовательности мтДНК в п.о. и схема расположения генов (расположение генов *tRNA* не указано). Последовательность разделена на 16 участков по 1000 п.о. По оси y – число копий фрагмента мтДНК в ядерном геноме (а) и суммарная длина всех копий, соответствующих данному участку мтДНК.

Для определения внутривидового разнообразия мтДНК *D. virilis* с участием восстановленных по Numt-последовательностям гаплотипов следует использовать митохондриальные последовательности, наиболее широко представленные в ядерном геноме (вторая часть гена *cox1 – nd3*). Фрагмент мт-гена *atp6* представлен в геноме 16-ю копиями. Проведенный нами ранее анализ Numt-последовательностей выявил 7 независимых событий переноса мт-фрагментов в ядерный геном. На основе данного анализа были реконструированы мт-гаплотипы, давшие начало 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. Однако, в связи с отсутствием данных по последовательности мт-гена *atp6* *D. virilis* из разных локалитетов, а также данных внутривидового анализа по другим видам группы *virilis*, прямое сравнение уровней генетического разнообразия разных видов невозможно. Для сравнения уровней генетического разнообразия разных видов группы *D. virilis* мы использовали BOLD-фрагмент гена *cox1*, используемый при ДНК-штрихкодировании. Для этого фрагмента существуют данные внутривидового анализа по 4м видам дрозофил группы *virilis*, включая вид *D. virilis*: *D. montana* [48], *D. littoralis* [57], *D. virilis* [58] и *D. americana* (неопубликованные данные, GenBank ID: JN019911- JN019935). В геноме *D. virilis* выявлено 8 Numt-последовательностей, перекрывающихся с данным мт-фрагментом, длиной 658 п.о. Numt\_12936 имеет наиболее древнее происхождение, отделился от ствола *D. virilis* вскоре после дивергенции *D. virilis* и субфилады *lummei-americana* и впоследствии дублировался. Также было выявлено еще три независимых события переноса фрагментов мтДНК в ядро: Numt\_13324, Numt\_13050, Numt\_12954. По предварительным данным Numt\_12954 амплифицировался в ядерном геноме с образованием 4х копий: Numt\_12954.1-3 и Numt\_12113.

В работе, посвященной анализу скорости молекулярной эволюции регуляторных последовательностей генов [59] показан механизм быстрой смены промотора и регуляторной последовательности гена *Dras1* с участием хромосомных перестроек и мобильных элементов, и восстановления функциональной активности гена с участием генной конверсии. 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. Изменения структуры последовательности связано с инсерциями мобильных элементов и в ряде случаев – с сопровождающими их структурными перестройками хромосомы. 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. Эволюционно-консервативные участки некодирующей последовательности встречаются у разных видов в разном положении и ориентации относительно промотора и обогащены сайтами связывания транскрипционных факторов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**Направление 1.** Впервые показано, что уникальный фенотип балобана Алтае-Саянского региона мог быть сформирован на основе гибридизации представителей западной группировки данного вида и кречета и генетически ближе к кречету. Показано, что у сестринских видов степного орла и орла-могильника отсутствует разделение на восточную и западную гаплогруппы, и распространенные гаплотипы встречаются во всех популяционных группировках. Впервые получена полная последовательность D-петли для африканского степного орла *A. rapax*. Для оценки времени расхождения сестринских видов по ранее полученным «молекулярным часам» для птиц разработаны праймеры на полную последовательность гена *cyt b* мт-генома для выявления полиморфных локусов по всей длине последовательности. На основе ранее использованных методик разработан и апробирован набор 9 STR-локусов для анализа изменчивости ядерного генома сестринских видов рода *Aquila*, в первую очередь степного орла и орла могильника, а также беркута. Анализ видовой разнообразия дрозофилид показывает, что изменения условий обитания в субарктических районах, связанные с тенденцией к потеплению климата, приводят к расширению ареалов некоторых видов на север. В сотрудничестве с лабораторией Ю.А. Столповского (ИОГЕН РАН) проводится работа по оценке генетической структуры аборигенных алтайских и бурятских пород КРС. Данные породы адаптированы к суровым условиям обитания, уникальны по происхождению от турано-монгольских пород и являются перспективным материалом для селекции новых пород, приспособленных к условиям континентального климата северных степей.

