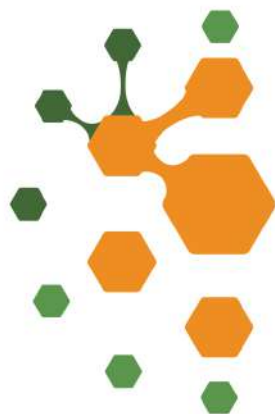




Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН
Кафедра биологической эволюции МГУ им. М. В. Ломоносова
Кафедра высшей нервной деятельности МГУ им. М. В. Ломоносова
Государственный Дарвиновский музей



**МАТЕРИАЛЫ
IV МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ**

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

к 875-летию Москвы
и 115-летию со дня основания
Государственного Дарвиновского музея

17–20 октября 2022 года



ББК 28.02
С 568
УДК 575.85

С 568 Современные проблемы биологической эволюции: материалы IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея.
17–20 октября 2022, г. Москва. — М. : ГДМ, 2022. — 462 с.

ББК 28.02

Составители: Рубцов А. С., Александрова А. А., Сударикова Е. В.
Редакторы: Подольная А. В., Трегуб Н. И.
Компьютерная верстка: Цветков В. Э.

ISBN 978-5-6046176-7-0



© Государственный Дарвиновский музей, 2022

Оргкомитет и руководители секций

Эволюционная генетика:

Политов Дмитрий Владиславович

д.б.н., зав. лаб. Популяционной генетики ИОГен РАН, Москва

Бородин Павел Михайлович

д.б.н., проф., г.н.с. ИЦиГ СО РАН, Новосибирск

Внутривидовая специализация и адаптации:

Феоктистова Наталья Юрьевна

д.б.н., ученый секретарь ИПЭЭ РАН, Москва

Суров Алексей Васильевич

*чл.-корр. РАН, зав. лаб. Сравнительной этологии и биокommunikации
ИПЭЭ РАН, Москва*

Вид и видообразование:

Лавренченко Леонид Александрович

д.б.н., зав. лаб. Микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ РАН, Москва

Мина Михаил Валентинович

д.б.н., в.н.с. ИБР РАН, Москва

Эволюция поведения:

Опаев Алексей Сергеевич

*д.б.н., с.н.с. лаб. Сравнительной этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН,
Москва*

Смирнова Анна Анатольевна

к.б.н., в.н.с. каф. Высшей нервной деятельности МГУ, Москва

Филогения и филогеография:

Холодова Марина Владимировна

д.б.н., рук. каб. Методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН, Москва

Мещерский Илья Григорьевич

к.б.н., с.н.с. каб. Методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН, Москва

Макроэволюция:

Журавлев Андрей Юрьевич

д.б.н., проф. каф. Биологической эволюции МГУ, Москва

Краус Юлия Александровна

д.б.н., в.н.с. каф. Биологической эволюции МГУ, Москва

Теория биологической эволюции: история и современность

Марков Александр Владимирович

д.б.н., зав. каф. эволюции, МГУ, Москва, Россия

Рубцов Александр Сергеевич

к.б.н., с.н.с. отдела эволюции Государственного Дарвиновского музея

КРУГЛЫЕ СТОЛЫ

Популярная наука

Калякин Михаил Владимирович

д.б.н., директор Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ

Михайлова Наталия Евгеньевна

к.б.н., заслуженный работник культуры РФ, зав. образовательным отделом Государственного Дарвиновского музея

Происхождение многоклеточных животных

Журавлев Андрей Юрьевич

д.б.н., проф., Биофак МГУ

Наймарк Елена Борисовна

д.б.н., в.н.с. ПИН РАН

Роль акустических сигналов в видообразовании

Веденина Варвара Юрьевна

д.б.н., г.н.с. Института проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН

Опаев Алексей Сергеевич

д.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

**Теория carcino-evo-devo: эволюционная онкология
и прогрессивная эволюция**

Козлов Андрей Петрович

д.б.н., профессор ИОГен РАН, Москва

Городская экология

Феоктистова Наталья Юрьевна

д.б.н., ученый секретарь ИПЭЭ РАН, Москва

Суров Алексей Васильевич

*чл.- корр. РАН, зав. лаб. Сравнительной этологии и биокommunikации
ИПЭЭ РАН, Москва*

СОДЕРЖАНИЕ

Оргкомитет и руководители секций	3
<i>Круглые столы</i>	

Пленарные доклады

Эволюция гнездового паразитизма птиц	23
<i>Бёме И. Р.</i>	

Непериодические популяционные волны как результат антропогенных влияний	25
<i>Ермолаев И. В.</i>	

Эндемичные для юго-востока Эфиопии белозубки рода <i>Crocidura</i> как модельный объект для верификации градиентной модели видообразования	28
<i>Землемерова Е. Д., Сычёва В. Б., Мартынов А. А., Лавренченко Л. А.</i>	

Эпигенетический вклад в формирование прекопуляционной изоляции в онто- и филогенезе у близкородственных таксонов грызунов: влияние материнской среды на поведенческие и нейрональные ответы на кон- и гетероспецифические запахи	31
<i>Котенкова Е. В.</i>	

Происхождение многоклеточных животных: первичная седентарность Metazoa и прогенетическое происхождение <i>Eumetazoa</i>	34
<i>Малахов В. В.</i>	

Хромосома, специфичная для клеток зародышевого пути, в мейозе и эмбриогенезе у певчих птиц	37
<i>Малиновская Л. П., Бородин П. М., Задесенец К. С., Карамышева Т. В., Торгашева А. А.</i>	

Эволюция концепции видообразования	39
<i>Мина М. В.</i>	

Пространственная структура лесов как адаптация к факторам среды и антропогенным воздействиям	42
<i>Овчинникова Н. Ф.</i>	

Роль культурных традиций в диверсификации экологических ниш у китообразных	45
<i>Филатова О. А.</i>	

Микроэволюционные изменения при урбанизации диких видов птиц и неприложимость к ним модели Д. К. Беляева	48
<i>Фридман В. С., Суслов В. В.</i>	

Эволюционная генетика

Частота микросателлитных мутаций у живородящих рыб на примере <i>Sebastes taczanowskii</i> Steindachner, 1880	51
<i>Батищева Н. М., Ягодина В. Д., Брыков В. А.</i>	

Генетическое разнообразие тугорослых и быстрорастущих популяций леща (<i>Abramis brama</i>) водных объектов Беларуси	53
<i>Гайдученко Е. С., Ризевский В. К., Лещенко А. В., Ермолаева И. А., Охременко Ю. И., Полетаев А. С.</i>	

Эволюция кариотипа перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera): современное состояние и перспективы исследований	56
<i>Гохман В. Е.</i>	

Комплекс белков теломер и ядерной оболочки в мейозе: консервативность компонентов	59
<i>Гришаева Т. М., Матвеевский С. Н.</i>	

Исследование гаплогрупп мтДНК снежного барана (<i>Ovis nivicola</i>)	62
<i>Доцев А. В., Охлопков И. М., Медугорак И., Зиновьева Н. А.</i>	

Различия в экспрессии генов у ген-пулов TauL1, TauL2, TauL3 козьей травы <i>Aegilops tauschii</i> Coss	64
<i>Дудников А. Ю., Ming Hao, Deng-Cai Liu</i>	

Характеристика полного митохондриального генома и рибосомного оперона <i>Carassotrema koreanum</i> Park, 1938 (Digenea: Haploporidae) по данным высокопроизводительного секвенирования нового поколения (NGS)	65
<i>Ивашко Я. И., Семенченко А. А., Солодовник Д. А., Атопкин Д. А.</i>	

Генетический ландшафт народов Кавказа по данным углублённого анализа Y-гаплогруппы G2a	67
<i>Кагазежева Ж. А., Почешхова Э. А., Запорожченко В. В., Агджоян А. Т.</i>	

Изменчивость нуклеотидного состава в генах гормона роста лососевых рыб	69
<i>Каменская Д. Н., Брыков В. А.</i>	

К вопросу об истории формирования генетического разнообразия налима (<i>Lota lota</i> L.) в Евразии и на Аляске	71
<i>Копориков А. Р., Ялковская Л. Э., Крохалева М. А., Богданов В. Д., Бородин А. В.</i>	
Популяционно-генетическая структура мигрирующих и немигрирующих видов журавлей	74
<i>Мудрик Е. А., Политов Д. В.</i>	
Генетическое разнообразие популяций сомика американского <i>Ameiurus nebulosus</i> (Le Sueur, 1819) — инвазивного вида в Беларуси	76
<i>Охременко Ю. И., Гайдученко Ю. И.</i>	
Генетический полиморфизм современных форм европейского зубра (<i>Bison bonasus</i> Linnaeus)	79
<i>Перерва В. И.</i>	
Внутривидовая структура волка Палеарктики в свете данных молекулярно-генетических маркеров	82
<i>Политов Д. В., Нечаева А. В., Казимиров П. А., Талала М. С., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Захаров Е. С., Леонтьев С. В., Давыдов А. В., Бондарев А. Я.</i>	
Эволюционные стратегии кустарников рода <i>Spiraea</i> (Rosaceae)	85
<i>Полякова Т. А., Шатохина А. В.</i>	
Внутривидовая и межвидовая вариабельность длины теломер бриофитов	88
<i>Санникова А. В., Шарипова М. Р., Шакиров Е. В., Валеева Л. Р.</i>	
Клональная изменчивость трансмиссивной неоплазии мидий <i>Mytilus</i> по данным NGS секвенирования ампликонов	91
<i>Сказина М. А., Майорова М. А., Данилин Д. Д., Регель К. В., Одинцова Н. А., Стрелков П. П.</i>	
Популяционно-генетическая структура дальневосточного трепанга <i>Apostichopus japonicus</i> (Selenka, 1867) залива Петра Великого (Японское море) по данным микросателлитных локусов	94
<i>Ягодина В. Д., Брыков В. А.</i>	
Вклад симбиотической микробиоты в изменение продолжительности жизни мух <i>Drosophila melanogaster</i>, отбираемых на позднее размножение	95
<i>Яковлева Е. Ю., Мерзликин Д. С., Завьялов А. Е., Маслов А. А.</i>	

Внутривидовая специализация и адаптации

Цветовые морфы у обыкновенного хомяка <i>Cricetus cricetus</i> (Rodentia, Cricetidae)	98
Артемьева Е. А., Мищенко А. В.	
Особенности формирования и распространения в популяциях <i>Drosophila melanogaster</i> (Diptera, Drosophilidae) резистентности к фосфорорганическим инсектицидам	101
Бабич Г. О., Ким А. Л., Малеева Ю. В., Ивницкий С. Б.	
Различия в онтогенетических траекториях черепа нескольких морф гольцов (<i>Salvelinus malma complex</i>) Кроноцкого озера	103
Баранова К. И.	
Факторы, влияющие на показатели общего анализа крови недавно выловленных косаток при круглогодичном содержании в морских вольерах в Японском море	105
Белокобыльский И. Ф.	
Внутрипопуляционная дифференциация <i>Chironomus plumosus</i> L., 1758 (Diptera, Chironomidae) из Рыбинского водохранилища	108
Большаков В. В.	
Влияние загрязненности среды на биохимические показатели <i>Pelophylax ridibundus</i>	109
Гамидова Д. М., Рабаданова А. И., Балгишиева А. Р.	
Инвазия большого баклана (<i>Phalacrocorax carbo</i> L., 1758) в первой четверти XXI века в Байкальской Сибири: динамика численности и особенности экологии	111
Елаев Э. Н., Ананин А. А., Аюризанаева И. А., Бадмаева Е. Н., Доржиев Ц. З., Мокридина М. С., Пыжьянов С. В., Янкус Г. А.	
Сравнительный анализ изменчивости ржавчинных грибов <i>Puccinia</i> <i>graminis</i> и <i>Gymnosporangium sabinae</i> при изменении климата	114
Жиров И. А., Малеева Ю. В.	
Эволюция и механизмы формирования пищевых рас у насекомых-фитофагов	116
Ивницкий С. Б., Малеева Ю. В.	
Внутривидовые морфы рыб субарктических озёр Мурманской области	118
Королева И. М., Терентьев П. М.	

