



**Форма направления реферативно-библиографических сведений  
о результатах научно-исследовательской, опытно-конструкторской и  
технологической работы**

**I. Сведения о НИОКТР**

Номер государственного учета НИОКТР

Дата постановки НИОКТР на учет

AAAA-A19-119103090059-6	30/10/2019
-------------------------	------------

Наименование НИОКТР

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

Руководитель НИОКТР

Фамилия, Инициалы

Ученая степень

Ученое звание

Куликов А.М.	Доктор биологических наук	Не указано
--------------	---------------------------	------------

**II. Сведения об отчете**

Номер государственного учета отчета

Дата постановки отчета на учет

AAAA-B20-220032090145-4	20/03/2020
-------------------------	------------

Наименование отчета

АНАЛИЗ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПРИ ВИДООБРАЗОВАНИИ НА ПРИМЕРЕ МОДЕЛЬНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ Программы Президиума РАН № 17 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России», раздел «Генофонды живой природы и их сохранение» (заключительный)
--

Тематическая(-ие) рубрика(-и)

Индекс УДК

34.23.29; 34.23.35; 34.23.41	575.16
------------------------------	--------

Коды международной классификации отраслей наук

01.06.HY; 01.06.HT
--------------------

Дата утверждения отчета

27/12/2019

Кол-во книг (томов)

1

Общее кол-во страниц

27

Номера книг (томов)/Кол-во страниц

1/27	2/0	3/0	4/0	5/0	6/0	7/0	8/0	9/0	10/0	11/0	12/0	13/0	14/0	15/0	16/0	17/0	18/0	19/0	20/0
------	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------

Приложений

0

Таблиц

2

Иллюстраций

3

Библиография

29

Публикаций по результатам НИОКТР

2

Руководитель организации-исполнителя

Фамилия, инициалы

Должность

СНИЛС

Подпись

Васильев А. В.	Директор	00133521977	
----------------	----------	-------------	--



Место для печати

ФГАНУ «Центр информационных технологий  
и систем органов исполнительной власти»  
Зарегистрировано в государственном  
информационном фонде неопубликованных  
документов

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

№ НИОКТР АААА-А19-119103090059-6

УТВЕРЖДАЮ  
Директор ИБР РАН  
Член-корреспондент РАН  
А.В. Васильев  
«27» декабря 2019 г.



ОТЧЕТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

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

Программы Президиума РАН № 17

«Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России»,  
Раздел «Генофонды живой природы и их сохранение»

(заключительный)

Руководитель темы: д.б.н., зав. лаб.

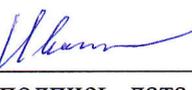
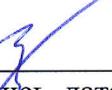
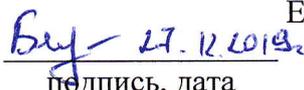
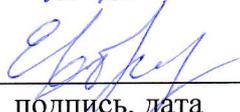


А.М. Куликов

подпись, дата  
27.12.2019

Москва, 2019

## СПИСОК ИСПОЛНИТЕЛЕЙ

<p>Руководитель, заведующий лабораторией, доктор биологических наук</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.19</p>	<p>А.М. Куликов</p>
<p>Исполнители: Старший научный сотрудник, кандидат биологических наук</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата</p>	<p>Н.Г. Горностаев</p>
<p>Ведущий научный сотрудник, кандидат биологических наук</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.2019</p>	<p>О.Е. Лазебный</p>
<p>Старший научный сотрудник, кандидат биологических наук</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.2019</p>	<p>С.Ю. Сорокина</p>
<p>Научный сотрудник, кандидат биологических наук</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.19</p>	<p>Л.С. Зиневич</p>
<p>Младший научный сотрудник</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.2019</p>	<p>А.В. Фокин</p>
<p>Младший научный сотрудник</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.2019</p>	<p>М.Ю. Иванков</p>
<p>Инженер-исследователь</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.2019</p>	<p>А.И. Чекунова</p>
<p>Старший лаборант</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.2019</p>	<p>Г.А. Зотова</p>
<p>Младший научный сотрудник</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.2019</p>	<p>Е.Г. Белкина</p>
<p>Старший лаборант</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.2019</p>	<p>Т.И. Иванова</p>
<p>Нормоконтроль, ведущий научный сотрудник, кандидат биологических наук</p>	 <hr style="width: 100%;"/> <p>подпись, дата 27.12.2019</p>	<p>Е.Б. Абрамова</p>

## РЕФЕРАТ

Отчет 27 с., 1 ч., 3 раздела, 2 таблицы, 3 рисунка, 29 источников, 2 отчетные публикации  
теме

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ, ЯДЕРНЫЕ  
МАРКЕРЫ, МИТОХОНДРИАЛЬНЫЕ МАРКЕРЫ, ПРЕЗИГОТИЧЕСКИЕ  
ИЗОЛЯЦИОННЫЕ БАРЬЕРЫ, ДРОЗОФИЛИДЫ, ПЕРНАТЫЕ ХИЩНИКИ, ГАПЛОТИП.

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

Симпатрическое видообразование требует быстрого формирования изолирующих барьеров между дивергирующими популяциями. Форма копулятивного аппарата самцов играет существенную роль в эффективности копуляции при межвидовых скрещиваниях. Морфологические различия полового аппарата родственных видов приводят к сокращению времени копуляции и неполноценному осеменению. При этом асимметричность успеха самцов родственных видов в реципрокных межвидовых скрещиваниях предполагает существенную роль половых хромосом в отборе по признакам, связанным с презиготическими изолирующими барьерами. Работа отчетного 2019 года была посвящена анализу роли половых хромосом в формировании морфологических различий фаллоса близкородственных видов дрозофил группы *virilis* – *D.virilis* и *D.lummei*. Полученные результаты подтверждают значимое влияние эпистатических взаимодействий половых хромосом и аутосом, а также эпигенетических эффектов происхождения отца из межвидового скрещивания на доминирование видоспецифических признаков формы копулятивного аппарата самца *D.virilis*.

Завершено и опубликовано исследование следов интрогрессий геномов родственных видов, связанных с межвидовой гибридизацией на ранних этапах дивергенции видов.

Продолжается анализ популяционной структуре крупных пернатых хищников родов *Aquila* и *Falco* относящихся к охраняемым видам России. Показано отсутствие генетической подразделенности популяций степного орла на всем ареале обитания, и снижение равновесия в популяционных группировках по отдельным микросателлитным локусам. Это может быть связано с усилением давления антропогенных факторов на природные популяции данного вида. Анализ полногеномной изменчивости кречетов, балобанов из западной (Паннонской) и восточной (Алтае-Саянской) популяций показал, что дистанция между западными и восточными балобанами значительно выше, чем между восточным балобаном и кречетом. Полученные нами предварительные данные ставят вопрос о таксономической ревизии группы видов *Hierofalco*.

Продолжается уточнению фауны дрозофилид в малоизученных регионах России. В 2019 г. опубликованы данные по составу фауны дрозофилид Восточной Сибири.

В ходе выполнения НИР решаются как прикладные, так и фундаментальные научные задачи, связанные с анализом видового и популяционного разнообразия и механизмов видообразования.

## СОДЕРЖАНИЕ

ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	6
ВВЕДЕНИЕ.....	7
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ ОТЧЕТА О НИР.....	10
1. Генетическое разнообразие природных популяций оседлых и мигрирующих видов хищных птиц в условиях антропогенного прессинга.....	15
2. Механизмы презиготиической изоляции между близнецовыми видами.....	18
3. Биоразнообразие видов дрозофилид России.....	21
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	22
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	23
СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ.....	25

## ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ

В настоящем отчете о НИР применяют следующие сокращения и обозначения:

RAD-seq - Restriction site Associated DNA Sequencing

МП – морфометрический параметр

ИМП – Индекс морфометрического параметра

PermANOVA - перестановочный дисперсионный анализ

ГИС-анализ (геоинформационная система) - Пространственный анализ геоданных

RDA (redundancy analysis) – метод анализ избыточности

MSCI - Meiotic Sex Chromosome Inactivation

MSUC (meiotic silencing of unpaired chromatin) – мейотическое молчание несинхронизированного хроматина

BOLD-фрагмент (Barcode of life database) – фрагмент гена *cox1*, используемый для ДНК-штрихкодирования.