**Направление 2.** У симпатрически дивергирующих видов поведенческие барьеры первыми обеспечивают прерывание потока генов между популяциями, способствуя их адаптивной иррадиации и предотвращая «размывание» изменчивости, обеспечивающей специфические адаптации. На настоящем этапе работы формализованы элементы брачного ритуала родственных видов группы *virilis*, на модели сравнения 3-х видов (*D. virilis*, *D. lummei*, *D. littoralis*) показаны специфичность рисунка брачного поведения у видов, значимость отдельных элементов ритуала для коммуникации между полами, критические сигналы, обеспечивающие эффективную копуляцию.

**Направление 3.** Получено подтверждение возможного участия TV-транспозона в формировании NUMT-последовательностей. Показано неслучайное распределение частот NUMT-последовательностей в зависимости от положения предковой последовательности в мт-ДНК. Numt-последовательности, соответствующие генам *rRNA*,

недопредставлены в ядерном геноме, что может быть связано с отбором против их переноса в ядерный геном.

Результаты исследований рекомендуются к применению для оценки генетического разнообразия природных популяций редких, особо ценных и угрожаемых видов пернатых хищников при планировании комплекса мер по их охране и восстановлению путем реинтродукции.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Карякин И.В., Николенко Э.Г., Зиневич Л.С., Пуликова Г.И. Степной орёл Карагандинской области, Казахстан//Пернатые хищники и их охрана. - 2018. - N. 35. - С. 219 - 251. DOI: 10.19074/1814-8654-2017-35-219-251. (РИНЦ)
2. Карякин И.В., Зиневич Л.С., Рожкова Д.Н., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Сарычев Е.И., Бёме И.Р. Первые результаты проекта по восстановлению генетического разнообразия популяций балобана в Алтае-Саянском регионе, Россия//Пернатые хищники и их охрана. - 2018. - N 35. - С. 176 - 192. DOI: 10.19074/1814-8654-2017-35-176-192. (РИНЦ)
3. Карякин И.В., Зиневич Л.С., Шнайдер Е.П. Возможно ли морфометрическое определение пола птенцов степных орлов из западных и восточных популяций вида?//Пернатые хищники и их охрана. - 2018. - N 35. - С. 194 - 218. DOI: 10.19074/1814-8654-2017-35-194-218. (РИНЦ)
4. Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость//Журн. общ. Биологии. - 1970. - Т. 31, - С. 507 - 526.
5. Ashpole, J., Burfield, I., Ieronymidou, C., Pople, R., Wheatley, H., Wright, L. *Aquila nipalensis* – Hodgson, 1833/BirdLife Inter-national, 2014. - URL: [http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/erlob/summarypdfs/22696038\\_aquila\\_nipalensis.pdf](http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/erlob/summarypdfs/22696038_aquila_nipalensis.pdf) (дата обращения 2018-11-03).
6. Butchart, S., Ekstrom, J., Harding, M., Khwa-ja, N., Symes, A., Ashpole, J., Wright, L., Pople, R., Burfield, I., Ieronymidou, C. & Wheatley, H. Steppe Eagle *Aquila nipalensis*/BirdLife Inter-national, - 2015. - URL:<http://www.birdlife.org/datazone/species/factsheet/22696038> (дата обращения 2018-11-03).
7. Maciorowski G., Mirski P. Habitat alteration enables hybridisation between Lesser Spotted and Greater Spotted Eagles in north-east Poland//Bird Conserv. Internatn. - 2014. - Vol. 24, P. 152 - 161.
8. Miller M.P., Mullins T.D., Parrish J.W., Walters J.R., Haig S.M.. Variation in Migratory Behavior Influences Regional Genetic Diversity and Structure among American Kestrel Populations (*Falco sparverius*) in North America//Journal of Heredity. - 2012. - Vol. 103, No. 4. P. 503 - 514.
9. Horváth, M.B., Martinez-Cruz, B., Negro, J.J., Kalmar, L. & Godoy, J.A. An overlooked DNA source for non-invasive genetic analysis in birds//J. Avian Biol. - 2005. - Vol. 36, P. 84 - 88.