Селекция изогенных культуральных вариантов штамма <i>Bacillus anthracis</i> 1(CO) с различными фенотипическими и генетическими свойствами	121
<i>Котенева Е. А., Цыганкова О. И., Калинин А. В., Абрамович А. В.</i>	
Влияние инвазии <i>Solidago canadensis</i> на структуру связей аборигенных энтомофильных растений и антофильных насекомых	124
<i>Лысенков С. Н.</i>	
Динамика демографических характеристик травяной и остромордой лягушек по данным многолетних наблюдений	126
<i>Ляпков С. М.</i>	
Эколого-генетические исследования проблемы сохранения биоразнообразия на урбанизированных территориях и их отображение в экспозиции природоведческого музея	128
<i>Макеева В. М., Алазнели И. Д., Смуров А. В., Каледин А. П., Остапчук А. М., Снегин Э. А., Политов Д. В., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М.</i>	
Роль внутривидовой гибридизации в экспансии дикого кабана <i>Sus scrofa</i> L. на север Евразии	131
<i>Марков Н. И., Матросова В. А., Ранюк М. Н., Бабаев Э. А., Быкова Е. В., Есипов А. В., Нуртазин С. Т., Сенчик А. В., Середкин И. В.</i>	
Эколого-географическое исследование видов рода лук (<i>Allium</i> L.), включённых в Красную книгу Томской области	133
<i>Левченко Л. С., Олонова М. В.</i>	
Анализ эволюционных трендов в адаптации плодовых мушек <i>Drosophila melanogaster</i> и их микробиома к кормовому субстрату с различным содержанием NaCl	136
<i>Панченко П. Л., Корнилова М. Б., Перфильева К. С., Марков А. В.</i>	
Предварительные результаты изучения экологических и географических рас клеста-еловика <i>Loxia curvirostra</i> в европейской части России	139
<i>Редькин Я. А., Орлова А. Д., Жигир Д. Р.</i>	
Морфологическая изменчивость Обыкновенного хомяка <i>Cricetus cricetus</i> и её связь с филогеографической структурой вида	141
<i>Саян А. С., Феоктистова Н. Ю.</i>	

Морфологические изменения уральской популяции енотовидной собаки <i>Nyctereutes procyonoides</i> за 30 лет после интродукции	143
Терехова Е. С., Корытин Н. С.	

Математическая модель адаптации фитофагов к инвазивным растениям	144
Устинова Е. Н., Лысенков С. Н.	

Вид и видообразование

Гибридная стерильность и хромосомный полиморфизм у полёвок рода <i>Alexandromys</i>	147
Бикчурина Т. И., Картавцева И. В., Шереметьева И. Н., Павленко М. В.	

Карельская берёза: экологическая форма берёзы повислой или самостоятельный вид?	149
Болондинский В. К.	

Вторичный контакт ледниковых линий гольцов рода <i>Salvelinus</i> в Северо-Восточной Азии	152
Бондарь Е. И., Олейник А. Г., Кухлевский А. Д., Скурихина Л. А., Батищева Н. М.	

Реконструированная филогения щиповок рода <i>Sabanejewia</i> (Actinopteri: Cobitidae)	155
Васильева Е. Д., Соловьева Е. Н., Васильев В. П.	

Межвидовые отношения у партеногенетических и обоеполых видов скальных ящериц из рода <i>Darevskia</i>	157
Галоян Э. А., Сопилко Н. Г., Ковалева А. В., Аракелян М. С.	

Роль рек как географических барьеров в генетической дифференциации сусликов Евразии (род <i>Spermophilus</i>)	160
Ермаков О. А., Симонов Е. П., Луконина С. А., Иванова А. Д., Титов С. В.	

Тенденции в эволюции митохондриального генома у млекопитающих горных тропиков	162
Комарова В. А., Костин Д. С., Лавренченко Л. А.	

Ящерица Линдгольма <i>Darevskia lindholmi</i>: скрытое разнообразие в изолированной горной системе	165
Луконина С. А., Кукушкин О. В., Ермаков О. А.	

Расселение соболя <i>Martes zibellina</i> (L.) севера Среднесибирского плоскогорья в экосистемы тундры	168
Онохов А. А., Филимонов П. А., Кашианов С. Н.	
В-хромосомы и кариотипическая изменчивость узкочерепных полёвок подрода <i>Stenocranius</i>	169
Павлова С. В., Ковальская Ю. М., Куксин А. Н., Двояшов И. А., Петрова Т. В.	
Популяционная структура альпийского рододендрона северо-восточной Азии	171
Полежаева М. А., Тихонова Н. А., Марчук Е. А., Модоров М. В., Ранюк М. Н., Семириков В. Л.	
Генетические особенности кидаса — межвидового гибрида соболя <i>Martes zibellina</i> и лесной куницы <i>Martes martes</i>	172
Ранюк М. Н., Модоров М. В., Монахов В. Г.	
Биотопические предпочтения и продолжительность жизни птиц в гибридной популяции обыкновенной и белшапочной овсянок ...	173
Рубцов А. С.	
Современные данные по гибридизации крапчатого <i>Spermophilus suslicus</i> (Güld.) и большого <i>Spermophilus major</i> (Pall.) сусликов в зоне симпатрии	175
Титов С. В., Симаков М. Д., Чернышова О. В., Кузьмин А. А.	
Сравнительный анализ транскриптомов двух сестринских видов рыб рода <i>Dinogunellus</i> (Actinopterygii: Zoarcales), обитающих в симпатрии.....	178
Туранов С. В.	
Характеристики гибридных зон между полувидами обыкновенной полёвки <i>Microtus arvalis</i> и <i>M. obscurus</i>, и филогенетическими линиями <i>M. arvalis</i>: сочетания генетических маркеров и клональный анализ	180
Черепанова Е. В., Громов А. Р., Костин Д. С., Миронова Т. А., Лавренченко Л. А.	
Видообразование и дестабилизирующий отбор (на примере среднеюрсских остракод <i>Lophocythere</i>)	183
Шурупова Я. А.	

Криптические виды хвостатых земноводных (Amphibia: Urodela, seu Caudata): история изучения и разнообразие	185
<i>Щенников А. Ю.</i>	

Эволюция поведения

Изменчивость сроков миграций летне-осеннего периода у славки-завирушки (<i>Sylvia curruca</i>) в юго-восточном Приладожье	188
<i>Банникова Ю. М., Рымкевич Т. А.</i>	

Повторяемость поведенческих реакций больших синиц <i>Parus major</i> L. при отлове	191
<i>Березанцева М. С., Поликарпова Д. Р.</i>	

Орудийная деятельность у приматов.....	192
<i>Ванчатова М. А.</i>	

Оценка игрового поведения собак некоторых аборигенных пород Вьетнама при определении их пригодности в качестве собак-детекторов	195
<i>Ганицкая Ю. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В.</i>	

Изменения в социальном поведении сайгака (<i>Saiga tatarica</i>) после репродуктивного коллапса популяции	197
<i>Гилёв А. Н., Каренина К. А., Березина Е. А.</i>	

Оценка способности серых ворон решать Эзопов тест	200
<i>Диффинэ Е. А., Смирнова А. А., Булгакова Л. Р., Чеплакова М. А.</i>	

Сравнительно-физиологические данные влияния абиотических факторов среды на поведение животных различного уровня филогенеза	203
<i>Карпущина О. В., Груздев Г. А., Иноземцев А. Н.</i>	

Влияние беспокойства от охоты на проявление зрительной латерализации у гусей	206
<i>Каськова К. А., Каренина К. А., Гилев А. Н., Зайнагутдинова Э. М.</i>	

Исследование когнитивных способностей серых ворон при помощи нового типа протоорудийных задач	209
<i>Кубенко К. Н., Смирнова А. А.</i>	

Применение метода сжатия данных для оценки сходства поведенческих паттернов разных видов грызунов и анализа возможных путей эволюции их охотничьего поведения	212
<i>Левенец Я. В., Новиковская А. А., Пантелеева С. Н., Резникова Ж. И.</i>	
Вокализация самок глухой кукушки в период миграции — эволюционный «груз» или прогрессивный признак?	215
<i>Мещерягина С. Г., Опаев А. С.</i>	
Индивидуальные способности к пространственному обучению у птенцов озёрной чайки	218
<i>Минина М. А., Друзяка А. В.</i>	
Термобиологические предпосылки возникновения социальности у рептилий на примере ящериц рода <i>Darevskia</i> (Reptilia: Lacertidae)	221
<i>Николаев О. Д., Ирышков Е. С., Галоян Э. А.</i>	
Охота скальных полёвок на подвижных насекомых как поведенческая адаптация	223
<i>Новиковская А. А., Пантелеева С. Н., Левенец Я. В., Резникова Ж. И., Литвинов Ю. Н., Лопатина Н. В.</i>	
Фрагментирование поведенческих паттернов как один из возможных механизмов эволюции поведения	226
<i>Пантелеева С. Н., Резникова Ж. И., Левенец Я. В., Новиковская А. А.</i>	
Селекция мышей на успешность решения теста на «неисчезаемость»	229
<i>Перепёлкина О. В., Полетаева И. И.</i>	
Неофилия как возможная поведенческая адаптация, позволяющая расширять пищевой спектр: экспериментальные исследования на примере когтистой песчанки (<i>Meriones unguiculatus</i>)	231
<i>Петрова Е. М., Пантелеева С. Н., Новиковская А. А., Резникова Ж. И.</i>	
Потенциал элиминации особей для управления популяциями бурого медведя	234
<i>Пучковский С. В.</i>	
Роль «личности» в эусоциальных сообществах	237
<i>Резникова Ж. И.</i>	

Кооперация беременных самок живородящих ящериц <i>Zootoca vivipara</i>	239
Сопилко Н. Г., Галоян Э. А.	
Раннее возмужание и инфантильность у жеребцов одичавших лошадей	241
Спаская Н. Н.	
Воздействие стресса на изменение поведения	244
Трапезов О. В., Некрасова М. А., Степанова М. А., Сысоева Е. В.	
К вопросу о восприятии собакой естественного языка человека	246
Эвер А. А., Феоктистова Н. Ю.	
Филогения и филогеография	
Закономерности эволюции холодноводных видов севера Европы: ускорение молекулярной эволюции при заселении региона и филогенетическая иммобилизация в рефугиумах	248
Артамонова В. С., Болотов Н. И., Боровикова Е. А., Винарский М. В., Махров А. А., Рольский А. Ю., Спицын В. М.	
Филогенетический анализ семейства Lissorchiidae Magath, 1917 (Trematoda: Digenea) с характеристикой новых видов юга Дальнего Востока России	251
Атонкин Д. М., Ивашко Я. И.	
Устойчивость трёхиглой колючки (<i>Gasterosteus aculeatus</i>) как вида на протяжении 30 миллионов лет, за которые она обогнула земной шар: данные палеонтологии и филогеографии	253
Бардуков Н. В., Махров А. А., Артамонова В. С.	
Изменчивость головок сперматозоидов в эволюции мышевок (<i>Sicista</i>, <i>Dipodoidea</i>, <i>Rodentia</i>) как отражение генетических реконструкций в филогении рода	256
Баскевич М. И.	
Особенности генетического полиморфизма популяций сиговых рыб р. <i>Coregonus</i> севера Евразии в зоне контакта филогенетических линий западного и восточного происхождения	259
Боровикова Е. А., Шкиль Ф. Н., Никулина Ю. С.	
Генетическая филогения и морфологические отличия родов семейства <i>Pinaceae</i> Lindl.	262
Брынцева В. А.	