## ВВЕДЕНИЕ

В отчетном 2019 году продолжались исследования микроэволюционных процессов в природных популяциях крупных хищных птиц, представителей родов *Aquila* и *Falco*, генетических основ формирования презиготических изолирующих барьеров в экспериментах с межвидовыми гибридами дрозофил группы *virilis*, видового разнообразия дрозофилид Восточной Сибири. В сотрудничестве с лабораторией микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ РАН проведен анализ поведения при мейозе у прыткой ящерицы *Zootoca vivipara* полиморфной W-хромосомы, играющей значительную роль в формо- и видообразовании.

### **Направление 1. Микроэволюционные процессы в популяциях крупных хищных птиц.**

Среди видов дневных хищных птиц, обитающих на территории Российской Федерации, многие являются редкими и угрожаемыми, а также особо ценными: степной орел (*Aquila nipalensis*) в 2015 году признан критически угрожаемым [1], [2], 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). Несмотря на рост интереса мирового научного сообщества к исследованиям процессов видообразования у птиц, природные популяции дневных и ночных пернатых хищников на территории РФ и стран бывшего СНГ остаются практически не исследованными методами молекулярной генетики.

Многие виды хищных птиц способны к межвидовой гибридизации, которая усиливается при сокращении численности популяций [3]. 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. Работы, проводимые за отчетный период 2019 г., были посвящены уточнению генетической структуры популяций изучаемых видов и оценок их таксономического статуса.

## **Направление 2. Механизмы презиготической изоляции между близнецовыми видами.**

Презиготические изолирующие барьеры являются одним из важнейших механизмов репродуктивной изоляции, предотвращающим гибридизацию близкородственных видов и обмен генами между ними в местах естественного обитания. Действие отбора на изменчивость половых хромосом при формировании пре- и постзиготической изоляции различается. Обязательная для формирования несовместимости фиксация новых аллелей предполагает действие только положительного отбора. При этом отбор по признакам постзиготической несовместимости не осуществляется непосредственно, а опосредован функциональной принадлежностью гена к признакам жизнеспособности и фертильности. Половые хромосомы обогащены генами, обладающими антагонистической экспрессией по полу [4], [5], и чаще могут выступать в качестве мишени для отбора по дифференциально экспрессирующимся признакам. В случае постзиготической изоляции мишенями выступают гены, связанные с гаметогенезом, при презиготической изоляции – с брачным поведением. У видов с XY-определением пола X-хромосома подвержена демаскулинизации [5] [6], тогда как постзиготические механизмы изоляции чаще реализуются у самцов, в соответствии с правилом Холдейна. Участие X-хромосомы в формировании презиготической изоляции под действием отбора в значительной степени зависит от гендерной принадлежности признака. Учитывая демаскулинизацию X-хромосомы и прямое действие положительного отбора, ее изменчивость в основном ограничена признаками избирательности самок [7]. Вместе с тем, демаскулинизация X-хромосомы не абсолютна, а ее гемизиготное состояние у самцов существенно усиливает действие отбора [8], [9] и не исключает накопления аллелей, связанных со специфическими характеристиками брачного поведения самца. Асимметричность успеха самцов родственных видов в реципрокных межвидовых скрещиваниях [10], [11], [12] формально напоминает эффект правила Холдейна, но в отличие от него реализуется непосредственно при выборе партнеров родственных видов, на основе накопленных различий в их геномах. Система контроля формы половых органов самцов, являющейся структурой, наиболее быстро эволюционирующей среди всех морфологических признаков, является мишенью полового отбора [13]. Насколько подтверждается участие X-хромосомы и аутосом в формировании видоспецифических признаков формы копулятивного аппарата у других групп видов, играет ли Y-хромосома роль в наследовании этих признаков? В настоящей работе мы с использованием межвидовых скрещиваний *D. virilis* × *D. lummei* и возвратных скрещиваний гибридных самцов первого поколения с самками *D. virilis* оценили вклад

половых хромосом и общий вклад аутосом в определение степени доминирования фенотипов *D. virilis* и *D. lummei* по признакам формы копулятивного аппарата самцов.

### **Направление 3. Биоразнообразие видов дрозофилид России.**

Продолжается работа по оценке видового разнообразия дрозофилид в малоизученных регионах России. В отчетном году опубликованы данные по фауне дрозофилид Восточной Сибири - Восточных и Западных Саян (Тува). Актуальность темы связана с заметными изменениями климатических условий в данных регионах в последние годы и сопровождающими их изменениями видового состава дрозофилид, которые являются модельной группой. Представляет интерес проникновение новых видов, типичных для умеренного климата, в новые географические регионы, недоступные им ранее, временные и количественные характеристики этого процесса.

Исследование следов интрогрессий геномов родственных видов, связанных с межвидовой гибридизацией на ранних этапах дивергенции видов, проведено на локусах Y-хромосомы и митохондриального генома дрозофил группы *virilis*.

## ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

### Материалы и методы

**Направление 1.** Для 276 образцов степного орла, 130 образцов орла могильника и 3 образцов предполагаемых гибридов этих видов проведен генетический анализ по полиморфным фрагментам D-петли митохондриального генома и по 9 микросателлитным локусам ядерного генома.

Выделение ДНК из мезенхимной пульпы пера [14] проводили с помощью коммерческого набора Diatome (Россия) DNA Prep200 Kit по протоколу производителя с некоторыми модификациями.

Подбор специфических праймеров на выбранные участки генома проводили с помощью программы PrimerSelect из программного пакета LaserGene (DNASTar, США). Смеси для ПЦР приготавливали согласно протоколу производителя (Encyclo Plus PCR kit (Евроген, Россия)). Секвенирование по Сэнгеру проводили с помощью реактивов BigDye 3.1 на приборе ABI 3500 (Applied Biosystems, США). Подбор специфических праймеров и обработку результатов секвенирования проводили с помощью программного пакета Lasergene (DNASTAR, США). Поиск полиморфных сайтов проводили с помощью программных пакетов Mega 5.2 (MEGA, США). Для проведения фрагментного анализа по микросателлитам использовали ранее опубликованный набор праймеров [15].

В сотрудничестве с Университетом Дебрецена (Венгрия) проведен анализ полногеномной изменчивости в 20 образцах балобанов из западной (Паннонской) и 18 из восточной (Алтае-Саянской) популяций, включая 3 образца от птиц «алтайского» фенотипа, а также двух кречетов, происходящих из Чукотско-Камчатской популяционной группировки методом RAD-seq.

**Направление 2.** Для скрещиваний использованы линии из коллекции дрозофил ИБР РАН: *D. lummei* 200 (Москва, Серебряный бор), и *D. virilis* 160 с рецессивными маркерами по аутосомам: хромосома 2 – *broken* (b), хромосома 3 – *gapped* (gp), хромосома 4 – *cardinal* (cd), хромосома 5 – *peach* (pe), хромосома 6 – *glossy* (gl). Гибридные самцы F<sub>1</sub> получены из скрещивания – самка *D. virilis* на самца *D. lummei*, и реципрокного скрещивания – самка *D. lummei* на самца *D. virilis*. Также получены самцы F<sub>b</sub> из возвратного скрещивания гибридных самцов с самками *D. virilis*. Из возвратных скрещиваний для дальнейшего анализа были отобраны самцы, имеющие полностью гетерозиготный генотип по аутосомам и полностью гомозиготный генотип.