10. Зиневич Л.С., Щепетов Д.М., Сорокина С.Ю., Карякин И.В. Генетическое разнообразие популяций степного орла в условиях быстрого сокращения численности вида. – Хищные птицы Северной Евразии. Проблемы и адаптации в современных условиях: материалы VII Международной конференции Рабочей группы по соколообразным и совам Северной Евразии. г. Сочи, 19 - 24 сентября 2016 г. - Ростов-на-Дону: изд-во Южного федерального университета. - 2018. - С. 251 - 256.
11. Белкина Е.Г., Веденина В.Ю., Сорокина С.Ю., Лазебный О.Е. Анализ поведения ухаживания у трех видов-близнецов из группы *Drosophila virilis* (DIPTERA, DROSOPHILIDAE)//Зоологический журнал, - 2018, - Т. 97, - N 12. - С. 1498 - 1512. (РИНЦ, SCOPUS)
12. Spieth H.T. Mating behavior and sexual isolation in the *Drosophila virilis* species group//Behavior. - 1951. Vol. 3, P. 105 - 145.
13. Spieth H.T. Courtship behaviour of *Drosophila*//Annual Review of Entomology. - 1974. Vol. 19, P. 385 - 405.
14. Shorey H.H. Nature of the Sound Produced by *Drosophila melanogaster* during Courtship//Science. - 1962. - Vol. 137, No. 3531. P. 677 - 678.
15. Jallon J.M., Hotta Y. Genetic and behavioral studies of female sex appeal in *Drosophila*//Behav Genet. - 1979. - Vol. 9, No 4. P. 257 - 275.
16. Ewing A.W. Functional aspects of drosophila courtship//Biol.reviews. 1983, V.58, No. 2. P. 275 - 292.
17. Markow T.A., O'Grady P.M. Evolutionary genetics of reproductive behavior in *Drosophila*: connecting the dots//Annu Rev Genet. - 2005. - Vol. 39, P. 263 – 291.
18. Stocker R.F., The organization of the chemosensory system in *Drosophila melanogaster*: a review//Cell and Tissue Research. - 1994. - Vol. 275, No. 1. P. 3 - 26.
19. Ferveur J.F. Cuticular hydrocarbons: their evolution and roles in *Drosophila* pheromonal communication//Behav Genet. - 2005. - Vol. 35. No. 3. P. 279 - 295.
20. Robertson H.M., Warr C.G., Carlson J.R. Molecular evolution of the insect chemoreceptor gene superfamily in *Drosophila melanogaster*//Proc Natl Acad Sci U S A. - 2003. - Vol. 100, Suppl 2. P. 14537 - 14542.
21. Bray S., Amrein H. A putative *Drosophila* pheromone receptor expressed in male-specific taste neurons is required for efficient courtship//Neuron. - 2003. - Vol. 39, No. 6. P. 1019 - 1029.
22. Kyriacou C.P., Hall J.C. The function of courtship song rhythms in *Drosophila*//Animal Behaviour. - 1982. - Vol. 30, No. 3. P. 794 - 801.

23. Ritchie MG, Kyriacou CP. Artificial selection for a courtship signal in *Drosophila melanogaster*//Anim. Behaviour. - 1996. - Vol. 52, P. 603 - 611.
24. Demetriades M.C., Thackeray J.R., Kyriacou C.P. Courtship song rhythms in *Drosophila yakuba* //Anim. Behaviour. - 1999. - Vol. 57, P. 379 - 386.
25. Попов А. В., Савватеева-Попова Е. В., Камышев Н. Г. Особенности акустической коммуникации у плодовых мушек *Drosophila melanogaster*//Сенсорные системы. - 2000. - Т. 14, N. 1. С. 60.
26. Sawamura K., Tomaru M. Biology of reproductive isolation in *Drosophila*: toward a better understanding of speciation//Population Ecology. 2002. - Vol. 44, P. 209 - 219.
27. Saarikettu M., Liimatainen J.O., Hoikkala A. Intraspecific variation in mating behavior does not cause sexual isolation between *Drosophila virilis* strains//Animal Behaviour - 2005a. - Vol. 70, P. 417 - 426.
28. Lasbleiz C., Ferveur J.F., Everaerts C. Courtship behavior of *Drosophila melanogaster* revisited//Animal Behaviour. - 2006. - Vol. 72. P. 1001 - 1012.
29. Vedenina V.Y., Ivanova T.I., Lazebny O.E. Analysis of courtship behaviour in closely related species of *Drosophila virilis* group: a new approach arises new questions//Journal of Insect Behavior. - 2013. - Vol. 26, P. 402 - 415.
30. Hoikkala A., Aspi J. Criteria of female mate choice in *Drosophila littoralis*, *D. montana* and *D. ezoana*//Evolution. 1993. - Vol. 47, P. 768 - 777.
31. Aspi J., Hoikkala A. Male mating success and survival in the field with respect to size and courtship song characters in *Drosophila littoralis* and *D. montana* (Diptera: Drosophilidae)//Journal of Insect Behavior. - 1995. - Vol. 8, P. 67 - 87.
32. Ritchie M. G., Townhill R. M., Hoikkala A. Female preference for fly song: playbacks confirm correlational evidence of the targets of sexual selection//Animal Behaviour. - 1998. - Vol. 56, P. 713 - 717.
33. Saarikettu M., Liimatainen J.O., Hoikkala A. The role of male courtship song in species recognition in *Drosophila montana*//Behavioral Genet. - 2005b. - Vol. 35, P. 257 - 263.
34. Klappert K., Mazzi D., Hoikkala A., Ritchie M.G. Male courtship song and female preference variation between phylogeographically distinct populations of *Drosophila montana*//Evolution. - 2007. - Vol. 61, P. 1481 - 1488.