Популяционная структура амфидромных бычков рода <i>Stenogobius</i> (Gobiiformes: Oxudercidae) в Центральной Пацифике на основе митогеномных данных	265
Винников К. А., Cole K. S.	
Однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) в генах транспортных РНК митохондриального генома как маркер межвидовой дифференциации сига и пеляди	267
Волков А. А., Киселёва М. Н., Митрюшкина Д. К., Анапалова О. В.	
Эволюционные тенденции в развитии молярных зубов плейстоценовых цокоров линии <i>Prosiphneus</i> sp. — <i>Myospalax myospalax</i> Laxmann, 1733	268
Голованов С. Е., Маликов Д. Г.	
Филогеографический анализ штаммов <i>Yersinia pestis</i> биовара <i>mediaevalis</i> из природных очагов чумы Кавказа и Закавказья	271
Котенев Е. С., Котенева Е. А., Волюнкина А. С., Жаринова Н. В., Чишеник Т. И., Шкарлет Г. П., Сердюкова Д. В., Дубянский В. М., Писаренко С. В., Куличенко А. Н.	
Эволюция, филогения и филогеография голожаберных моллюсков	274
Мартынов А. В., Коршунова Т. А.	
Филогенетические преобразования белков PR-3 и PR-9 семейств сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	277
Можаровская Л. В., Пантелеев С. В., Кирьянов П. С., Баранов О. Ю.	
Исследование филогенетических отношений гольцов рода <i>Salvelinus</i> на основе секвенирования полных митохондриальных геномов	279
Олейник А. Г., Кухлевский А. Д., Скурихина Л. А.	
Систематика и биогеография секции <i>Stenopoa</i> Dumort. рода <i>Poa</i> L.	282
Олонова М. В.	
Анализ данных митохондриальных геномов плейстоценовых находок песка <i>Vulpes lagopus</i>	285
Паницина В. А., Бодров С. Ю., Косинцев П. А., Генельт-Яновский Е. А., Булыгина Е. С., Слободова Н. В., Абрамсон Н. И.	

Таксономический статус стихеевых и опистоцентровых рыб на основе митогеномного анализа подотряда Zoarcoidei (Teleostei: Perciformes)	287
<i>Рутенко О. А., Туранов С. В., Иванков В. Н., Картавцев Ю. Ф.</i>	
Молекулярная филогения и видовое разнообразие кровяных сосальщиков (класс Trematoda) пресноводных рыб Восточной Европы	289
<i>Семенова С. К., Хрисанфова Г. Г.</i>	
Филогенез микроба чумы <i>Yersinia pestis</i>: экологический подход	290
<i>Сунцов В. В.</i>	
Интегративная делимитация видов родов <i>Eubrownia</i>, <i>Spongiococcum</i>, <i>Chlorococcum</i> (Chlorophyceae, Chlorophyta): синтез морфологии и филогении	293
<i>Темралеева А. Д., Букин Ю. С.</i>	
Комплексная ревизия микрогастропод рода <i>Tschernomorica</i> (Vinarski et Palatov, 2019) (Mollusca:Gastropoda:Hydrobiidae) грунтовых вод Западного Закавказья	296
<i>Чертопруд Е. М., Палатов Д. М., Екимова И. А., Щепетов Д. М., Винарский М. В.</i>	
Развитие пищеварительной системы сиговых рыб. Сравнительное исследование	298
<i>Бабина П. В., Кондакова Е. А., Богданова В. А.</i>	
Конвергентный морфогенез зубной системы растительноядных рыб и амфибий позднего палеозоя Восточной Европы	300
<i>Буланов В. В., Миних А. В.</i>	
Эволюция круглоротых рыб семейства Cyclopteridae (Cottoidei)	303
<i>Воскобойникова О. С., Кудрявцева О. Ю., Орлова С. Ю., Орлов А. М., Назаркин М. В., Чернова Н. В., Мазникова О. А.</i>	
Филогенетические преобразования способности к каудальной автотомии у игуаноморфных ящериц (Reptilia, Squamata, Iguania)	306
<i>Гордеев Д. А., Ананьева Н. Б.</i>	
Изменчивость посткраниального скелета речных уток (<i>Anas s.l.</i>): выявление узлов приложения естественного отбора	308
<i>Зеленков Н. В.</i>	

План строения дикинсоний — древнейших подвижных животных	311
<i>Иванцов А. Ю., Закревская М. А.</i>	
Морфология личинки первого возраста зоопаразитической нематоды <i>Orthostrongylus macrotis</i>	314
<i>Логинова О. А.</i>	
Социальность, морфология и структура сообществ муравьев мела и кайнозоя	316
<i>Перфильева К. С.</i>	
Эволюция глоток прямокишечных турбеллярий (Plathelminthes, Rhabdocoela)	319
<i>Райкова О. И., Котикова Е. А.</i>	
Организация нервной системы паразитических личинок гложидиев Unionidae	322
<i>Старунова З. И., Зайцева О. В., Старунов В. В.</i>	
Фрактальные текстуры в верхнем венде Среднего Урала	324
<i>Сысоева А. О.</i>	
Герпетофауна микулинского межледниковья из местонахождения пещера Махневская ледяная (Средний Урал)	326
<i>Тарасова М. С., Косинцев П. А., Гимранов Д. О.</i>	
Особенности смены молочных зубов на постоянные у ископаемых и современных представителей семейства Nyaeonidae	329
<i>Хантемиров Д. Р., Гимранов Д. О., Лавров А. В.</i>	
Теория биологической эволюции: история и современность	
Об условности деления морфофизиологических признаков на ароморфозы и идиоадаптации	332
<i>Бабынин Э. В.</i>	
Экогеографические единицы: практика, основанная на теории	334
<i>Животовский Л. А., Османова Г. О.</i>	
«Происхождение домашних животных и культурных растений» Ч. Дарвина вышло сначала в России (1867), а затем в Англии (1868). Почему?	337
<i>Козлова М. М.</i>	

История кафедры биологической эволюции МГУ	340
<i>Лысенков С. Н., Северцова Е. А.</i>	

К 100-летию эволюционной теории номогенеза: направленная эволюция хромосом обыкновенной бурозубки <i>Sorex araneus</i> (Mammalia)	343
<i>Орлов В. Н., Кривоногов Д. М., Щегольков А. В., Черепанова Е. В.</i>	

Адаптивная радиация как следствие специфики активности организмов: отражение в филогении	346
<i>Савинов А. Б.</i>	

Ревизия понятий мегаэволюция, макроэволюция и микроэволюция	349
<i>Стегний В. Н.</i>	

Эволюция демонстраций у птиц в пределах рода-семейства: выделение, ритуализация и специализация единиц поведения	351
<i>Фридман В. С.</i>	

Д. К. Беляев — альтруизм и эгоизм в антропогенезе	354
<i>Фудельман В. Д.</i>	

Отношения с температурой как один из важнейших факторов, направляющих эволюцию позвоночных животных	357
<i>Черлин В. А.</i>	

Хищник-жертва — паттерны элиминации	360
<i>Шубкина А. В., Северцов А. С.</i>	

Д. К. Беляев о стрессируемости и стрессоустойчивости в эволюции	363
<i>Ямлиханова С. К.</i>	

Популярная наука

Акция «Серая шейка» — ежегодный всероссийский учёт зимующих водоплавающих и околотовдных птиц	366
<i>Авилова К. В.¹, Полежанкина П. Г.²</i>	

Популярная антропология: опыт Биологического музея	369
<i>Алексеев Ю. А., Антипушина Ж. А.</i>	

Популяризатор и узкая специализация современной науки: помощь идёт?	372
<i>Волцит П. М.</i>	

РеДНКарнация музейных коллекций: активная помощь гражданской науки в систематико-эволюционных исследованиях в рамках проекта Благотворительного фонда Владимира Потанина в Зоологическом музее МГУ	374
<i>Коршунова Т. А., Мартынов А. В.,</i>	

Об эволюции растений на Земле в музее университета: увлекательная наука офлайн и онлайн	376
<i>Пикуленко М. М., Ливеровская Т. Ю.</i>	

Интерес россиян к научно-популярной информации. Портрет посетителя научно-популярного музея	379
<i>Полякова В. В.</i>	

Проект Science Slam и мой опыт участия в нём	381
<i>Рубцов А. С.</i>	

Происхождение многоклеточных животных

Короткий запал кембрийского взрыва: темпы макроэволюции сновных филетических стволов билатерий	383
<i>Дантес О. В., Наговицин К. Е., Гражданкин Д. В.</i>	

Эдиакарские (вендские) подвижные животные: результаты исследования комплексных телесно-следовых ископаемых	386
<i>Иванцов А. Ю., Закревская М. А.</i>	

Особенности организации древнейших (кембрийских) кроновых губок	390
<i>Колесников К. А.</i>	

Что остаётся от трихоплакса в ископаемой летописи?	392
<i>Наймарк Е. Б., Никитин М. А., Люпина Ю. В.</i>	

Возникновение и дивергенция типов клеток как основа перехода к многоклеточности	395
<i>Русин Л. Ю.</i>	

Роль акустических сигналов в видообразовании

Вклад акустического репертуара в процесс гибридологической изоляции на примере гекконов рода <i>Ptyodactylus</i>	398
<i>Богатова П. Д.¹, Назаров Р. А.²</i>	

Механизмы акустической изоляции у птиц	400
<i>Звонов Б. М.</i>	

Песня птиц в локальных популяциях, на пространстве ареалов и в гибридных зонах	403
<i>Иваницкий В. В., Марова И. М.</i>	
Направления эволюции акустической сигнализации насекомых ...	406
<i>Корсуновская О. С., Жантиев Р. Д.</i>	
Роль акустической коммуникации в репродуктивной изоляции гекконовых ящериц	408
<i>Назаров Р. А.</i>	
Эволюция акустической коммуникации в подсемействе <i>Gomphocerinae</i> (Orthoptera, Acrididae)	410
<i>Севастьянов Н. С., Веденина В. Ю.</i>	
Разная избирательность к акустическим сигналам у самок двух близкородственных видов саранчовых из группы <i>Stenobothrus eurasius</i>	411
<i>Тарасова Т. А., Севастьянов Н. С., Веденина В. Ю.</i>	
Роль подслушивания в эволюции межвидовой коммуникации насекомых	414
<i>Шестаков Л. С.</i>	
Теория <i>carcino-evo-devo</i>: эволюционная онкология и прогрессивная эволюция	
Взгляд эмбриолога на теорию <i>carcino-evo-devo</i>	416
<i>Дроздов А. Л.</i>	
Современное состояние теории <i>carcino-evo-devo</i>	418
<i>Козлов А. П.</i>	
Онкогены, гены-супрессоры опухолевого роста и дифференцировочные гены являются наиболее древними классами генов человека и эволюционируют параллельно	421
<i>Макашов А. А., Малов С. В., Козлов А. П.</i>	
Ортологи эволюционно новых генов рыб, экспрессирующихся в опухолях рыб, участвуют в развитии прогрессивных признаков у людей	423
<i>Матюнина Е. А., Емельянов А. В., Курбатова Т. В., Мизгирёв И. В., Козлов А. П.</i>	

Сравнительно-эволюционный подход к изучению опухолевого роста у рыб	426
<i>Мизгирев И. В.</i>	

Матротрофия и плацентарные аналоги у Animalia: распространение, структура, эволюция	427
<i>Островский А. Н.</i>	

Городская экология

Внутривидовая дифференциация кряквы (<i>Anas platyrhynchos</i>): городская и природная популяции (на примере Москвы)	429
<i>Авилова К. В., Скобеева В. А., Артюшин И. В., Голубева Т. Б., Фокин С. Ю.</i>	

Генетические механизмы синантропизации в инвазивных и автохтонных популяциях кровососущих комаров (Diptera, Culicidae)	432
<i>Бега А. Г., Москаев А. В., Горячева И. И., Гордеев М. И.</i>	

Факторы, влияющие на половой диморфизм по размерам у жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в крупных городах	434
<i>Воробьева И. Г., Алексанов В. В., Лузянин С. Л., Савельев А. А., Суходольская Р. А.</i>	

Гельминтофауна мышевидных грызунов на территории г. Москвы	437
<i>Т. Н. Карманова, Д. И. Горелышева</i>	

Особенности генетической городской эволюции млекопитающих на примере обыкновенного хомяка (<i>Cricetus cricetus</i>)	438
<i>Феоктистова Н. Ю., Суков А. В., Богомолов П. Л., Мещерский И. Г., Карманова Т. Н.</i>	

Типы грануляции меланина и накопление тяжёлых металлов в оперении городских популяций сизых голубей (<i>Columba livia</i>) как ответ на городские «вызовы»	440
<i>Фетисова Е-Е. А., Мосалов А. А., Феоктистова Н. Ю., Хацаева Р. М., Заикин Д. О.</i>	

Список участников конференции	443
--	------------

Пленарные доклады

Эволюция гнездового паразитизма птиц

Бёме И. Р.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра зоологии позвоночных, Москва*

Гнездовой паразитизм у птиц — это специфическое репродуктивное поведение некоторых видов птиц, при котором самка подкидывает оплодотворённые яйца в чужие гнёзда, не насиживает кладку и не кормит птенцов. Различают два вида гнездового паразитизма: факультативный и облигатный.