Для анализа было изготовлено 14 препаратов от самцов *D. lummei*, 13 препаратов от самцов *D. virilis*, 25 препаратов от самцов F<sub>1</sub> из скрещивания ♂*D. lummei* × ♀*D. virilis*, 31

препарат от самцов  $F_1$  из скрещивания ♂ *D. virilis* × ♀ *D. lummei*, 10 препаратов от самцов  $F_b$  с генотипом  $X_{Vi} Y_{Vi}, A_{Vi} A_{Lu}$ , 28 препаратов от самцов  $F_b$  с генотипом  $X_{Vi} Y_{Lu}, A_{Vi} A_{Lu}$ ; 5 препаратов от самцов  $F_b$  с генотипом  $X_{Vi} Y_{Vi}, A_{Vi} A_{Vi}$ ; 10 препаратов от самцов  $F_b$  с генотипом  $X_{Vi} Y_{Lu}, A_{Vi} A_{Vi}$ ; всего 136 препаратов.

Морфометрический анализ проводили по фотографиям препаратов, сделанным в режиме сканирования на электронном микроскопе Jen-100С при ускоряющем напряжении 40 кV и аппаратном увеличении от 300 до 500. Изображение сагиттальной проекции фаллоса было условно разделено на 4 области: тело фаллоса, лепестки гонитов, аподема и шип (соок). На изображение наносили координатную сетку, в качестве исходной лэндмарки использовали условную точку соединения трех областей – фаллической части, гонитов и аподемы (центральная точка). Расстояния между точками пересечения линий координатной сетки друг с другом и с контуром изображения определяли величину анализируемых промеров (в дальнейшем МП – морфометрический параметр). Для исключения фактора размерности органа использовали индексы МП (в дальнейшем ИМП, или признаки), в соответствии с методом, используемым ранее при оценке меж- и внутривидовой изменчивости половых органов у дрозофил группы *virilis*. Краткие описания полученных признаков приведены в таблице 1.

Таблица 1 - Морфометрические характеристики промеров

МП	Морфометрические характеристики промера
1	Длина эдеагуса до основания шипа
2	Максимальная длина эдеагуса
3	Длина шипа
4	Расстояние от оси МП1 до нижней линии проекции на расстоянии 93,75% длины оси МП1 от точки 1
5	Высота эдеагуса на расстоянии 93,75% длины оси МП1 от точки 1
6	Расстояние от оси МП1 до нижней линии проекции на расстоянии 75% длины оси МП1 от точки 1
7	Высота эдеагуса на расстоянии 75% длины оси МП1 от точки 1
8	Расстояние от оси МП1 до нижней линии проекции на расстоянии 50% длины оси МП1 от точки 1
9	Высота эдеагуса на расстоянии 50% длины оси МП1 от точки 1
10	Высота эдеагуса на расстоянии 25% длины оси МП1 от точки 1
11	Расстояние от оси МП1 до нижней линии проекции на расстоянии 25% длины оси МП1 от точки 1
12	Высота эдеагуса у основания
13	Максимальное расстояние от оси МП1 до верхней линии контура
14	Расстояние от основания эдеагуса до проекции «вершины» контура
15	Расстояние от оси МП1 до точки «перелома» линии контура
16	Расстояние до точки 1 проекции точки «перелома» линии контура

	на оси МП1
17	Расстояние от оси МП1 до нижней точки контура эдеагуса
18	Расстояние до точки 1 проекции на ось МП1 нижней точки контура эдеагуса
19	Расстояние от проекции на ось МП1 точки наибольшего подъема вентральной части контура эдеагуса до точки 1
20	Расстояние от оси МП1 до точки наибольшего подъема вентральной части контура эдеагуса
21	Ширина гонита у основания
22	Глубина изгиба вентральной части парамера
23	Расстояние от оси МП1 до линии контура парамера у основания
24	Длина парамера в области вентрального изгиба
25	Длина парамера в средней части, соответствующей ½ длины МП23
26	Расстояние от точки, маркирующей ½ длины МП23, до контура базальной части парамера (характеристика угла изгиба парамера)
27	Высота парамера в средней части, соответствующей ½ длины МП26
28	Длина аподемы
29	Ширина аподемы на расстоянии 25% длины оси МП28 от точки 1
30	Показатель изгиба аподемы (25% длины оси МП28 от точки 1)
31	Ширина аподемы на расстоянии 50% длины оси МП28 от точки 1
32	Показатель изгиба аподемы (50% длины оси МП28 от точки 1)
33	Ширина аподемы на расстоянии 75% длины оси МП28 от точки 1
34	Показатель изгиба аподемы (75% длины оси МП28 от точки 1)

Номера ИМП соответствуют номерам МП, начиная с № 2.

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программы IBM SPSS Statistics версия 23 и среде статистического анализа R 3.3 с использованием пакетов «vegan», «lmPerm», «psych» и «gcompanion». Значимость различий определяли с помощью многофакторного дисперсионного анализа (multivariate ANOVA), выявление групп, характеризующихся однородной изменчивостью по каждому признаку проводили с использованием апостериорных сравнений: Gabriel test and Tukey's HSD test.

Оценку влияния на признаки половых хромосом, аутомом, генотипа отца и взаимодействия этих факторов определяли на выборках, включающих образцы от родительских видов, F1 и Fb, как гомозиготных, так и гетерозиготных по набору аутомом. В качестве модели использовали линейную комбинацию взвешенных генетических факторов. Формальная модель имеет вид:

$$X_{ij} = \mu + A_1 E^{X\_Y(epist)} + A_2 E^{AUT(add)} + A_3 E^{AUT(add)\_P+Y\_P} + A_4 E^{X \rightarrow AUT(rec.epist)+Y \rightarrow AUT(rec.epist)} + A_5 E^{Y \rightarrow AUT(dom.epist)+Y} + A_6 E^{X\_P+AUT(dom)\_P} + A_7 E^{X \rightarrow AUT(dom.epist) + X+AUT(dom)} + \varepsilon$$

где  $X_{ij}$  – значение признака у образца данного генотипа,  $\mu$  – среднее,  $\varepsilon$  – неучтенная изменчивость,  $A_n$  – веса или индикаторные переменные, соответствующие коэффициентам

регрессии  $E^n$ ,  $n$  – генетические факторы и их сочетания:  $X$  и  $Y$  – независимый эффект соответствующих половых хромосом,  $AUT(add)$  – аддитивный эффект рецессивных аллелей аутосом,  $AUT(dom)$  – доминантный эффект аутосом. Учитывали также попарные взаимодействия анализируемых факторов:  $X\_Y(epist)$  – эпистатический эффект взаимодействия  $X$  и  $Y$ -хромосом,  $AUT(add)$  (или  $AUT(dom)$ ) $\_P$  – эпигенетический эффект влияния генотипа самца-родителя на аддитивный или доминантный эффект аутосом,  $Y(или X) \rightarrow AUT(rec.epist)$  – эпистатический эффект  $Y$  или  $X$  хромосомы на рецессивные аллели аутосом,  $Y(или X) \rightarrow AUT(dom.epist)$  – эпистатический эффект  $Y$  или  $X$  хромосомы на доминантные аллели аутосом,  $X\_P$  – эпигенетический эффект влияния генотипа самца-родителя на эффект  $X$ -хромосомы. Знак “+” обозначает сочетание указанных эффектов. Самостоятельное влияние на анализируемые признаки генотипа самца-родителя не рассматривали, учитывая ожидаемое проявление эпигенетических эффектов только в сочетании данного фактора с генотипом потомства. Генетические факторы рассматривались нами как категориальные переменные; для определения их значимости использовался перестановочный дисперсионный анализ (PermANOVA). Апостериорные сравнения проводились также перестановочным тестом, множественные сравнения корректировались поправкой Бонферрони. Максимальное число итераций 100000, пороговый уровень значимости 0.05.

Сочетание нескольких эффектов в составе общей переменной обусловлено неполным дизайном возможных сочетаний факторов и коллинеарностью некоторых векторов, определяющих индикаторные переменные  $A_n$ . При объединении нескольких эффектов в составе общего эффекта значения соответствующих векторов суммировались. Возвратные скрещивания в направлении восстановления генотипа *D. virilis* предполагают оценку влияния хромосом *D. virilis* на итоговый фенотип. Поэтому при определении значений индикаторных переменных принимали для  $X$ ,  $Y$ -хромосом и доминантного эффекта аутосом значения 1 для генотипа *D. virilis* и 0 – для *D. lummei*, и для аддитивного эффекта аутосом значения 1 для гомозиготы по хромосомам *D. virilis*, 0 – для гетерозиготы и -1 – для гомозиготы по хромосомам *D. lummei*. Принимая во внимание возможные нарушения сперматогенеза и последующую эпигенетическую разметку хромосом у межвидовых гибридов, для фактора «генотип отца» значения индикаторных переменных принимали значения 1 для гомозиготных родительских самцов родительских видов и 0 для гетерозиготных самцов от скрещивания  $F_1$ . Итоговая матрица значений векторов в зависимости от генотипа представлена в таблице 2.