35. LaRue K.M., Clemens J., Berman G.J., Murthy M. Acoustic duetting in *Drosophila virilis* relies on the integration of auditory and tactile signals//eLife. - 2015. - Vol. 4, e07277.
36. Manning A. The sexual behavior of two sibling *Drosophila* species//Behavior. - 1959. - Vol. 15, P. 123 - 145.
37. Brown R.G.B. Courtship behavior in the *Drosophila obscura* group. Pt II: Comparative studies//Behavior. - 1965. - Vol. 25, P. 281 - 323.
38. Cobb M., Burnet B., Connolly K. The structure of courtship in the *Drosophila melanogaster* species subgroup//Behavior. -1985. - Vol. 97, P. 182 - 212.
39. Cobb M., Burnet B., Blizard R., Jallon J.M. Courtship in *Drosophila sechellia*: its structure, functional aspects, and relationship to those of other members of the *Drosophila melanogaster* species subgroup//Journal of Insect Behavior. - 1989. - Vol. 2, P. 63 - 89.
40. Liimatainen J.O., Hoikkala A. Interactions of the males and females of three sympatric *Drosophila virilis*group species, *D. montana*, *D. littoralis*, and *D. lummei* (Diptera: *Drosophilidae*) in intra-and interspecific courtships in the wild and in the laboratory//Journal of Insect Behavior. - 1998. - Vol. 11, P. 399 - 417.
41. Hoikkala A., Crossley S.A. Copulatory courtship in *Drosophila*: behavior and songs of *D. birchii* and *D. serrate*//Journal of Insect Behavior. - 2000. - Vol. 13, P. 71 - 86.
42. Dankert H., Wang L., Hoopfer E.D., Anderson D.J., Perona P. Automated monitoring and analysis of social behavior in *Drosophila*//Nature methods. - 2009. - Vol. 6. P. 297 - 303.
43. Ren T., Liang S., Zhao A., He K. Analysis of the complete mitochondrial genome of the Zhedong White goose and characterization of NUMTs: Reveal domestication history of goose in China and Europe//Gene. - 2016. - Vol. 10, No. 577. P. 75 - 81.
44. Morgan J.A., Macbeth M., Broderick D., Whatmore P., Street R., Welch D.J., Ovenden J.R. Hybridisation, paternal leakage and mitochondrial DNA linearization in three anomalous fish (*Scombridae*)//Mitochondrion. - 2013. - Vol. 13, No. 6. P. 852 - 861.
45. Wang B., Zhou X., Shi F., Liu Z., Roos C., Garber P.A., Li M., Pan H. Full-length Numt analysis provides evidence for hybridization between the Asian colobine genera *Trachypithecus* and *Semnopithecus*//Am J Primatol. - 2015. - Vol. 77, No. 8. P. 901 - 910.