Факультативный гнездовой паразитизм встречается у большого числа видов птиц. Он отмечен у 32 видов гусеобразных, куликов, чаек, некоторых воробьинообразных. При недостатке подходящих мест для гнездования или большой скученности самки откладывают яйцо в гнездо своего или близкого вида. Птенцы, вылупившиеся в гнезде чужого вида, импринтируют его облик и используют в дальнейшем при выборе полового партнёра. Считается, что это один из путей возникновения межвидовых гибридов у птиц.

Облигатные гнездовые паразиты никогда не воспринимают воспитавших их птиц как представителей своего вида и никогда не выбирают вид-воспитатель в качестве полового партнёра. В настоящее время облигатный гнездовой паразитизм известен у 84 видов птиц, относящихся к пяти семействам и четырём отрядам. Предполагают, что облигатный гнездовой паразитизм семь раз независимо возникал в ходе эволюции. Три раза он возник в эволюции кукушек, и по одному — среди трупалов, вдовушек, медоуказчиков и черноголовой южноамериканской утки. Гнездовой паразитизм часто используют в качестве модели для исследования «гонки вооружений» и коэволюции в природе.

Гнездовой паразитизм сформировался независимо в различных систематических группах птиц и проявляется в следующих формах: (а) отсутствие выраженной специализации по хозяину, при которой яйца подкладываются всем подходящим видам, гнездящимся совместно (трупалы); (б) специализация на близкородственные виды при отсутствии мимикрии яиц и агрессии птенцов (черноголовая утка); (в) узкая специализация на близкородственные виды, с мимикрией яиц и птенцов, совместном

развитии с птенцами хозяина, специализацией и самок и вида-паразита в целом на одного хозяина (вдовушки); (д) специализация на близкородственные виды с отсутствием мимикрии яиц, но дискриминацией птенцов хозяина (медоуказчики); (е) высокий уровень специализации самок гнездового паразита на конкретного хозяина и всех самок (в целом вида гнездового паразита) на множество видов-воспитателей (кукушки).

Пути возникновения облигатного гнездового паразитизма пока не ясны. В качестве перехода от случайного к облигатному паразитизму некоторые исследователи считают случаи, когда птицы не строят гнёзд, а занимают чужие. Такое поведение свойственно представителям разных отрядов: многим хищным птицам, некоторым куликам, ряду видов кукушек, трупиялов и др.

Относительная редкость облигатного гнездового паразитизма, — он свойственен менее 1% ныне живущих видов — вероятно, свидетельствует о том, что такой способ размножения не даёт существенных биологических преимуществ.

Непериодические популяционные волны как результат антропогенных влияний

Ермолаев И. В.

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург

Важнейшей характеристикой любой популяции являются особенности колебания её численности, определяющие параметры популяционных волн (далее — ПВ). Согласно современным представлениям (Яблоков, Юсуфов, 2004), популяционные волны классифицируют как периодические и непериодические (далее — ППВ и НППВ соответственно). Из них ППВ составляют подавляющее большинство исследованных случаев. Такие волны имеют выраженные промежутки времени, через которые повторяются показатели максимума и минимума плотности популяции. Эти колебания имеют различие, как по продолжительности, так и по амплитуде. Цикличность колебаний связана с адаптациями, которыми население вида в данной части его ареала отвечает на изменения биогеоценотической и внутри-популяционной ситуации (Северцов, 2013, стр. 139). Удобными объектами для изучения экологических механизмов и последствий ПВ являются чешуекрылые-минеры.

Реализацию ППВ исследовали в 2014–2017 гг. на примере очага осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855) (Gracillariidae) близ г. Ижевска. Показана важная роль паразитоитодов как фактора регуляции численности минера. Ежегодное развитие комплекса паразитоидов *Ph. apparella* проходило с увеличением количества входящих в него видов (6, 9, 16, 19 соответственно) и сменой доминантных видов. Смертность гусениц и куколок моли от паразитоидов росла в 2015–2017 гг. В 2017 г. этот показатель составил $69.8 \pm 4.8\%$, в результате чего очаг прекратил своё существование (Ермолаев и др., 2019; 2022).

НППВ — явление относительно редкое и сравнительно слабо изученное. Такие волны характеризуются существованием высокой плотности особей в популяции на протяжении значительного промежутка времени (до 10 и даже более лет). Так, в XX веке хронические очаги тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) функционировали в Москве на протяжении как минимум 30–40 лет (Ермолаев, 2019). За 23 года (1999–2021) существования популяций инвазионного вида липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kumata, 1963) под Ижевском эруптивная (более 1 мины на лист) плотность минера на постоянной пробной площади была отмечена

в течение 16 лет (Ермолаев, Домрачев, 2020). Исследование расположения очагов дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Gracillariidae) на территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника им. В. М. Пескова в 1997–2010 гг. показало существование хронических очагов моли на протяжении всех 14 лет (Ермолаев, Мартынов, 2022).

Для чешуекрылых-минеров известны НПВ двух типов: инвазионные и волны, возникающие в результате сложного сочетания разных факторов (Ермолаев, 2014). Существование хронического очага чешуекрылого-минера при реализации обоих типов НПВ связано с двумя условиями (Ермолаев, 2011а; 2011б; 2014; 2019; Ермолаев, Мотошкова, 2008; Ермолаев, Ижболдина, 2012).

I) Эффективность адаптаций минера к состоянию кормового растения. 1. Индивидуальное развитие связано с одним деревом-хозяином, что обеспечивает регуляцию плотности консумента за счёт преждевременного опадения поражённых листьев и/или внутривидовой конкуренции. 2. Относительное постоянство границ очага объясняется слабыми миграционными способностями. 3. Питание гусениц моли не приводит к гибели дерева, что обеспечивает длительные взаимоотношения в системе «растение — филлофаг».

II) Постоянная гетерогенность состояния кормовых растений в очаге. 1. Разнородность проявления регуляционных факторов в рамках всего экологического пространства очага. 2. Смена заселённости деревьев во времени.

Принципиальное отличие инвазионной НПВ от НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, заключается в полном отсутствии эффективных эволюционно сложившихся форм регуляции в популяциях инвазионного вида со стороны третьего трофического уровня (паразитоидов, хищников, патогенов). Длительные стационарные исследования факторов смертности *Ph. issikii* на трёх пробных площадях в Ижевске показали полную неэффективность комплекса местных паразитоидов против инвазионного вида (Ермолаев и др., 2011). Какого-либо развития структуры комплекса паразитоидов и повышения его эффективности со временем в этом случае не происходит. То же было показано нами в Москве, Нижнем Новгороде, Казани, Екатеринбурге и Тюмени (Ермолаев и др., 2019).

Реализация НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, связана с локальными антропогенными влияниями на выживаемость генераций аборигенных видов молей. Например, для очагов *Ph. populifoliella*: 1. Специфика зелёного строительства в городах РФ обеспечила создание значительного и наименее резистентного по отношению

к минеру кормового ресурса. 2. Тепловое загрязнение города способствует выживанию моли в зимний период. 3. Отсутствие мест зимовки и дополнительного питания оказывает негативное влияние на эффективность хищников и паразитоидов (Ермолаев, 2019). Так, для очагов листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* Falkovitsh, 1972 (Coleophoridae): постоянная пастбищная дигрессия вызывает разрушение эволюционно сложившихся растительных сообществ. Отсутствие значительного числа растений приводит к уменьшению количества альтернативных хозяев паразитоидов и источников их дополнительного питания (Ермолаев, 2014).

Реализация как ППВ, так и двух типов НПВ оказывает достоверное и негативное влияние на продуктивность и генеративные характеристики дерева-хозяина (Ермолаев, Ермолаева, 2003; Ермолаев, Зорин, 2011). Впервые описан случай гибели деревьев при реализации скоротечного очага *P. sibiricella* (случай ППВ) и заселение деревьев насекомыми-ксилофагами (Ермолаев, 2004). Инвазионная НПВ (в отличие от НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов) приводит к более серьёзным экологическим проблемам. Это связано со значительными (а не локальными) площадями повреждения насаждений.

**Эндемичные для юго-востока Эфиопии
белозубки рода *Crocidura* как модельный
объект для верификации градиентной
модели видообразования**

Землемерова Е. Д., Сычёва В. Б., Мартынов А. А.,
Лавренченко Л. А.

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Долгое время основным фактором диверсификации наземных позвоночных в тропиках считалась географическая изоляция (Haffer, 1997; Lara et al., 2005). В последнее десятилетие широкое распространение получила градиентная (экологическая) модель видообразования, согласно которой разделение некогда единой популяции происходит в результате адаптации к различным условиям высотного градиента и, в отличие от модели аллопатрического видообразования, не требует наличия пространственной изоляции (Moritz et al., 2000; Bolnick, Fitzpatrick, 2007; Nosil, 2012). Именно в горных тропиках в наибольшей степени выражены процессы физиологических и морфологических адаптаций видов к относительно узким участкам высотного градиента (Janzen, 1967).

Эфиопское нагорье представляет собой обширный горный массив с широким спектром замещающих друг друга высотных поясов: от горных тропических лесов до афро-альпийского пояса, которые хорошо развиты и обеспечивают подходящие условия для экологического видообразования (Bryja et al., 2018). Однако предыдущие исследования показали, что для подавляющего большинства групп мелких эфиопских млекопитающих можно предполагать скорее аллопатрическую, нежели градиентную модель внутривидовой дивергенции (Lavrenchenko et al., 2011). Единственными видами Эфиопского нагорья, для которых можно рассматривать градиентную модель видообразования, являются пара видов белозубок рода *Crocidura* (*C. glassi*/*C. thalia*) и две пары видов узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys* (*S. griseicauda*/*S. albocaudata* и *S. zimai*/*S. albipes*) (Bryja et al., 2018; Mizerovská et al., 2020; Bannikova et al., 2021).