Таблица 2. - Показатели индикаторных переменных коэффициентов регрессии наследственных факторов и их сочетаний на значения признаков.

Линии		D.lum.	D.vir.	F <sub>1</sub> X <sub>Lu</sub> Y <sub>Vi</sub>	F <sub>1</sub> X <sub>Vi</sub> Y <sub>Lu</sub>	F <sub>b</sub> X <sub>Vi</sub> Y <sub>Vi</sub> , Y <sub>Vi</sub> , A <sub>H</sub>	F <sub>b</sub> X <sub>Vi</sub> Y <sub>Vi</sub> , A <sub>Vi</sub>	F <sub>b</sub> X <sub>Vi</sub> Y <sub>Lu</sub> , A <sub>H</sub>	F <sub>b</sub> X <sub>Vi</sub> Y <sub>Lu</sub> , A <sub>Vi</sub>
Статус хромосом и Отца  Regressors	X	B	A	B	A	A	A	A	A
	Y	B	A	A	B	A	A	B	B
	AUT	B	A	H	H	H	A	H	A
	P	Lu	Vi	Vi	Lu	H	H	H	H
X_Y(epist)	A <sub>1</sub>	0	1	0	0	1	1	0	0
AUT(add)	A <sub>2</sub>	-1	1	0	0	0	1	0	1
AUT(add)_P+Y_P	A <sub>3</sub>	-1	2	1	0	0	0	0	0
Y→AUT(rec.epist)+ X→AUT(rec.epist)	A <sub>4</sub>	0	2	0	0	0	2	0	1
Y→AUT(dom.epist)+Y	A <sub>6</sub>	0	2	2	0	2	2	0	0
X_P+AUT(dom)_P	A <sub>5</sub>	0	2	1	2	0	0	0	0
X→AUT(dom.epist) +X+AUT(dom)	A <sub>7</sub>	0	3	1	3	3	3	3	3

A<sub>1-7</sub> – индикаторные переменные в соответствии с моделью (1). B – гемизигота по половым хромосомам или гомозигота по аутосомам *D. lummei*, A – гемизигота по половым хромосомам или гомозигота по аутосомам *D. virilis*, H – гетерозигота по аутосомам (AUT) *D. lummei/D. virilis*, и принадлежность отца (P) межвидовому гибриду, Lu, Vi – принадлежность отца родительскому виду *D. lummei* или *D. virilis*. Обозначения регрессоров: X\_Y(epist) - «эпистатическое влияние Y-хромосомы на X-хромосому»; AUT(add) - «независимый аддитивный эффект рецессивных аллелей аутосом», AUT(add)\_P+Y\_P - «эпигенетическое влияние гомозиготного отца на аддитивный эффект аутосом и на эффект Y-хромосомы», Y→AUT(rec.epist)+ X→AUT(rec.epist) - «эпистатическое влияние на рецессивные аллели аутосом обеих половых хромосом», Y→AUT(dom.epist)+Y - «аддитивный эффект аутосом и эффект Y-хромосомы», X\_P+AUT(dom)\_P - «эффекты эпигенетического влияния гомозиготного отца на X-хромосому и доминантные аллели аутосом», X→AUT(dom.epist) +X+AUT(dom) - «эффекты X-хромосомы, доминантных аллелей аутосом и их эпистатических взаимодействий».

## Результаты

### **1. Генетическое разнообразие природных популяций оседлых и мигрирующих видов хищных птиц в условиях антропогенного прессинга.**

Показано, что степной орел не имеет ни митохондриальных гаплогрупп, характерных для других видов пернатых хищников, ни генетической подразделенности по популяционным группировкам ( $K=1$ ). Значения генетических дистанций (GST по Хедрику) между популяционными группировками, выделенными по результатам ГИС-анализа [16] не превышают 0.047 для изолированных горных группировок - Западномонгольской и вымершей Северокавказской.

Таким образом, ареал степного орла не был подразделен на изолированные группировки во время ледниковых максимумов, и в настоящее время также не имеет ни подвидов, ни генетической изоляции популяционных группировок. Эти данные полностью совпадают с результатами последних исследований миграции степных орлов, которые показали, что молодые степные орлы не проявляют natalной филопатрии, характерной для сестринского вида – орла могильника, и способны кочевать по значительной части ареала, меняя место обитания, как минимум, до начала размножения в возрасте от 4 лет [17].

Анализ равновесия Харди-Вайнберга по 9 микросателлитным локусам для критически угрожаемого степного орла в 13 популяционных группировках показал, что при сохранении равновесия по всем исследованным локусам в общей выборке со всего ареала, даже самые крупные выборки из устойчивых ядер гнездовой популяции вида не стабильны хотя бы по одному локусу из 9. Таким образом, можно предположить, что хотя глобальная мировая популяция степного орла по-прежнему сохраняет достаточное разнообразие, снижение численности вида за последние 30 лет на 95% существенно отразилось на генетической стабильности популяционных группировок.