46. Pérez T., Rodríguez F., Fernández M., Albornoz J., Domínguez A. Ancient mitochondrial pseudogenes reveal hybridization between distant lineages in the evolution of the *Rupicapra* genus//Gene. - 2017. - Vol. 10, No. 628 P. 663 – 671.
47. Schiavo G., Hoffmann O.I., Ribani A., Utzeri V.J., Ghionda M.C., Bertolini F., Geraci C., Bovo S., Fontanesi L. A genomic landscape of mitochondrial DNA insertions in the pig nuclear genome provides evolutionary signatures of interspecies admixture//DNA Res. - 2017. - Vol. 24, No. 5. P. 487 - 498
48. Mirol P.M., Routtu J., Hoikkala A., Butlin R Signals.K. of demographic expansion in *Drosophila virilis*//BMC Evol Biol. - 2008. - Vol. 25, No. 8. P. 59 - 66.
49. Андрианов Б.В., Романов Д.А., Горелова Т.В. Изучение изменчивости ядерных последовательностей митохондриального происхождения, ассоциированных с инсерциями ретротранспозона *Tv1*, у видов дрозофил из группы *virilis*//Вавиловский журнал генетики и селекции. - 2018. - Т. 22, N. 7. - С. 887 - 894.
50. Ju Y.S. et al. Frequent somatic transfer of mitochondrial DNA into the nuclear genome of human cancer cells//Genome Res. - 2015. - Vol. 25, No. 6. P. 814 - 824.
51. Горностаев Н.Г., Куликов А.М. Новые сведения по фауне мух-дрозофилид (Diptera, *Drosophilidae*) севера Карелии//Евразийский энтомолог. журнал. - 2018. - Vol. 17, - N 2. - С. 100 - 102. DOI: 10.15298/euroasentj.17.2.04. (РИНЦ)
52. Gornostaev N.G. An annotated list of the drosophilid flies (Diptera: *Drosophilidae*) of Chukotka//Far Eastern Entomologist. - 2018. No. 368. P. 16 - 19. DOI: 10.25221/fee.368.3. (РИНЦ, Scopus)
53. Gornostaev N.G., Kulikov A.M., Sorokina S.Yu., Tyukmaeva V.I. Review of the drosophilid flies (Diptera: *Drosophilidae*) of Kamchatka//Far Eastern Entomologist. - 2018. No. 359. P. 16-20. DOI: 10.25221/fee.359.4. (РИНЦ, Scopus)
54. Lazebnaya I.V., Perchun A.V., Lhasaranov B.B., Lazebny O.E., Stolpovskiy Y.A. Analysis of *GHI*, *GHR* and *PRL* gene polymorphisms for estimation of the genetic diversity of Buryat and Altai cattle breeds//Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii. – 2018. - Vol. 22, No. 6. P. 734 - 741.(WoS, Scopus). Лазебная И.В., Перчун А.В., Лхасаранов Б.Б., Лазебный О.Е., Столповский Ю.А. Генетическая изменчивость бурятской и алтайской пород крупного рогатого скота, оцененная на основе анализа полиморфизма генов *gh1*, *ghr* и *prl*//Вавиловский журнал генетики и селекции. - 2018. - Т. 22, - N. 6. - С. 734 - 741. DOI: 10.18699/VJ18.417. (РИНЦ).

55. Rogers H.H., Griffiths-Jones S. Mitochondrial pseudogenes in the nuclear genomes of *Drosophila*//PLoS One. - 2012. - Vol. 7, No. 3. e32593.
56. Андрианов Б.В., Романов Д.А., Горелова Т.В., Сорокина С.Ю., Захаров-Гезехус И.А. Перенос митохондриальной ДНК в ядерный геном клеток пересеваемой клеточной линии *Drosophila virilis*//Генетика. - 2013. - Т. 49, - N 6. - С. 788 - 792.
57. Андрианов Б.В., Сорокина С.Ю., Мюге Н.С., Резник Н.Л. Митрофанов В.Г. Популяционная динамика митохондриального полиморфизма в природной популяции *Drosophila littoralis*//Генетика. - 2008. - Т. 44, - N 2. - С. 195 - 201.
58. Mirol P.M., Schäfer M.A., Orsini L., Routtu J., Schlötterer C., Hoikkala A., Butlin R.K. Phylogeographic patterns in *Drosophila montana*//Mol Ecol. - 2007. - Vol. 16. No. 5. P. 1085 - 1097.
59. Chekunova A.I., Sorokina S.Yu. , Sivoplyas E.A., Bakhtoyarov G.N., Barsukov M.I., Kulikov A.M. Structural rearrangements at the regulatory region of the *Dras1* gene in the evolutionary history of phylogenetically distant *Drosophila* species//V Moscow International Conference “Molecular Phylogenetics and Biodiversity Biobanking MOLPHY-5”. August 25-28, - 2018, Contributions to the V Moscow International Conference “Molecular Phylogenetics and Biodiversity Biobanking MOLPHY-5”. August 25 - 28, Eds. A. Troitsky and Russin-Moscow Torus Press. - 2018, P. 70, ISBN 978-5-94588-234-8