C. afeworkbekelei Lavrenchenko, L.A., Voyta, L.L. & Hutterer, R. 2016 является узкоареальным эндемиком Эфиопского нагорья. Ранее были показаны различия (в том числе и размерные) в морфологии некоторых структур между тремя видами белозубок юго-восточной части Эфиопского нагорья:

C. afeworkbekelei, *C. thalia* и *C. glassi* (Lavrenchenko et al., 2016) при практически полном отсутствии молекулярно-генетических различий между *C. thalia* и *C. glassi* (Bannikova et al., 2021). Данные виды обитают в смежных высотных поясах горного массива Бале: *C. thalia* — в тропическом лесу (1935–3300 м над ур. моря), *C. glassi* — в поясе верещатников (2700–4050 м над ур. моря) и *C. Afeworkbekelei* — в афро-альпийской зоне (4050 м над ур. моря) и представляют собой уникальные модельные объекты для верификации модели градиентного видообразования. Однако из-за полного отсутствия молекулярно-генетических данных филогенетическое положение *C. afeworkbekelei* по отношению к другим видам рода *Crocidura* оставалось неизвестным.

В данной работе был использован комплекс молекулярно-филогенетических анализов и методов геометрической морфометрии, позволяющих оценить форму анализируемого объекта, исключая размерный фактор. Оригинальным материалом для молекулярно-генетического исследования послужил голотип *C. afeworkbekelei* ZMMU S-162697 из коллекции Зоологического музея МГУ, также был использован материал из ГенБанка. Во избежание контаминации, выделение ДНК и постановку ПЦР проводили в специально оборудованной лаборатории исторической ДНК при Зоологическом музее МГУ. Были проанализированы последовательности митохондриального гена цитохрома *b* (*cytb*), фрагментов трёх экзонов: *BRCA1* (ген рака молочной железы 1), *ApoB* (ген аполипротеина В), *vWF* (фактор фон Виллебранда) и интрона *MCGF* (инсулиноподобный фактор роста). Реконструкция филогенетических деревьев была выполнена с помощью двух широко используемых алгоритмов: байесовского метода (MrBayes 3.2) и метода максимального правдоподобия (IQTREE version 1.6), помимо этого были построены медианные сети (Network 10.2.0.0) и посчитаны генетические дистанции (MEGA7). Для геометрической морфометрии были использованы 17 меток на нижней челюсти в латеральной проекции (Polly et al., 2013) для трёх данных видов: *C. glassi* (n=16), *C. thalia* (n=8) и *C. afeworkbekelei* (n=3).

Проведённый молекулярно-генетический анализ показал, что митохондриальные гаплотипы *C. afeworkbekelei* и пара видов *C. glassi*/*C. thalia* очень близки и не формируют отдельных видовых группировок. Генетические K2P-дистанции между *C. afeworkbekelei* и видами *C. glassi* и *C. thalia* составляют 1.3% и 1% соответственно. Анализ медианных сетей четырёх ядерных генов выявил только два уникальных аллеля для *C. afeworkbekelei* по гену *vWF* по отношению к видам *C. glassi* и *C. thalia*.

Анализ формы нижней челюсти показал, что *C. afeworkbekelei* имеет преимущественно изменения восходящей ветви в вертикальном направлении и сужение нисходящей ветви в горизонтальном направлении. Также наблюдаются деформации венечного и сочленовного отростков в вертикальном направлении. Многомерный статистический анализ данных показал, что эти три вида белозубок различаются в пространстве первой и третьей главных компонент.

Полученные результаты подтверждают соответствие паттернов генетической и морфологической изменчивости *C. afeworkbekelei*, *C. thalia* и *C. glassi* предсказаниям модели градиентного видообразования, исходящей из возможности диверсификации форм до достижения ими видового статуса благодаря различным направлениям отбора на выраженном градиенте природных условий. Предположено, что эти резко различающиеся морфологические формы произошли в результате недавней адаптивной радиации и не успели накопить выраженные генетические различия. Результаты настоящего исследования впервые (по крайней мере, для млекопитающих) подтверждают градиентную модель видообразования сразу для трёх близких видов, населяющих три смежных высотных пояса единого горного массива.

Работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ и ЧНФ (проект № 19–54–26003).

**Эпигенетический вклад
в формирование прекопуляционной изоляции
на онто- и филогенезе у близкородственных таксонов
грызунов: влияние материнской среды
на поведенческие и нейрональные ответы
на кон- и гетероспецифические запахи**

Котенкова Е. В.

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

В работе представлен обзор последних исследований, включая собственные, по влиянию материнской среды (МС) на формирование механизмов изоляции в онто- и филогенезе у грызунов, в основе которых лежат обонятельные сигналы. Наиболее эффективно обучение происходит в чувствительные периоды (ЧП). Критические периоды — особый класс ЧП, во время которых возможны необратимые или значительные изменения функций мозга, но сохраняется возможность их частичного восстановления при определённых условиях окружающей среды. Считается, что в течение ЧП формируются определённые нейронные цепи, которые обрабатывают и передают информацию способами, адаптивными для индивидуума. Рост аксонов и формирование синапсов, элиминация аксонов и синапсов, консолидация синапсов — три механизма, которые изменяют архитектуру нейрональных связей в зрительной и слуховой системах в течение ЧП. В эти периоды возможен выбор схем нейрональных связей из большого диапазона потенциальных, при этом эффект опыта может оказать огромное влияние на их формирование. Эти изменения возможны в результате нейропластичности, которая в зрелом возрасте весьма невелика по отношению к зрительным и акустическим сигналам. Обонятельная система (ОС) обладает высокой пластичностью не только в ранний период онтогенеза, но и во взрослой жизни животных, что основано на процессах непрерывной регенерации обонятельного эпителия и эпителия вомероназального органа. Ольфакторные луковицы (ОЛ) сохраняют способность к нейрогенезу на протяжении всего жизненного цикла животного. Тем не менее, реакции на социально значимые обонятельные сигналы в значительной степени формируются под влиянием раннего обонятельного опыта (РОО). Рассмотрены результаты исследований, касающиеся эпигенетических эффектов некоторых форм обучения (импринтинга, классического

обусловливания) во время раннего постнатального онтогенеза, которые влияют на выбор полового партнёра и предпочтения взрослых особей. Половозрелые грызуны обычно проявляют ярко выраженные поведенческие предпочтения конспецифических запахов особей противоположного пола по сравнению с запахами гетероспецификов. У большинства млекопитающих основным компонентом социальной среды в ранний период постнатального онтогенеза является МС (сигналы, исходящие от кормящих самок, особенности их поведения). Подход перекрёстного воспитания потомства лактирующими самками разных видов широко используется для исследования роли РОО в предпочтениях запаха взрослыми особями. У представителей одних видов млекопитающих при выкармливании особями других видов последующая реакция на запах сородичей изменяется, у других этого не происходит. Воспитание особями другого вида приводит к изменению реакции на кон- и гетероспецифические запахи у некоторых видов хомячков рода *Mesocricetus*, полёвок рода *Microtus*, хомячков рода *Peromyscus*, чернохвостых оленей (*Odocoileus hemionus columbianus*) (Müller-Schwarze, 1971; McDonald, Forslund, 1978; Murphy, 1973; 1980; Carter, Brandt, 1986). Представители других видов — карликовых мышей, кузнечиковых хомячков (род *Onychomys*) — по-прежнему предпочитают запах сородичей (Quadagno, Banks, 1970; McCarty, Sowthwick, 1977). То есть у одних видов возможные пути формирования нейрональных связей генетически весьма ограничены, у других видов потенциально имеется несколько возможных вариантов, которые зависят от раннего опыта (эпигенетических эффектов). Наблюдаемые изменения происходят чаще за счёт возрастания привлекательности гетероспецифического запаха приёмных родителей, чем за счёт полной потери привлекательности конспецифического запаха, или же связаны с уменьшением аттрактивности конспецифического запаха.

Цель наших исследований состояла в оценке влияния РОО и условий воспитания на поведенческие и нейрональные реакции самцов трёх таксонов домовых мышей на кон- и гетероспецифические запахи рецептивных самок и выявление возможности эпигенетической составляющей в формировании выбора полового партнёра, а следовательно, и в формировании механизмов прекопуляционной изоляции у близкородственных форм мышей. Использован подход перекрёстного воспитания детёнышей. Показано, что РОО во время постнатального онтогенеза, связанный с модификацией МС, приводит к изменению поведенческих и нейрональных ответов на кон- и гетероспецифические запахи взрослых особей у трёх близкородственных таксонов домовых мышей. Выращенные собственными

матерями самцы этих таксонов демонстрировали ярко выраженное предпочтение запаха конспецифических самок в состоянии эструса по сравнению с запахом гетероспецифических самок при парном предъявлении источников запаха. *M.spicilegus*, выкормленные самками *M.m.musculus*, предпочитали запах гетероспецифических самок. *M.m.wagneri*, воспитанные *spicilegus*, и *spicilegus*, выращенные *wagneri*, не проявляли предпочтения кон- или гетероспецифического запаха самки. Нейрональная активация в дополнительной ОЛ у самцов, воспитанных гетероспецифическими самками, была противоположной по сравнению с самцами, выкормленными конспецифическими самками. Таким образом, МС, включая запах, оказывает большее влияние на уровень МРТ сигнала в дополнительной ОЛ у половозрелых самцов, чем генетическое родство реципиента и донора запаха. Воспитание самкой другого вида вызывало также достоверные изменения нейрональной активации в основной ОЛ самцов. Результаты исследований показали возможность эпигенетических процессов при становлении механизмов изоляции в ходе эволюции у домовых мышей *Mus musculus* s.l. Предложена гипотеза о влиянии эпигенетических процессов на формирование механизмов изоляции в филогенезе у близкородственных видов домовых мышей.

Поддержано РФФ, проект № 22–24–00303.

Происхождение многоклеточных животных: первичная седентарность Metazoa и прогененетическое происхождение Eumetazoa

Малахов В. В.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра зоологии беспозвоночных, Москва

Характерное для заднежгутиковых (Opisthokonta) положение жгута могло возникнуть как адаптация к седентарному образу жизни. Современные данные убедительно свидетельствуют, что воротничковые жгутиконосцы *Choanoflagellata* являются ближайшей к Metazoa группой среди всех Opisthokonta. Воротничковые жгутиконосцы — исключительно седентарная группа, их радиальная симметрия и другие особенности строения сформировались под влиянием сидячего образа жизни. В течение жизненного цикла хоанофлагеллаты демонстрируют клеточные дифференцировки (жгутиковая, амёбоидная и стадия цисты), сходные с основными клеточными дифференцировками низших многоклеточных. В жизненном цикле *Choanoflagellata* нет палинтомического деления. Половой процесс протекает в форме анизогамной копуляции двух жгутиковых клеток. В отличие от Metazoa воротничковые жгутиконосцы имеют жизненный цикл, в котором только зигота диплоидна, а все остальные стадии гаплоидны. Таким образом, на пути от *Choanoflagellata* к Metazoa должны были возникнуть две важные черты: 1) жизненный цикл с преобладанием диплоидного поколения и 2) половой процесс по типу оогамии с последующим палинтомическим делением зиготы.

Предки Metazoa изначально вели седентарный образ жизни и обладали пелаго-бентическим жизненным циклом. В результате палинтомического деления зиготы у первичных Metazoa сформировалась расселительная личинка — жгутиковая бластула, которую можно рассматривать как синзооспору в духе гипотезы А. А. Захваткина (1946). Седентарный образ жизни современных губок первичен и унаследован от хоанофлагелланных предков. Амфибластула известковых губок и цинктобластула гомосклеридных губок — примеры относительно слабо модифицированных первичных бластулообразных личинок. Паренхимула *Demospongia* — это более специализированная личинка, специализированная для переноса максимально большого числа клеток. Жгутиковая (у Spiralia — ресничная) бластула — первичная личиночная форма Metazoa.