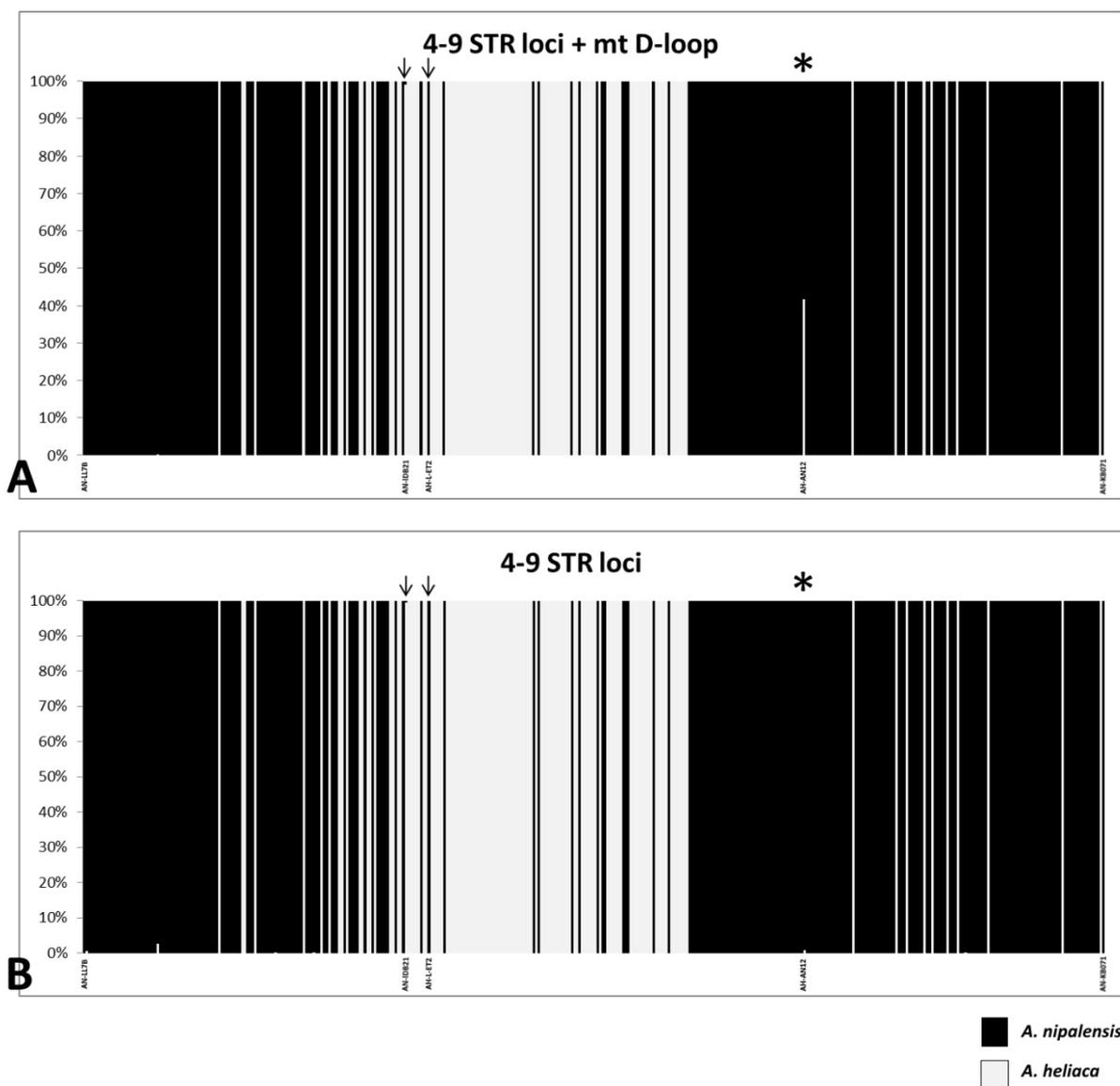


Рисунок 1. - Молекулярное подтверждение гибридного происхождения самки степного орла из Даурии (\* - AN-12). А – анализ по данным 9 микросателлитных локусов и митохондриальной ДНК. В – анализ по данным только 9 микросателлитных локусов.

Косвенным подтверждением нарушения генетической стабильности популяции степного орла можно также считать молекулярное подтверждение факта гибридизации степного орла с орлом могильником в Даурии (образец AN12, рисунок 1). Данная птица показала набор ядерных микросателлитов, характерный для степного орла, при наличии мт-ДНК орла могильника, то есть, является гибридом не первого поколения и свидетельствует о фертильности подобных межвидовых гибридов. Таким образом, выявлен факт интрогрессии митохондриального генома орла могильника в популяцию степного орла в Даурии. Этот процесс может также вносить дополнительную генетическую нестабильность в популяции степного орла.

Ни одно из существующих ядер гнездящейся популяции степного орла не является достаточно стабильным, чтобы восстановить генетическое разнообразие и численность вида, для сохранения его от краха популяции и вымирания необходимо принимать срочные меры для охраны по всему ареалу гнездования, миграции и зимовок.

Филогенетическая сеть, построенная по результатам RAD-seq анализа образцов балобанов и кречета, представлена на рисунке 2.

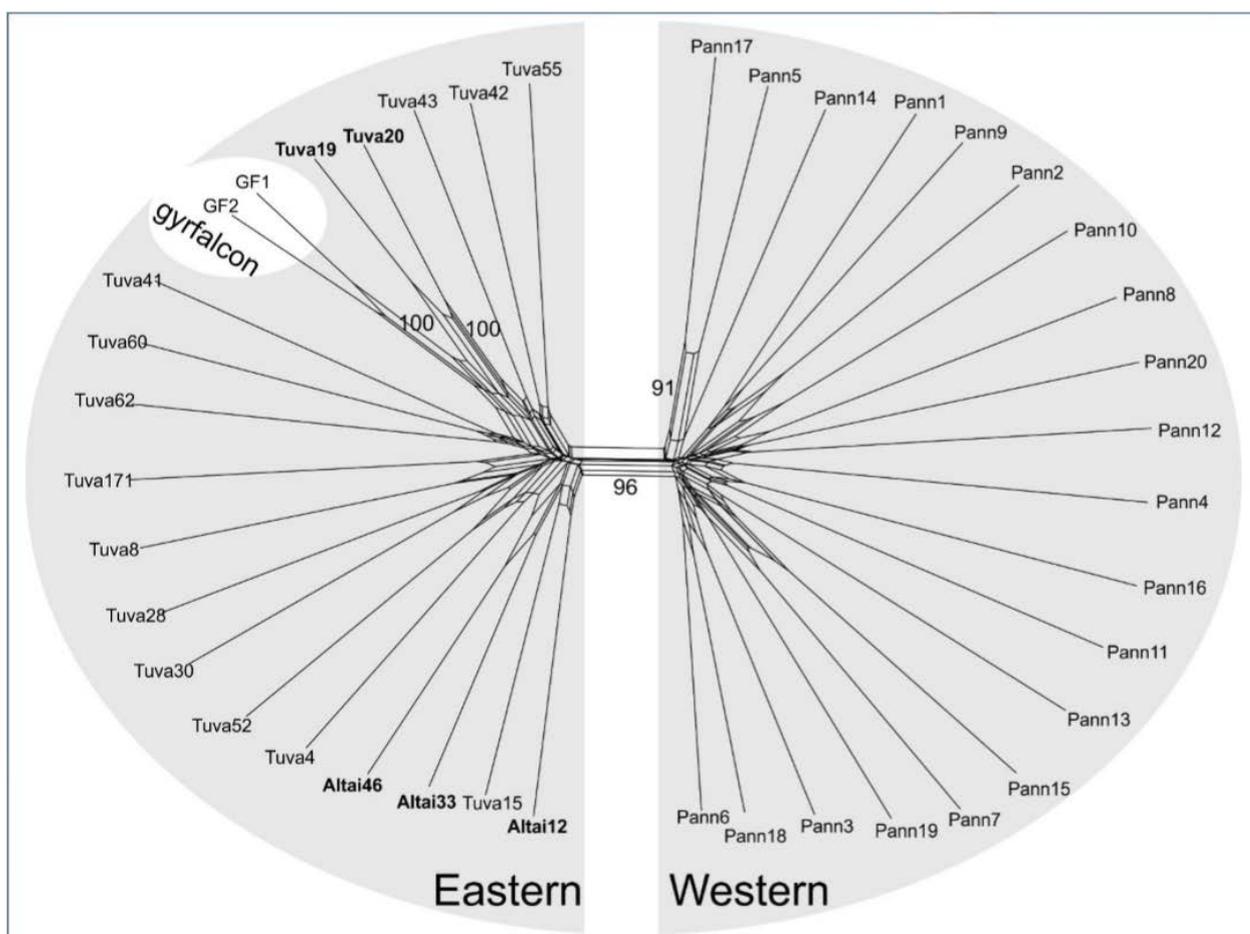


Рисунок 2. - Филогенетическая сеть Neighbor-Net (bootstrap=100), построенная по результатам RAD-seq анализа образцов балобанов из Паннонской (Pann) и Алтае-Саянской популяций (Tuv), а также балобанов «алтайского» фенотипа и кречетов (GF). Обозначены значения бутстреп-поддержки выделенных ветвей.

Дистанция между западными и восточными балобанами значительно выше, чем между восточным балобаном и кречетом. Эти данные подтверждают гипотезу происхождения кречета от восточного балобана в результате формирования пояса тайги 12-5 тыс. лет назад. Генетическое разнообразие западного и восточного балобана, оцененное по ожидаемой гетерозиготности по 9103 локусам, при этом довольно низко:  $H_e=0.16$  для Паннонской и  $H_e=0.17$  для Алтае-Саянской популяционных группировок, которые представляют собой довольно крупные ядра гнездящейся популяции балобана в Европе и в

России. Поскольку птицы «алтайского» фенотипа не выделяются в монофилетическую группу, «алтайского балобана» следует считать морфой восточного балобана.

Полученные нами предварительные данные ставят вопрос о таксономической ревизии группы видов *Hierofalco* в соответствии с результатами молекулярно-генетического исследования эволюции группы и о необходимости принятия специальных мер для охраны и восстановления численности отдельно западного и восточного балобанов.