## ПУБЛИКАЦИИ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ТЕМЫ

### \*отчетные публикации по Государственному заданию 0108-2018-0015

#### Публикации в журналах

**1\*Белкина Е.Г.,** Веденина В.Ю., **Сорокина С.Ю., Лазебный О.Е.** Анализ поведения ухаживания у трех видов-близнецов из группы *Drosophila virilis* (DIPTERA, DROSOPHILIDAE)//Зоологический журнал. - 2018, - Т. 97, N 12, - С. 1498 - 1512. DOI: 10.1134/S0044513418120048. (РИНЦ, SCOPUS)

2. Горностаев Н.Г., Куликов А.М. Новые сведения по фауне мух-дрозофилид (Diptera, *Drosophilidae*) севера Карелии//Евразийский энтомолог. журнал. - 2018. - Т. 17, N2. - С. 100 - 102. DOI: 10.15298/euroasentj.17.2.04. (РИНЦ)

**3\*. Gornostaev N.G.** An annotated list of the drosophilid flies (Diptera: *Drosophilidae*) of Chukotka//Far Eastern Entomologist. - 2018. No. 368. P. 16 - 19. DOI: 10.25221/fee.368.3. (РИНЦ, Scopus)

4. **\*Gornostaev N.G., Kulikov A.M., Sorokina S.Yu.,** Tyukmaeva V.I. Review of the drosophilid flies (Diptera: *Drosophilidae*) of Kamchatka//Far Eastern Entomologist. - 2018. No. 359. P. 16 - 20. DOI: 10.25221/fee.359.4. (РИНЦ, Scopus)

5. Карякин И.В., Николенко Э.Г., Зиневич Л.С., Пуликова Г.И. Степной орёл Карагандинской области, Казахстан//Пернатые хищники и их охрана. - 2018. – N 35. - С. 219 - 251. DOI: 10.19074/1814-8654-2017-35-219-251. (РИНЦ)

6. Карякин И.В., Зиневич Л.С., Рожкова Д.Н., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Сарычев Е.И., Бёме И.Р. Первые результаты проекта по восстановлению генетического разнообразия популяций балобана в Алтае-Саянском регионе, Россия//Пернатые хищники и их охрана. - 2018. - N 35. - С. 176-192. DOI: 10.19074/1814-8654-2017-35-176-192. (РИНЦ)

7. Карякин И.В., Зиневич Л.С., Шнайдер Е.П. Возможно ли морфометрическое определение пола птенцов степных орлов из западных и восточных популяций вида?//Пернатые хищники и их охрана. - 2018. - N 35. - С. 194 - 218. DOI: 10.19074/1814-8654-2017-35-194-218. (РИНЦ)

8. Lazebnaya I.V., Perchun A.V., Lhasaranov B.B., Lazebny O.E., Stolpovskiy Y.A. Analysis of *GHI*, *GHR* and *PRL* gene polymorphisms for estimation of the genetic diversity of Buryat and Altai cattle breeds//Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii. - 2018. - Vol. 22, No. 6. P. 734 - 741. (WoS, Scopus). Лазебная И.В., Перчун А.В., Лхасаранов Б.Б., Лазебный О.Е., Столповский Ю.А. Генетическая изменчивость бурятской и алтайской пород крупного

рогатого скота, оцененная на основе анализа полиморфизма генов *gh1*, *ghr* и *prl*//Вавиловский журнал генетики и селекции. - 2018. - Т. 22, - N 6. - С. 734 - 741. DOI: 10.18699/VJ18.417. (РИНЦ).

#### Публикации в материалах конференций

1. Зиневич Л.С., Карякин И.В., Николенко Э.Г., Щепетов Д.М., Девятко Т.Н., Пуликова Г.И., Витер С.Г., Сорокина С.Ю. Генетическое разнообразие и популяционно-подвидовая структура степного орла//Тезисы докладов Первого Всероссийского Орнитологического Конгресса, г. Тверь, 29 января - 4 февраля 2018 г. – Тверь, Тезисы - 2018. - С. 119 - 120. (тезисы, устный доклад Зиневич Л.С.)