По цитологическим особенностям — отсутствию воротничковых клеток, исчерченным корешкам, наличию десмосом и базальной мембраны — личинки Porifera больше похожи на настоящих многоклеточных животных (*Eumetazoa*), чем взрослые губки. Перед оседанием на субстрат у бластулообразных личинок губок происходит впячивание передней половины бластулы, в результате чего личинка приобретает строение инвагинационной гастролулы. Этот процесс характерен для амфибластул известковых губок *Calcaronea* и цинктобластул кремнезёмных губок *Homoscleromorpha*. Впяченный эпителий передней половины бластулообразных личинок трансформируется в хоанодерму, тогда как клетки задней половины дают пинакодерму и элементы мезохила. У паренхимул *Demospongia* этот процесс тоже имеет место, но в модифицированной форме — жгутиковые клетки погружаются внутрь и дают начало жгутиковым камерам.

Eumetazoa произошли от гастрولوобразных личинок первично-седентарных *Metazoa*, которые перестали прикрепляться. Такие прогенетические пелагические организмы захватывали пищу отверстием, образовавшимся в результате впячивания передней половины бластулы, и переваривали её в полости, образованной впятившимся эпителием. Таким образом, прогенетический предок *Eumetazoa* имел организацию геккелевской гастреи. Предки *Eumetazoa* имели мелкие размеры и питались крупной (относительно собственных размеров) добычей, т.е. были макрофагами. Вероятно, овладение относительно крупной добычей способствовало развитию настоящей мускулатуры и нервной системы, т.е. тех черт, которые наряду с наличием рта и кишечника характерны для *Eumetazoa*. Исходя из гипотезы прогенетического происхождения, предок *Eumetazoa* должен был обладать следующими чертами: 1) это был двуслойный организм (т.е. имел два эпителизованных слоя: эктодерму и энтодерму, разделённые прослойкой мезоглеи, которая могла содержать клеточные элементы); 2) он вёл подвижный пелагический образ жизни в толще воды; 3) он обладал радиальной (осевой) симметрией, которая характерна для первично-пелагических организмов; 4) он имел ресничный способ движения; 5) он двигался оральным полюсом вперёд.

Есть ли среди современных *Eumetazoa* хотя бы одна группа, которая обладает таким набором признаков? Такая группа есть, и эта группа — *Ctenophora*. Разумеется, современные гребневики далеко ушли от гипотетического прототипа, но они остаются двуслойными организмами. Типичные представители *Ctenophora* — планктонные организмы, обитающие в толще воды. Гребневики обладают осевой симметрией, которая сочетается

с радиальной симметрией в строении систем органов. Никаких признаков билатеральной симметрии у гребневиков нет. Несмотря на крупные размеры, гребневики сохраняют чисто ресничный способ движения (хотя это не жгутики, а весьма специализированные реснички в составе гребных пластинок). Сохранение у таких крупных организмов, как гребневики, чисто ресничной локомоции — это отголосок их прогенетического происхождения. При нормальной локомоции гребневики движутся оральным полюсом вперёд. Диссогония, описанная у некоторых гребневиков, может быть указанием на первично мелкие размеры этой группы. Таким образом, *Stenophora* оказываются самой базальной группой *Eumetazoa*, и этот вывод хорошо согласуется с современным представлением об очень раннем обособлении гребневиков, которое поддерживается как молекулярной филогенетикой, так и нейрофилогенетикой.

Хромосома, специфичная для клеток зародышевого пути, в мейозе и эмбриогенезе у певчих птиц

Малиновская Л. П.^{1,2}, Бородин П. М.², Задесенец К. С.²,
Карамышева Т. В.², Торгашева А. А.²

¹Новосибирский государственный университет, Новосибирск

²Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

Хромосома, специфичная для клеток зародышевого пути (germline-restricted chromosome, далее GRC), была описана у всех рассмотренных представителей подотряда певчие птицы отряда Воробьинообразные. Эта хромосома отсутствует в соматических клетках, элиминируется в сперматогенезе и передаётся преимущественно по материнской линии. Неизвестно, на какой стадии эмбриогенеза происходит элиминация GRC из предшественников соматических тканей и есть ли отличия в поведении GRC у разных видов певчих птиц.

Для наблюдения за динамикой процесса элиминации мы приготовили серию суспензионных препаратов из эмбрионов зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*). Для детекции GRC мы использовали флуоресцентную гибридизацию *in situ* с GRC-специфичным зондом. Мы выяснили, что уже в момент откладки яйца доля эмбриональных клеток с GRC составляет 20,3 %. Спустя час выдерживания яйца при комнатной температуре доля таких клеток снижается до 16,8 %, спустя 16 часов – до 10,6 %. Мы предполагаем, что процесс элиминации GRC из соматических клеток почти полностью завершается на стадии гастрюляции, после формирования первичной полоски (примерно 30 часов после откладки яйца).

Для изучения поведения GRC в мейозе у большой синицы (*Parus major*) мы использовали метод иммуноокрашивания мейотических белков. Мы показали, что поведение GRC в мейозе у большой синицы во многом схоже с поведением GRC у зебровой (*Taeniopygia guttata*) и японской (*Lonchura striata domestica*) амадины, ласточки-береговушки (*Riparia riparia*) и бледной ласточки (*R. diluta*). Все виды демонстрируют половой диморфизм по числу копий GRC: у самок обычно содержится две копии GRC, а у самцов – одна.

Среди самок большой синицы мы обнаружили мозаицизм по числу копий GRC: клетки содержали либо одну, либо две копии GRC. Ранее мозаицизма по числу копий GRC у самок описано не было. Мы предполагаем, что общие для разных видов особенности поведения GRC в мейозе

сформировались под давлением отбора и способствуют эффективной передаче GRC в ряду поколений.

Данная работа была выполнена при поддержке гранта РНФ № 20-64-46021 и гранта Министерства образования и науки Российской Федерации № 2019-0546 (FSUS-2020-0040).

Эволюция концепции видообразования

Мина М. В.

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова, Москва

Обсуждать видообразование нельзя, не договорившись, что называть видом. Казалось бы, концепцию видообразования должен был сформулировать Ч. Дарвин, однако Э. Майр (1968) утверждал, что *«Дарвин не смог решить проблему, сформулированную в заглавии его книги»*, и видел основную причину неудачи *«в непонимании Дарвином природы вида»*. На самом деле, концепция видообразования Дарвину просто не была нужна, поскольку он считал термин «вид» *совершенно произвольным (arbitrarily given), придуманным ради удобства для обозначения группы особей, близко между собой схожих, и существенно не отличающимся от термина 'разновидность'»* (Дарвин, 1952, с. 121). По существу, выделение видов в понимании Дарвина было методом описания морфологического разнообразия, происхождение видов означало происхождение этого разнообразия, и его наличие было необходимо и достаточно для создания видов.

Эволюционно ориентированная концепция видообразования возникла в XX веке в связи с признанием видов объективно существующими и обладающими важными общими свойствами. Широкое признание получила «биологическая концепция вида», в соответствии с которой вид (биологический) представляет собой совокупность особей (популяцию или группу популяций), способных обмениваться генами, репродуктивно изолированную от других таких совокупностей. На протяжении многих лет основным способом возникновения таких видов считали «географическое» видообразование, главным проponentом которого был Э. Майр.

Э. Майр полагал, что популяция, дающая начало новому виду, должна быть полностью изолированной, и что принципиальное различие существует не между свободно скрещивающимися и частично изолированными популяциями, а между популяциями частично изолированными и полностью изолированными. Позднее приверженцы биологической концепции вида считали, что виды характеризуются существенной (substantial), но не обязательно полной репродуктивной изоляцией (Coyne, Orr, 2007). При этом, однако, неизбежно возникает вопрос: какая степень изоляции существенна? Кроме того, неполная репродуктивная изоляция между ныне существующими «хорошими» видами могла возникнуть не в период образования этих видов, а позже.

Предлагаемые определения биологического вида относятся к идеальным сущностям, идеальным видам, а не описанным таксономистами видам, с которыми приходится иметь дело исследователям, и которые часто весьма далеки от идеала (Мина, 2010). Тем не менее, полезно рассмотреть гипотезы, описывающие образование идеальных видов, представляющих реальные виды в грубом приближении.

Предполагается, что появление нового вида начинается с возникновения репродуктивно изолированной популяции, генофонд которой со временем всё более отличается от генофонда родительского вида, что отражается в увеличении её фенотипической обособленности. Репродуктивная изоляция популяции может быть следствием отделения её физической преградой («географическое» видообразование по Майру). Часто синонимом термина «географическое видообразование» считают аллопатрическое видообразование, что не вполне корректно. Изоляция популяции физической преградой можно назвать «вынужденной аллопатрией», но популяция может быть изолирована и в отсутствии физической преграды, когда связь с родительской популяцией возможна, но эта возможность не реализуется, и тогда следует говорить о «спонтанной аллопатрии» (Мина, 1986). Примером могут служить популяции проходных лососевых рыб, привязанные к пространственно разобщённым нерестилищам. Возможность возникновения вида в условиях вынужденной аллопатрии сомнений не вызывает, привести же примеры образования видов при спонтанной аллопатрии труднее, поскольку аллопатрия, ныне спонтанная, в прошлом могла быть вынужденной.

Тем более трудно доказать, что виды, ныне симпатрические, т.е. не разобщённые пространственно в период образования брачных отношений, не были аллопатрическими при возникновении. Во времена Майра симпатрическое видообразование считали если и не невозможным, то крайне редким событием. Эта точка зрения бытует и сейчас. Например, Койн и Orr (Coyne, Orr, 2007) предлагают рассматривать аллопатрическое видообразование как нуль-гипотезу, сохраняемую до появления опровергающих её данных. Однако накопились данные, позволяющие рассматривать симпатрическое видообразование как вполне вероятное, и потому имеет смысл рассматривать гипотезы, постулирующие симпатрическое и аллопатрическое видообразование как конкурирующие, не считая одну из них *a priori* более вероятной (Kondrashov, Mina, 1986). При этом очевидно, что частота реализации того или иного способа видообразования может отличаться в разных группах организмов.

Проблема осложняется тем, что разные способы видообразования могут сочетаться в процессе эволюции популяции. Дивергенция может начинаться как симпатрическая, а затем продолжаться как аллопатрическая, и наоборот.

Опыт изучения микроэволюции свидетельствует, что естественное для исследователей стремление отыскать универсальные «единицы эволюции» и определить единые для всех организмов процессы трансформации непродуктивно. Совокупности особей, признаваемые видами, могут возникать вследствие разных процессов. В частности, морфологические различия между такими совокупностями могут формироваться до возникновения строгой репродуктивной изоляции, а отношения между ними, в настоящее время соответствующие межвидовым, могут измениться при изменении условий жизни особей.

Отсутствие единого пути видообразования делает крайне сложным использование метода процессуальных реконструкций, то есть рассмотрение ситуаций, наблюдаемых на временном срезе как представляющие разные стадии одного и того же процесса, поскольку сходство результатов процессов не обязательно свидетельствует об идентичности самих процессов. Усложняется и использование «модельных» объектов, предполагающее широкие экстраполяции выводов, полученных на одних объектах, — на другие (Мина, 2015).

Пространственная структура лесов как адаптация к факторам среды и антропогенным воздействиям

Овчинникова Н. Ф.

*Институт леса им. В. Н. Сукачёва Федерального
исследовательского центра «Красноярский научный центр»
Сибирского отделения РАН, Красноярск*

При изучении структуры лесов необходимо учитывать исторический аспект их освоения человеком. В нашей стране самая большая нагрузка на лесные массивы и отдельные лесообразующие породы изначально была в наиболее населённых районах Центральной России. К 1920-м годам произошло истощение запасов лесов с ростом лесоэкспорта в районах, по географическому положению предназначенных для обеспечения лесоматериалами внутренних лесных рынков (Фаас, 1929). Расширение спроса на крупномерную древесину пошло за счёт северных лесов европейской части страны, а также лесов Сибири и Дальнего Востока. В 1950-е годы основные лесозаготовительные предприятия перебазировали в районы Западной Сибири (Крылов, 1954). В 1960-е годы, с появлением бензопил и развитием других технических возможностей, расширился масштаб освоения лесов, изменился характер и степень воздействия на естественные экосистемы, остро встал вопрос лесовосстановления.