## **2. Механизмы презиготической изоляции между близнецовыми видами**

Предварительный анализ взаимосвязи между набором переменных, определяющих значения выделенных факторных структур, и переменных, определяющих генотип, проведен методом RDA. Ординация генотипов и факторов в ходе анализа производится в пространстве, определяемом корреляциями между весами факторных структур, представленных взвешенными суммами весов признаков, и линейными комбинациями значений генотипов, характеризующих данную точку распределения признаков. При этом центры тяжести распределения генотипов совмещаются на графике с центрами тяжести распределения полученных факторных структур. На рисунке 3 видно, что двумерное пространство определяется ортогональной парой факторов ML3 – ML4 (X) и ML6, ML5 – ML2, ML7 (Y). Генотипы в двумерном факторном пространстве расположены следующим образом: +X: АААН, АВАН, +Y(-X): ВВВЛ, ААНН, -Y(-X): АВНЛ, ВАНV (аббревиатура генотипов в соответствии с указанной в табл. 2). Генотипы АВНН и АААV расположены в районе средних значений. Угол между векторами на данном графике, а также положением генотипов, пропорционален корреляции между ними. Следовательно, изменчивость по признакам самцов, гомозиготных по аутосомам из возвратных скрещиваний (X-хромосома *D. virilis*) положительно коррелирует со значениями фактора 3 и отрицательно – фактора 4. Это предполагает незначимое влияние на признаки, определяющие структуру данных факторов, Y-хромосомы. Вклад Y-хромосомы в соответствующие признаки несколько повышается у генотипов от возвратных скрещиваний, гетерозиготных по аутосомам, но он не сравним со вкладом этой хромосомы в данные признаки у остальных генотипов. Значения факторов 6 и 5 положительно коррелируют, а факторов 2 и 7 – отрицательно, с признаками самцов от F<sub>1</sub>, и наоборот – самцов *D. lummei* и самцов с обеими половыми хромосомами *D. virilis* от возвратного скрещивания. Очевидно, для признаков, входящих в соответствующие факторные структуры, принципиальную роль играют сочетания половых хромосом на фоне гетерозиготных или гомозиготных по генотипу *D. lummei* аутосом, а также признак происхождения отца.

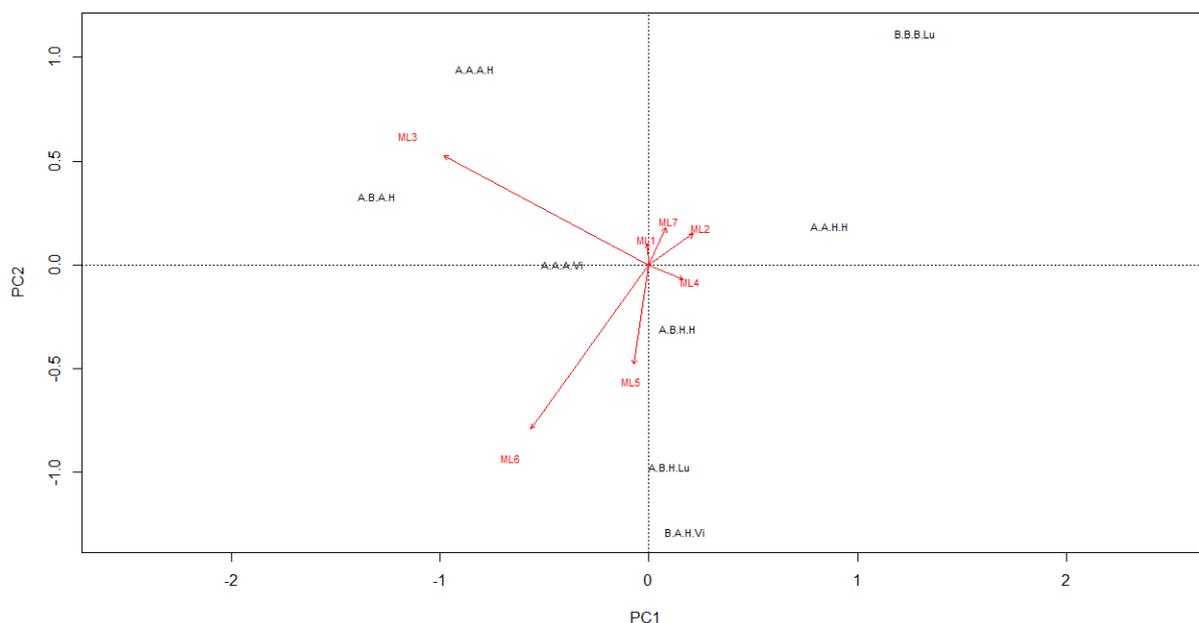


Рисунок 3. - RDA: взаимосвязь значений факторных структур и генотипов. ML1-7 – вектора изменчивости факторов 1-7, полученных методом максимального правдоподобия. Переменные (признаки), составляющие ось X в порядке убывания факторных нагрузок: IMP6 (0.922), IMP4 (0.769), IMP16 (0.732), *IMP11* (0.918), *IMP20* (0.729). Переменные (признаки), составляющие вторую ось Y: IMP35 (0.890), IMP15 (0.832) *IMP32* (1.039), *IMP34* (0.9), *IMP30* (0.843), *IMP17* (0.831), *IMP9* (0.739), *IMP7* (0.718). Курсивом выделены наименее значимые факторы, в скобках даны значения факторных нагрузок. Аббревиатура, обозначающая генотипы, соответствует указанной в табл. 2. Обозначения хромосом и генотипа отца приведены в последовательности: X-хромосома, Y-хромосома, аутосомы, происхождение отца.

Для определения влияния половых хромосом, аутосом и эффекта отца, а также взаимодействия этих факторов на фенотипические признаки, был проведен многомерный многофакторный дисперсионный анализ (factorial MANOVA). Значимым оказалось влияние всех четырех факторов по отдельности, а также взаимодействие факторов Y-хромосомы и аутосом. Для детального анализа силы и направленности влияния изучаемых наследственных факторов и их сочетаний была проведена апостериорная оценка вероятности формирования однородных групп изменчивости признаков в соответствии с приведенной регрессионной моделью. Результаты анализа показывают зависимость от наследственных факторов для большинства признаков. Можно утверждать, что эпистатические эффекты конспецифичных половых хромосом и взаимодействия Y-хромосомы и доминантных аллелей аутосом *D. virilis* оказывают положительное влияние на проявление фенотипа *D. virilis* соответствующих морфологических структур. Аддитивный эффект аутосом оказывает значимое влияние на доминирование фенотипа *D. virilis*, и в данной модели оценки изменчивости включает в свой состав доминантную компоненту, определяющую проявление одного из родительских фенотипов в зависимости от

анализируемого признака. Эпистатические эффекты половых хромосом *D. virilis* на рецессивные аллели конспецифичных аутосом оказывают значимое влияние на доминирование фенотипа *D. virilis*, и ведущую роль предположительно играет X-хромосома. Несмотря на то, что мы не можем дифференцировать эффекты доминантных аллелей аутосом и X-хромосомы, а также их взаимодействия, их совместное влияние на фенотип не вызывает сомнений. Подтверждается также влияние эффекта происхождения отца на действие X-хромосомы и доминантных аллелей аутосом на большинство эволюционно изменчивых признаков формы копулятивного аппарата.

Эпигенетические эффекты могут быть связаны с механизмом Meiotic Sex Chromosome Inactivation (MSCI), и в более широком понимании – мейотическим молчанием несинхронизированного хроматина (meiotic silencing of unpaired DNA, MSUC or MSUD) [18], [19], действие которого приводит к инактивации районов хромосом с нарушенным синапсисом во время мейоза, на стадии лептотены. Существование механизма MSCI и его существенная эволюционная роль в организации хромосом и формировании механизмов постзиготической изоляции неоднократно обсуждалась [18], [19], [20], [21]. У дрозофилы в норме этот эффект компенсируется повышенной транскрипционной активностью генов, сцепленных с X-хромосомой, за счет сверхпредставленности сильных промотеров на этой хромосоме [22], [23]. У гибридов от межвидовых скрещиваний формирование гетерохроматиновых блоков часто связано со стерильностью и гибелью гибридного потомства, при этом нарушения сегрегации хромосом в митозе наблюдаются у потомства во время эмбрионального развития [18], [24], [25]. Накопление межвидовых различий не может быть одномоментным, поэтому на ранних стадиях дивергенции видов такие различия могут проявляться как нарушения экспрессионной активности генов, приводящие к изменению выраженности признаков. Эпигенетические «подписи» хромосом сохраняются на постмейотических стадиях и могут наследоваться в ряду поколений [26], [27]. Хотя роль регуляции genome-wide epigenetic states часто связывают с Y-хромосомой [27], [28], [29], в данном случае мы отмечаем формальную роль статуса межвидового гибрида, приводящего к нарушению синапсиса дивергировавших хромосом, формированию и дальнейшему сохранению неканонических гетерохроматиновых участков с нарушенной экспрессионной активностью.