2. Карякин И.В., Зиневич Л.С., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Сарычев Е.И., Беме И.Р. Первые результаты реинтродукции балобанов «алтайского» фенотипа в Алтае-Саянском регионе//Материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 25-летию Союза охраны птиц России, г. Москва, 10 - 11 февраля 2018 г. Отв. ред. А.В. Салтыков. - М.-Махачкала, - 2018. - С. 48 - 52. (тезисы, устный доклад Зиневич Л.С.)

3. Зиневич Л.С., Рожкова Д.Н., Карякин И.В., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Сарычев Е.И., Беме И.Р. Молекулярно-генетические методы для поддержки проектов по реинтродукции на примере проекта по восстановлению алтайского балобана в Алтае-Саянском регионе//Всероссийская научно-практическая конференция, посвященная 25-летию Союза охраны птиц России, г. Москва, 10-11 февраля 2018 г. Сборник материалов. Отв. ред. А.В. Салтыков. – М.-Махачкала, - 2018. - С. 34 - 38. (тезисы, устный доклад Рожковой Д.Н.)

4. L. Zinevich, E. Nikolenko, D. Rozhkova, E. Shnayder, E. Sarychev, I. Karyakin. The Altai saker origins study and reintroduction project – preliminary results and perspectives//IEOC\_2018. VI International Eurasian Ornithology Congress Abstract Book, 23-27 April 2018, Heidelberg, Germany. - 2018. P. 37. (тезисы, устный доклад Зиневич Л.С.)

5. Рожкова Д.Н. Исследование происхождения «алтайского сокола» молекулярно-генетическими методами//Материалы Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2018»./Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. [Электронный ресурс] — М.: МАКС Пресс, - 2018. (тезисы, устный доклад Рожковой Д.Н.)

6. Рожкова Д. Н., Зиневич Л. С., Николенко Э. Г., Редькин А. Я., Тамбовцева В. Г, Шнайдер Е. П., Щепетов Д. М., Карякин И. В. Молекулярно-генетическое сопровождение

проекта по восстановлению популяции сокола балобана в Алтае-Саянском регионе//Материалы Международного научно-практического семинара «Молекулярно-генетический анализ в исследованиях хищных птиц: фундаментальные и прикладные аспекты», 9 сентября 2018 г., Парк-отель «Озеро Ая», пос. Катунь, Алтайский край, Россия. Пернатые хищники и их охрана. - 2018. Спецвыпуск - N 1. - С. 225 - 227. (тезисы, устный доклад Рожковой Д.Н.)

7. Куликов А.М. Применение молекулярно-генетических маркеров эволюционных популяционных исследованиях орнитофауны//Материалы Международного научно-практического семинара «Молекулярно-генетический анализ в исследованиях хищных птиц: фундаментальные и прикладные аспекты», 9 сентября 2018 г., Парк-отель «Озеро Ая», пос. Катунь, Алтайский край, Россия. Пернатые хищники и их охрана. - 2018. Спецвыпуск - N 1. - С. 202 - 205. (тезисы, устный доклад Куликова А.М.)

8. Зиневич Л.С., Бекмансуров Р.Х., Николенко Э.Г., Витер С.Г., Коваленко А.В., Тамбовцева В.Г., Карякин И.В. Популяционная структура орла-могильника на территории бывшего СССР: предварительные результаты//Материалы Международного научно-практического семинара «Молекулярно-генетический анализ в исследованиях хищных птиц: фундаментальные и прикладные аспекты», 9 сентября 2018 г., Парк-отель «Озеро Ая», пос. Катунь, Алтайский край, Россия. Пернатые хищники и их охрана. - 2018. Спецвыпуск - N 1. - С. 211 - 213. (тезисы, устный доклад Зиневич Л.С.)

9. Рожкова Д.Н., Зиневич Л.С., Д.М. Щепетов, Э.Г. Николенко, И.В. Карякин. Современное генетическое и фенотипическое разнообразие балобана (*Falco cherrug*) в Алтае-Саянском регионе//Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской конференции, посвящённой 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева. Москва: Т-во научных изданий КМК. - 2018. - С. 311 - 317. (тезисы, стендовый доклад Рожковой Д.Н.)