Таким образом, полученные оценки подтверждают значимое влияние эпистатических взаимодействий половых хромосом и аутосом, а также эпигенетических эффектов происхождения отца из межвидового скрещивания на доминирование видоспецифических признаков формы копулятивного аппарата самца *D. virilis*.

### 3. Биоразнообразие видов дрозофилид России.

Фауна дрозофилид, населяющих лесные и лесостепные биотопы Восточных и Западных Саян (Тува) представлена 29-ю видами из 7 родов мух-дрозофилид Тувы, из которых 25 видов впервые отмечаются для этого региона. Сравнение фауны дрозофилид Тувы и Алтая показывает значительное сходство видового состава дрозофилид из лесных станций данных регионов.

**Эволюционные последствия интрогрессии гетероспецифичных последовательностей генома.** Работа проведена совместно с лабораторией генетики насекомых ИОГЕН РАН (Зав. лаб. Горячева И.И.). Филогенетические реконструкции 11-и видов дрозофил группы *virilis* по фрагменту гена динеина Y-хромосомы и BOLD фрагменту митохондриального гена *cox1* показали как количественные (длины ветвей) так и качественные (топологические) различия полученных деревьев. Основные выводы, полученные из сопоставления этих реконструкций: (1) изменчивость BOLD фрагмента митохондриального гена *cox1* в два раза больше, чем изменчивость гена динеина, что согласуется с общепринятыми представлениями об ускоренном темпе накопления замен в митохондриальном геноме; (2) отмеченные топологические различия филогенетических деревьев связаны со следами межвидовой гибридизации по гену динеина *D. montana* и *D. ezoana* (показано для Камчатских линий *D. montana* и Японских линий *D. ezoana*) и со следами межвидовой гибридизации *D. montana* и *D. lacicola* в митохондриальном геноме.

Анализ поведения при мейозе у прыткой ящерицы *Zootoca vivipara* полиморфной W-хромосомы, играющей значительную роль в формо- и видообразовании, проведен в сотрудничестве с лабораторией микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ РАН и Зоологического Института РАН. Анализ показал возможность формирования бивалентов на стадии пахитены между W-хромосомой (гетероморфная половая хромосома, характерная для таксонов с гетерогаметным полом у самок) и одной из форм Z-хромосом (гомоморфная половая хромосома), либо присутствие всех 3-х половых хромосом у самки в унивалентной форме. Если дальнейшие исследования подтвердят выводы авторов, то возможны два альтернативных вывода: либо у самок прыткой ящерицы существует механизм выборочной миграции половых хромосом в формирующуюся яйцеклетку и полярные тельца, либо, при условии случайного расхождения половых хромосом, в потомстве должна наблюдаться значительная гибель эмбрионов с несбалансированным составом половых хромосом.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**Направление 1.** Показано отсутствие генетической подразделенности популяций степного орла на всем ареале обитания, и снижение равновесия в популяционных группировках по отдельным микросателлитным локусам, предположительно, в связи с усилением давления антропогенных факторов на природные популяции данного вида. Данные полногеномного анализа изменчивости кречетов, балобанов из западной (Паннонской) и восточной (Алтае-Саянской) популяций указывают на то, что дистанция между западными и восточными балобанами значительно выше, чем между восточным балобаном и кречетом.

**Направление 2.** Работа отчетного 2019 года была посвящена анализу роли половых хромосом в формировании морфологических различий фаллоса близкородственных видов дрозофил группы *virilis* – *D.virilis* и *D.lummei*. Полученные данные подтверждают значимое влияние эпистатических взаимодействий половых хромосом и аутосом, а также эпигенетических эффектов происхождения отца из межвидового скрещивания на доминирование видоспецифических признаков формы копулятивного аппарата самца *D.virilis*.

**Направление 3.** Продолжается уточнению фауны дрозофилид в малоизученных регионах России. В 2019 г. опубликованы данные по составу фауны дрозофилид Восточной Сибири. Выявлено значительное сходство по видовому составу с фауной дрозофилид Алтая.

Задачи, поставленные на 2019 г., выполнены полностью.

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. Ashpole J., Burfield I., Ieronymidou C., Pople R., Wheatley H., Wright L. *Aquila nipalensis* – Hodgson, 1833// BirdLife International. - 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)
2. 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 International. - 2015. URL: <http://www.birdlife.org/datazone/species/factsheet/22696038>
3. 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.
4. Gibson J.R., Chippindale A.K., Rice W.R. The X chromosome is a hot spot for sexually antagonistic fitness variation// Proc. Roy. Soc. Lond. B. - 2002. - Vol. 269, P. 499 - 505.
5. Johnson N.A., Lachance J. The genetics of sex chromosomes: evolution and implications for hybrid incompatibility// Ann N Y Acad Sci. - 2012. - Vol. 1256, E1–22.
6. Sturgill D., Zhang Y., Parisi M., Oliver B. Demasculinization of the X chromosome in the *Drosophila* genus// Nature. - 2007. - Vol. 450, P. 238 - 241.
7. Bailey R.I., Innocenti P., Morrow E.H., Friberg U., Qvarnstrom A. Female *Drosophila melanogaster* Gene Expression and Mate Choice: The X Chromosome Harbours Candidate Genes Underlying Sexual Isolation// PLoS ONE - 2011. - Vol. 6, No. 2. :e17358.
8. Haldane J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part 1// Trans. Camb Philo Soc. - 1924. - Vol. 23, P. 19 - 41.
9. Kirkpatrick M.K., Hall D.W. Male-biased mutation, sex linkage, and the rate of adaptive evolution// Evolution. - 2004. - Vol. 58, P. 437 - 440.
10. Throckmorton L. The *virilis* species group. In: Ashburner M., Carson H., Thompson J. (eds) The genetics and biology of *drosophila*. London: Academic Press. – 1982. - Vol. 3b, P. 227 - 296.
11. Markow T.A. Mating preferences are not predictive of the direction of evolution in experimental populations of *Drosophila*// Science. – 1981. - Vol. 213, No 4514. P. 1405 - 1407.
12. Eherman L., Wasserman M. The significance of asymmetrical sexual isolation. In: Evolutionary Biology, Eds.: Hecht M.K., Wallace B., Prance G.T., Plenum Publ. Corp., New York: Plenum Publ. Corp. – 1987. - Vol. 21, P. 1 - 20.

13. Eberhard W.G. Sexual selection and animal genitalia. Cambridge, MA: Harvard University Press. 1985. 244 pp.
14. Horvath 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.
15. Dawney N., McEwing R., Thorpe R.S., Ogden R. Preliminary data suggests genetic distinctiveness of gyr and saker falcons// *Conservation Genetics* - 2008. - Vol. 9, No. 3. P. 703 - 707
16. Карякин И.В., 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. - N 32. - С. 67 - 88.
17. Карякин И.В., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Бабушкин М.В., Бекмансуров Р.Х., Корепов М.В., Зиневич Л.С., Паженков А.С., Bartoszek K. P., Kazi R., Prommer M., Пуликова Г.И., Sein G., Sellis U., Horvath M., Juhasz T. Направление, характер и сроки миграции степных орлов из Волго-Уральского и Алтае-Саянского регионов (Россия) по данным GSM/GPS и ARGOS/GPS-телеметрии// *Пернатые хищники и их охрана*. - 2018. - Спецвыпуск - N 1. - С. 96 - 99.
18. Turner J.M.A. Meiotic sex chromosome inactivation// *Development*. - 2007. - Vol. 134. P. 1823 - 1831.
19. Tao Y., Masly J.P., Araripe L., Ke Y., Hartl D.L. A sex-ratio meiotic drive system in *Drosophila simulans*. I: An autosomal suppressor// *PLoS Biol.* - 2007. - Vol. 5, No. 11. :e292.
20. Meiklejohn C.D., Tao Y. Genetic conflict and sex chromosome evolution// *Trends Ecol Evol.* - 2010. - Vol. 25, No. 4. P. 215 - 223.
21. Vibranovski M.D. Meiotic sex chromosome inactivation in *Drosophila*// *Genomics*. - 2014. - Vol. 1, No. 2. P. 104 - 117.
22. Deng X., et al. Evidence for compensatory upregulation of expressed X-linked genes in mammals, *Caenorhabditis elegans* and *Drosophila melanogaster*// *Nature Genet.* - 2011. - Vol. 43, P. 1179 - 1185.
23. Landeen E.L., Muirhead C.A., Wright L., Meiklejohn C.D., Presgraves D.C. Sex Chromosome-wide Transcriptional Suppression and Compensatory Cis-Regulatory Evolution Mediate Gene Expression in the *Drosophila* Male Germline// *PLoS Biol.* - 2016. - Vol. 14, No. 7. :e1002499.

24. Ferree P.M., Barbash D.A. Species-specific heterochromatin prevents mitotic chromosome segregation to cause hybrid lethality in *Drosophila*// PLoS Biol. - 2009. - Vol. 7, No. 10. :e1000234.
25. Bayes J.J., Malik H.S. Altered heterochromatin binding by a hybrid sterility protein in *Drosophila* sibling species// Science. - 2009. - Vol. 326. No. 5959. P. 1538 – 1541.
26. Somer R.A., Thummel C.S. Epigenetic inheritance of metabolic state// Curr Opin Genet Dev. - 2014. - Vol. 27, P. 43 - 47.
27. Francisco F.O., Lemos B. How do y-chromosomes modulate genome-wide epigenetic States: genome folding, chromatin sinks, and gene expression// J Genomics. - 2014. - Vol. 2, P. 94-103.
28. Friberg U., Stewart A.D., Rice W.R. X- and Y-chromosome linked paternal effects on a life-history trait// Biol Lett. - 2012. - Vol. 8, No. 1. P. 71-73.
29. Branco A.T., Tao Y., Hartl D.L., Lemos B. Natural variation of the Y-chromosome suppresses sex ratio distortion and modulates testis-specific gene expression in *Drosophila simulans*// Heredity (Edinb). - 2013. - Vol. 111, No. 1. P. 8-15.

#### СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ

1. \*Андрианов Б.В., Романов Д.А., **Сорокина С.Ю.**, Горелова Т.В. Сравнительный анализ изменчивости митохондриального гена *cox1* и маркерного гена Y-хромосомы *KL-2 1-beta dynein heavy chain* у дрозофил группы *virilis* (Diptera: Drosophilidae)// Генетика. - 2019. - Т. 55. - N 5. - С. 544 - 550. DOI: 10.1134/S0016675819050035. (РИНЦ) – Andrianov B.V., Romanov D.A., Sorokina S.Y., Gorelova T.V. Comparative Analysis of Variation of the BOLD Fragment of Mitochondrial *cox1* Gene and Y Chromosome *kl-2 1-beta dynein heavy chain* Gene in *Drosophila virilis* Species Group (Diptera: Drosophilidae)// Russian Journal of Genetics. - 2019. - Vol. 55, No 5. P. 592 - 597. DOI: 10.1134/S102279541905003X. (WoS, Scopus) – Q4.
2. \***Gornostaev N.G., Kulikov A.M.** An annotated list of the drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) of Tuva// Far Eastern Entomologist. - 2019. No. 381. P. 9 - 14. DOI: 10.25221/fee.381.2. (Scopus, РИНЦ).
3. \*Куприянова Л.А., Сафронова Л.Д., **Чекунова А.И.** Мейотические хромосомы, синаптонемные комплексы самки живородящей ящерицы (*Zootoca vivipara*) в профазе I мейоза// Генетика. - 2019. - Т. 55. - N 6. - С. 728 - 733. DOI: 10.1134/s0016675819060080. (РИНЦ). Kupriyanova L.A., Safronova L.D., Chekunova

A.I. Meiotic Chromosomes, Synaptonemal Complexes in a Female Viviparous Lizard (*Zootoca vivipara*) in Prophase I of Meiosis// Russian Journal of Genetics. - 2019. - Vol. 55, No. 6. P. 774 - 778. DOI: 10.1134/S1022795419060085. (WOS, Scopus) – Q4.

- статьи в других изданиях

4. \*Карякин И.В., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Бабушкин М.В., Бекмансуров Р.Х., Корепов М.В., **Зиневич Л.С.**, Паженков А.С., Bartoszuk K. P., Kazi R., Prommer M., Пуликова Г.И., Sein G., Sellis U., Horvath M., Juhasz T. Телеметрия хищных птиц как прогрессивный метод для их исследования и охраны, а также для экообразования населения// 2019. Сборник материалов XV Международной научно-практической конференции "Экологическое образование для устойчивого развития: теория и педагогическая реальность" 21-22 ноября 2019 года, Нижний Новгород, Россия, стр. 336 - 345.

- тезисы

5. \***Рожкова Д.Н., Зиневич Л.С.**, Карякин И.В., Лазко Л., Шрамко Г. Новые генетические данные об изоляции видов группы *Hierofalco*// 2019. Материалы XVIII Конференции-школы с международным участием «Актуальные проблемы биологии развития», 14-19 октября 2019 г. – М. Изд-во Перо, 2019. – С. 81-82 (стендовый доклад).
6. \*Sramko G., **Zinevich L.**, Laczko L., **Rozhkova D.**, Prommer M., Karyakin I., Bagyura J. Preliminary results of RADseq genetic study question taxonomic status of *Falco cherrug* and *Falco rusticolus* and confirm status of the “Altai falcon”/ Материалы конференции Raptor Research Foundation, 6-10 ноября 2019, Fort Collins, Colorado, USA. P. 64. (устный доклад).
7. \***Белкина Е.Г., Куликов А.М., Лазебный О.Е.** Исследование генетических основ брачного поведения у гибридов видов-близнецов *D. virilis* и *D. americana*// Сборник тезисов Международного Конгресса «VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы», 2019, - С. 998. ISBN 978-5-9651-1237-1
8. \***Белкина Е.Г.**, Веденина В.Ю., **Лазебный О.Е.** Роль звукового канала у видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* // Материалы XVIII Конференции-школы с международным участием «Актуальные проблемы биологии развития», 2019, - С.26.

## ОТЧЕТНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ

1. Андрианов Б.В., Романов Д.А., **Сорокина С.Ю.**, Горелова Т.В. Сравнительный анализ изменчивости митохондриального гена *cox1* и маркерного гена Y-хромосомы *KL-2 1-beta dynein heavy chain* у дрозофил группы *virilis* (Diptera: Drosophilidae)// Генетика. – 2019. – Т. 55. – N 5. – С. 544-550. DOI: 10.1134/S0016675819050035. (РИНЦ) – Andrianov B.V., Romanov D.A., Sorokina S.Y., Gorelova T.V. Comparative Analysis of Variation of the BOLD Fragment of Mitochondrial *cox1* Gene and Y Chromosome *kl-2 1-beta dynein heavy chain* Gene in *Drosophila virilis* Species Group (Diptera: Drosophilidae)// Russian Journal of Genetics. – 2019. – Vol. 55, No 5. P. 592-597. DOI: 10.1134/S102279541905003X. (WoS, Scopus) – Q4.
2. **Gornostaev N.G., Kulikov A.M.** An annotated list of the drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) of Tuva// Far Eastern Entomologist. – 2019. No. 381. – P. 9-14. DOI: 10.25221/fee.381.2. (Scopus, РИНЦ).

Отчет утвержден на заседании Ученого совета 27 декабря 2019 г., протокол № 14