10. Карякин И.В., Зиневич Л.С., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Сарычев Е.И., Бёме И.Р. Первый опыт реинтродукции алтайского балобана в Алтае-Саянском регионе//Сборник «Зоологические и паразитологические исследования в Казахстане и сопредельных странах». Посвящено 85-летию Института зоологии и 100-летию академика НАН РК Евгения Васильевича Гвоздева». - РГП «Институт зоологии» КН МОН РК, Казахстан, - 2018. - С. 197 - 201. (тезисы)

11. Зиневич Л. С., Рожкова Д. Н., Николенко Э. Г., Шнайдер Е. П., Карякин И. В. Определение пола и другие рутинные ПЦР-анализы в исследовании хищных

птиц//Материалы Международного научно-практического семинара «Молекулярно-генетический анализ в исследованиях хищных птиц: фундаментальные и прикладные аспекты», 9 сентября 2018 г., Парк-отель «Озеро Ая», пос. Катунь, Алтайский край, Россия. Пернатые хищники и их охрана. - 2018. Спецвыпуск - N 1. - С. 208 - 210. (тезисы)

12. Карякин И.В., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Хорват М., Проммер М., Юхаш Т., Бартошук К., Зиневич Л.С. Направление, характер и сроки миграции степных орлов из Волго-Уральского и Алтае-Саянского регионов (Россия) по данным GSM/GPS и ARGOS/GPS-телеметрии//Материалы II Международной научно-практической конференции «Орлы Палеарктики: изучение и охрана». 7-10 сентября 2018 г., Парк-отель «Озеро Ая», пос. Катунь, Алтайский край, Россия. Пернатые хищники и их охрана. - 2018. Спецвыпуск - N 1. - С. 96 - 99. (тезисы)

13. Карякин И.В., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Хорват М., Проммер М., Юхаш Т., Бартошук К., Зиневич Л.С. Направление, характер и сроки миграции орлов-могильников из Волго-Уральского региона и Русского Алтая (Россия) по данным GSM/GPS и ARGOS/GPS-телеметрии//Материалы II Международной научно-практической конференции «Орлы Палеарктики: изучение и охрана». 7-10 сентября 2018 г., Парк-отель «Озеро Ая», пос. Катунь, Алтайский край, Россия. Пернатые хищники и их охрана. - 2018. Спецвыпуск – N 1. - С. 140 - 143. (тезисы)

14. Chekunova A.I., Sorokina S.Yu., Sivoplyas E.A., Bakhtoyarov G.N., Barsukov M.I., Kulikov A.M. Structural rearrangements at the regulatory region of the *Dras1* gene in the evolutionary history of phylogenetically distant *Drosophila* species//V Moscow International Conference “Molecular Phylogenetics and Biodiversity Biobanking MOLPHY-5”. August 25-28, - 2018, Contributions to the V Moscow International Conference “Molecular Phylogenetics and Biodiversity Biobanking MOLPHY-5”. August 25 - 28, Eds. A. Troitsky and Russin-Moscow Torus Press. - 2018, P. 70, ISBN 978-5-94588-234-8

15. Лазебная И.В., Перчун А.В., Лазебный О.Е. Аллельное разнообразие гена главного комплекса гистосовместимости BOLA-DRB3 у крупного рогатого скота ряда российских пород//Международная научно-практическая конференция “Молекулярная диагностика 2018”, Минск, 27-28 сентября 2018 г., СБОРНИК ТРУДОВ под редакцией академика РАН В.И. Покровского Международная научно-практическая конференция «МОЛЕКУЛЯРНАЯ ДИАГНОСТИКА 2018» Минск, 27 - 28 сентября 2018 г. - Минск СтройМедиаПроект, ISBN 978-985-7091-99-7

16. Lazebnaya I.V., Lazebny O.E., Stolpovskiy Yu.A.. Distribution of *GHI*, *GHR*, and *PRL* gene polymorphisms in two Turano Mongolian cattle breeds from Russia, China, and Mongolia.//The V Moscow International Conference «Molecular Phylogenetics and Biodiversity Biobanking MolPhy-5», Moscow State University, 25-28 August, 2018 Molecular Phylogenetics: Contributions to the 5th Moscow International Conference «MOLECULAR PHYLOGENETICS AND BIODIVERSITY BIOBANKING» Moscow, Russia, August 25 - 28, 2018/ Eds. A. Troitsky and L. Rusin, TORUS PRESS Moscow, Russian Federation. 2018. - P. 47. DOI: 10.30826/MolPhy2018-51, ISBN 978-5-94588-234-8

Отчет утвержден Ученым советом ИБР РАН, протокол № 11 от 28 ноября 2018 г.