История зарождения и становления искусственного лесовосстановления относится к началу XVIII века и тесно связана с качеством семян. Контрольные семенные станции для исключения неблагоприятных последствий использования недоброкачественных семян впервые были организованы в Германии во второй половине XIX века. В отличие от сельского, в лесном хозяйстве контроль за семенами вводиться стал позже. Происхождение семян для лесного хозяйства оказалось важнее, чем всхожесть, энергия прорастания, чистота и прочее. *«Выписка семян из иных физико-географических районов привела к таким разительным и печальным последствиям при лесоразведении, что потребовались самые решительные меры борьбы с семенами из иных климатических областей распространения данной породы и особенно с семенами иностранного происхождения»* (Каппер, 1929). В Центральной России были достигнуты значительные успехи лесовыращивания к концу XIX века, но в начале XX века в большинстве лесничеств европейского Севера, в Сибири и на Кавказе лесными культурами ещё не занимались.

Позже, с промышленными масштабными лесозаготовками, в нашей стране началось искусственное лесовосстановление на вырубках, плановое лесоразведение, введение новых древесных пород в состав лесов, реконструкция насаждений не только в степных и лесостепных районах, но и в таёжной и подтаёжной зонах, создание лесов хозяйственного значения и зелёных зон вокруг городов и промышленных центров, по берегам рек, каналов и водохранилищ. Однако «шаблонный перенос агротехники лесопосадок из Европейской части» приводил к гибели большей части искусственных насаждений (Крылов, 1954).

Для повышения качества лесов и перевода лесокультурных работ на промышленные методы выращивания широко изучалась географическая изменчивость наследственных свойств лесных пород, создавалась государственная сеть географических культур, расширялась интродукция разных видов. В 1982 году было издано «Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР» — подробный справочник, из которого можно было понять, какие переброски лесных семян эффективны и безопасны. Разработанное лесосеменное районирование являлось «обязательным для всех государственных предприятий и организаций, осуществляющих ведение лесного хозяйства, независимо от их ведомственной принадлежности».

В 2016 году Рослесхоз установил новое лесосеменное районирование Российской Федерации, внося изменение в свой более ранний приказ 2015 года «Об установлении лесосеменного районирования». Приказ был признан Минюстом не нуждающимся в официальной регистрации, хотя его содержание имеет существенные недостатки, последствия которых трудно предсказуемы.

Особое внимание хочется обратить на используемые с 1982 года — более 30 лет — рекомендации по переброске семян в равнинных и в горных районах. Так как в горных массивах с высотой местности резко меняются условия роста, то в горных районах перемещение семян допускалось «лишь в пределах 200–400 м по вертикали от места их заготовки».

В Сибири, где более половины лесов горные, в 60–70-х годах XX века была заложена сеть постоянных пробных площадей в различных по происхождению, составу и продуктивности лесных массивах, на которых изучалась внутривидовая изменчивость, динамика роста и возобновления основных лесообразующих видов. Анализ наиболее длительных в Сибири рядов наблюдений в естественных и производных лесах показал влияние склона на динамику пространственной структуры, рост древостоев даже

на относительно небольших площадях в несколько десятков метров (Овчинникова, Овчинников, 2016; Овчинникова, 2021).

При изучении равнинных лесов с мозаичным распределением деревьев, относительная «однородность» изучаемых ценозов достигается обособленными размерами пробных площадей. На склоне увеличение размера пробной площади неизбежно ведёт к усилению неоднородности изучаемого древостоя. Это принципиальное различие равнинных и горных лесов учитывается не всегда.

Несмотря на признание первостепенного влияния на формирование и дифференциацию почвенно-растительного покрова геоморфологических факторов среды, включая разнообразные особенности рельефа местности, сохраняется умозрительность о масштабах однородности растительного покрова, практически лишённая количественного содержания. Дискретный подход при изучении растительности исторически был признан в советской геоботанике.

При изучении лесных экосистем, отдельных видов, необходимо учитывать клинальное размещение и неравномерный рост деревьев по склону. Клинальное размещение деревьев, характеризующееся постепенным и направленным изменением густоты древостоев по склону, можно рассматривать как проявление выработанного в ходе коэволюции механизма устойчивости лесообразующих видов к разнообразию условий среды. Проявляется «парадокс конкуренции», когда при увеличении питательных веществ или воды наблюдается усиление роста и отпада деревьев (Сеннов, 1993).

В настоящее время необходима кооперация учёных, специалистов разных организаций для сохранения стационарных научных объектов и данных долговременного мониторинга лесной растительности, ценность которых со временем возрастает, а утрата безвозвратно отбросит на неопределённое время науку и практику.

Роль культурных традиций в диверсификации экологических ниш у китообразных

Филатова О. А.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, Москва*

Экологическая диверсификация — это процесс, позволяющий организмам достичь различий в использовании ресурсов для снижения конкуренции. Экологическая диверсификация традиционно рассматривается как результат модификации генетически наследуемых признаков в процессе адаптивной эволюции. В то же время, у социальных животных с развитыми когнитивными способностями существенная часть поведенческих паттернов передаётся не генетически, а путём социального обучения. Сложные комплексы поведенческих паттернов, передающихся путём социального обучения, называют культурными традициями. Например, разные популяции шимпанзе используют особые способы добычи пищи — разбивание орехов камнями, ужение муравьёв, охоту на мелких приматов с помощью «копий»; эти способы не являются врождёнными инстинктивными программами, а перенимаются детёнышами от матерей и других членов группы.

Основой формирования культурных традиций у животных является пластичность поведения в сочетании с выраженной способностью к сложным формам социального обучения. Важное отличие поведенческих паттернов, передаваемых путём социального обучения, от генетически запрограммированных — их способность к быстрым изменениям и распространению удачных вариантов в популяции. В отличие от генов, традиции могут передаваться как по вертикали (от родителей к детёнышам), так и по горизонтали (между животными одного поколения) и по диагонали (между животными разного возраста, не являющимися родителями и детёнышами); направление и точность их передачи тесно связаны со структурой социальных связей. Роль культурных традиций в экологической диверсификации пока ещё слабо изучена, однако является важным и многообещающим направлением исследований, поскольку позволяет по-новому взглянуть на способность животных менять своё поведение в целях более эффективной эксплуатации окружающей среды. Практическое значение данного направления исследований в применении к китообразным состоит в необходимости оценки способности этих интеллектуальных

и подвижных животных адаптироваться к резко усилившемуся в последние годы антропогенному влиянию, а также к изменению климата. В настоящее время некоторые популяции китов стабильны или даже растут, несмотря на антропогенную нагрузку, а другие, наоборот, уменьшаются в численности и даже находятся под угрозой исчезновения.

Среди китообразных описана диверсификация экологических ниш как по объектам питания, так и по использованию пространства. Диверсификация экологических ниш у китообразных чаще всего рассматривается в контексте морфологических адаптаций: изменения размера, формы черепа и строения цедильного аппарата. Нередки также работы, описывающие разделение ниш, связанное с предпочтениями местообитаний с определёнными океанографическими характеристиками, такими как температура воды, глубина и угол уклона дна.

Исследования культурных традиций у китообразных редко рассматриваются в контексте концепции экологических ниш. Даже в наиболее полном современном обзоре феномена культурных традиций у китообразных их роль в диверсификации экологических ниш упоминается лишь мельком. В то же время, довольно многочисленны примеры, явно указывающие на то, что культурные традиции могут расширять и диверсифицировать экологическую нишу как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне. Например, у одного из самых изученных видов китообразных — дельфина афалины (*Tursiops truncatus*) описаны многочисленные традиции, позволяющие представителям этого вида специализироваться на определённых ресурсах, которые в отсутствие специальных традиционных техник добычи не могли бы обеспечить энергетические потребности животных. Такие традиции включают, в частности, охоту возле уреза воды на пляжах, когда дельфин глиссирует или частично вылетает на берег в погоне за рыбой, взбивание вокруг добычи кольцевой стены ила, не дающей ей ускользнуть, использование губок для охоты у дна. Другой представитель китообразных — косатка (*Orcinus orca*), которая морфологически специализирована к охоте на крупную добычу, благодаря культурным традициям способна питаться, например, сельдью, которую оглушает ударами хвоста и затем собирает оглушенную рыбу, не тратя энергию на погоню.

В данной работе мы рассмотрим, как культурные традиции способствуют экологической диверсификации у четырёх видов китообразных Дальнего Востока России — косатки, северного плавуна (*Berardius bairdii*), серого кита (*Eschrichtius robustus*) и горбатого кита (*Megaptera novaeangliae*). Для косаток характерно не только разделение на рыбадный и плотоядный экотипы,

но и некоторый уровень специализации внутри экотипов, позволяющий определённым группам более эффективно охотиться на специфический вид добычи. Для северных плавунов было продемонстрировано наличие традиции охоты на мелководье, которая была распространена только среди «местных» групп и не встречалась среди транзитных. У усатых китов наиболее очевидной традицией, способствующей диверсификации, оказалась передаваемая от матерей к детёнышам традиция миграции в определённый район нагула, что было выявлено благодаря значимым различиям в частотах митохондриальных гаплотипов даже между близко расположенными нагульными районами.

**Микроэволюционные изменения
при урбанизации диких видов птиц
и неприменимость к ним модели Д. К. Беляева**

Фридман В. С.¹, Суслов В. В.²

*¹Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Москва*

*²Лаборатория эволюционной биоинформатики
и теоретической генетики Института цитологии
и генетики СО РАН, Новосибирск*

Изучены важные отличия урбанизации диких видов птиц и млекопитающих от domestikации домашних вместе с различием стрессоров, к которым приспособляются. В первом случае это самые общие характеристики урбосреды — экстремальный уровень гетерогенности, нестабильности и изменчивости сравнительно со всякими внегородскими ландшафтами. Он требует от городских птиц быстро менять места гнездования, биотопы кормления, кормовые методы и другие черты биологии вслед за изменениями среды обитания — местными и общегородскими — с развитием способности их прогнозировать. Образно говоря — жить, постоянно «прыгая с льдины на льдину», в противоположность устойчивости существования в сельских или лесных популяциях. Во втором — это попросту смена реакции на людей, технику, уход за животным с тревожно-оборонительной на дружелюбно-интересующуюся. При урбанизации диких видов птиц мозг увеличивается, как и в других вариантах экстремальной среды обитания. Когнитивный прогресс достигается каждой городской особью самостоятельно за счёт развивающего воздействия урбосреды на её психику, благодаря росту возможностей оценивания и прогноза её динамики по сигналам-предвестникам. Поэтому он предваряется подъёмом смелости особей, лучшей дифференциацией ими стимулов, отделением значимых от всех остальных, к которым растёт безразличие. Напротив, при одомашнивании мозг уменьшается, когнитивный прогресс в новой среде обитания достигнут за счёт «кооперативности мышления», социальных «подсказок» людей и сородичей. Поведенческие изменения при урбанизации диких видов также резко отличны от domestikационных. Анализ агрессии, оборонительного, исследовательского поведения, отношения к новизне городских птиц и млекопитающих показывает, что они не делаются ни добрей, ни доверчивей, как это случилось с домашними животными. Даже наоборот:

их агрессия возрастает вместе со смелостью и лучшим отреагированием потенциальной опасности, более точной дифференциацией её от «просто беспокойства», к которому они делаются индифферентней. По мере урбанизации вида повторяемость поведения птиц падает. Агрессия, смелость, бегство от потенциальной опасности или наоборот, принятие риска, исследование новых мест и объектов характеризуют уже не индивидов, а ситуации. Всё поведение делается максимально гибким, контекстуальным при лучшем распознавании специфики ситуации, улучшении выбора способа действия, более точном дозировании реакций по цели. В этом состоит развивающая роль урбосреды. Урбанизация разрушает поведенческий синдром: существующие в исходных популяциях коррелятивные связи между исследованием, смелостью, агрессией, принятием риска и другими параметрами. Запуски связанных с ними форм поведения у городских птиц взаимно независимы, в противоположность сельским особям. Это максимизирует точность выбора поведения в проблемной ситуации и его переключения на другое сообразно обстановке, что противоположно изменениям, связанным с domestикацией, и несовместно с их объяснением на основе модели Д. К. Беляева. Урбанизация меняет жизненную стратегию совершенно иначе, чем domestикация. Стратегия новообразованной городской популяции в r - K -континууме сдвигается в сторону K сравнительно с исходной за счёт комплекса изменений, взаимно обуславливающих и усиливающих друг друга: 1) Рост популяции больше за счёт удлинения средней продолжительности жизни, при сокращении размножаемости особей (отчасти сходно с демографией *Homo sapiens*); 2) Примат будущего размножения в лучших условиях, с направленным перемещением для их поиска «вслед за динамикой урбосреды», сравнительно с максимумом репродуктивного усилия «здесь и сейчас»; 3) Большая дробность репродуктивного потенциала городских особей, подразделяемого на большее число попыток размножения сравнительно с исходной популяцией, при большей подвижности и контекстуальности каждой из них. Одомашненные виды ведут себя противоположно и сдвигают стратегию к r -полюсу континуума. Отчасти сходный результат при урбанизации и domestикации достигнут противоположными изменениями жизненной стратегии, поведения, когнитивных особенностей, отношения к человеку и других аспектов «естественной истории» вида. «Гены индивидуальности» DRD4 и SERT, при урбанизации находящиеся под позитивным отбором, не участвуют в domestикационных изменениях генома. На этой основе предлагается эволюционный сценарий урбанизации «диких» видов, объясняющий как различия, так и сходства

с domestikацией на одном основании. Современные города, их экспансия и объединение в группы (урбанизация) весьма интересны как арены самых быстрых микроэволюционных процессов, «отделяющих» городские популяции от исходных и приспособляющих их в первую очередь к наиболее общим особенностям урбосреды, но лишь постепенно, потом, и не полностью — к конкретным воздействиям, «обрушиваемым» ею на особей данного вида. Это происходит в каждом регионе отдельно: новообразованные популяции в разных городах изменяются параллельно друг другу, — что верно для урбанизационных изменений у разных, совершенно неродственных видов, — но отнюдь не сближаются между собой, оставаясь генетически более близкими со «своими» исходными, чем с городскими других регионов. Изменённые человеком (рукотворные) ландшафты создают экстремальную среду обитания, города — её квинтэссенция. Мы рассматриваем приспособление диких видов птиц и отчасти млекопитающих к таким изменениям, происходящее путём направленной инвазии в неё и быстрых изменений популяционной структуры, экологии и поведения особей, восстанавливающих жизнеспособность в новых условиях и содействующих ещё большему их освоению, с проникновением на всё более изменённые человеком участки. Освоение урбосреды — кульминация всех процессов этого рода. Микроэволюция идёт здесь быстрее, чем в природных ландшафтах — тем быстрее, чем сильнее трансформация, с максимумом в урбосреде, но «застывает» на стадии приспособления. Формообразования — появления городских подвидов, видов и пр. — так и не случается, несмотря на растущее отделение городских популяций от исходных.

Эволюционная генетика

Частота микросателлитных мутаций у живородящих рыб на примере *Sebastes taczanowskii* Steindachner, 1880

Батищева Н. М., Ягодина В. Д., Брыков В. А.

Национальный научный центр морской биологии
им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Приморский край, Владивосток

Микросателлиты (MS) являются популярными молекулярными маркерами в генетических и эволюционных исследованиях в значительной степени из-за их изменчивости. Полиморфизмы в MS локусах обычно обусловлены вставками и делециями, которые встречаются чаще, чем другие изменения ДНК *de novo* (например, замены нуклеотидов). Наиболее простым подходом к изучению MS мутаций является прямое наблюдение за передачей аллелей в парах родитель-потомство. В настоящее время имеются данные о мутациях *de novo* для ряда локусов и организмов и показано, что некоторые из них более склонны к быстрым изменениям, чем другие.

Нашей целью было путём генотипирования 48 самок и их потомства получить эмпирические данные по частоте микросателлитных мутаций у живородящего восточного морского окуня (*Sebastes taczanowskii* Steindachner, 1880) на основе моделей передачи от родителей к потомкам, в нашем случае от матерей к потомкам. Проанализировано пять динуклеотидных локусов в локальной популяции. Несовпадения между известными аллелями матери и потомства считались мутациями, если они происходили только в одном локусе. При обследовании 177 потомков мы обнаружили разное количество мутаций, затрагивающих четыре локуса. Тенденции к мутациям в локусах с большим полиморфизмом нами не обнаружено. Наши результаты показывают, что в одном из наших локусов SR 7–2 уровень мутаций выше, чем в других, и составил $4,8 \times 10^{-2}$. По литературным данным геномный регион Sra.7–2, похоже, является одним из регионов, содержащих гены, вовлеченные в инициацию и поддержание видовой целостности. Локус SR 7–2 первоначально был охарактеризован у родственного вида *S. rastrelliger*. Некоторые авторы отмечают, что тестирование праймеров на других видах, полученных для исходного вида, приводит к снижению уровня MS полиморфизма. В нашем случае мы наблюдали эту закономерность лишь у одного локуса из пяти, в котором обнаружены нуль аллели. Однако в локусе SR

7–2 у исходного вида обнаружено 4 аллеля (*S. rastrelliger*) и 9 аллелей у самок *S. taczanowskii*, у их потомства — 12. Значительное увеличение уровня полиморфизма у потомства может быть связано с повышенной частотой мутаций в этом локусе. В дальнейшей работе предстоит понять, чем вызваны и какой модели MS мутаций соответствуют высокий уровень мутаций *de-novo* из нашего исследования по данному локусу.

Наши данные ещё раз подтверждают идею о том, что внутри- и межвидовая изменчивость уровня MS мутаций может охватывать порядок величин и подвержена изменчивости между локусами. Прямые оценки частоты MS мутаций показывают, что скорость мутаций у маркеров данного типа может различаться более чем на порядок по локусам внутри данного вида.

Генетическое разнообразие тугорослых и быстрорастущих популяций леща (*Abramis brama*) водных объектов Беларуси

**Гайдученко Е. С., Ризевский В. К., Лещенко А. В.,
Ермолаева И. А., Охременко Ю. И., Полетаев А. С.**

*Государственное научно-производственное объединение
«Научно-практический центр Национальной академии наук
Беларуси по биоресурсам», Минск, Беларусь*

Лещ — один из наиболее многочисленных охраняемых видов рыб в водных объектах Беларуси. Его биологии, экологии и особенностям воспроизводства посвящено множество работ. Отдельный интерес, сочетающий в себе как научную, так и хозяйственную ценность, представляет исследование экологических и генетических факторов, вызывающих различия по темпу роста особей леща. Исследованиями, проведёнными ранее сотрудниками лаборатории ихтиологии (НПЦ по биоресурсам, НАН Беларуси) было показано, что в зависимости от размерно-возрастных показателей особей популяции леща водоёмов Беларуси можно разделить на 5 классов: с «очень медленным», «медленным», «средним», «быстрым» и «очень быстрым» ростом. Кроме того, было установлено, что средняя индивидуальная продуктивность, под которой подразумевается прирост массы тела или энергии особи за единицу времени, быстрорастущего леща из р. Припять в 3,1 раза больше, чем у тугорослого леща из оз. Езерище.

В последнее годы, в связи с широким применением в биологии генетических методов, исследования интерес к изучению внутривидовой изменчивости рыб значительно повысился. Было показано, что такие признаки, как длина и масса тела рыб, которые, в основном, определяют продукционные (биоресурсные) показатели эксплуатируемых популяций, в значительной степени детерминированы генетическими вкладами родителей. До настоящего времени изучение биопродукционных возможностей эксплуатируемых популяций промысловых видов рыб в водных объектах Беларуси и их обусловленности на генетическом уровне не проводилось.

В связи с вышеизложенным, исследование размерно-возрастных показателей хозяйственно-значимых видов в основных рыбопромысловых водных объектах Беларуси и выявление возможной взаимосвязи данных показателей с показателями их генетического разнообразия является весьма актуальным. Это обусловлено, во-первых, тем, что изучение внутривидовой

и внутривидовой изменчивости, выяснение её причин, характера и направления даёт ключ к пониманию начальных этапов дивергенции; во-вторых, изучение морфо-биологических признаков и адаптивных свойств внутривидовых популяций в одинаковой мере важно, как для решения теоретических и практических вопросов рыбоводства и акклиматизации рыб, так и для рационализации рыбного промысла.

В настоящей работе представлены данные по изучению внутривидового генетического полиморфизма тугорослых (оз. Езерище и оз. Чёрное) и быстрорастущих (оз. Освейское и р. Днепр) популяций леща по фрагменту гена цитохрома б (*cyt b*), а также сопоставление полученных результатов с данными из GenBank.

Образец ткани от каждой отловленной особи помещали в отдельную пробирку и хранили в 96 % спирте при температуре -20°C . ДНК выделяли с помощью набора «Нуклеосорб» комплектации С (Праймтех, Беларусь). Для получения целевого фрагмента использовали пару праймеров: прямой Abb: 5'-TGTTTATTACCCAAATCCTCACG-3', обратный Ubb: 5'-CACGAGTGGGTTTGCTGG-3'. Реакционная смесь для ПЦР содержала в 25 мкл: 200 мкМ dNTP, 0,5 мМ каждого праймера, 2,0 мМ MgCl_2 , 1xTag Buffer, 1U Tag-полимеразы, 0,5 мкг ДНК-матрицы. Программа для амплификации: начальная денатурация 5 мин — 94°C ; 35 циклов денатурации в течение 45 с — 94°C , отжиг 80 с — 64°C , элонгация 1 мин — 72°C ; финальная стадия элонгации в течение 5 мин при 72°C . Результаты амплификации анализировали при помощи электрофореза в 1,5 % агарозном геле в присутствии бромистого этидия. Продукт ПЦР очищали при помощи ферментов экзонуклеазы и фосфатазы. Секвенирование проведено в ЦКП «Геном» ГНУ Институт генетики и цитологии НАН Беларуси на 3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems), с применением BigDye Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems). Первичный анализ результатов секвенирования, редактирование и выравнивание последовательностей проводили в пакетах программ MEGAX. Парсимониальные сети гаплотипов строили в программе PopArt.

В ходе исследования суммарно проанализировано 55 последовательностей фрагмента гена *cyt b* леща из водоёмов Европы (Дания, Чехия, Германия, Франция) и Китая, а также оригинальные данные из водных объектов Беларуси, полученные авторами исследования (оз. Езерище, Освейское, Чёрное и р. Днепр, 40 образцов из общего числа проанализированных). Темп роста особей леща, представленных в GenBank, неизвестен, однако при построении парсимониальной сети гаплотипов вышеперечисленные

оказались ближе к образцам с низким темпом роста (оз. Езерище и Чёрное). При построении парсимониальной сети гаплотипов обнаружена чёткая структура по группировке полученных данных в зависимости от водного объекта и темпа роста исследуемых особей: гаплотипы особей с низким темпом роста (оз. Езерище и Чёрное) сгруппировались совместно, гаплотипы особей с высоким темпом роста (оз. Освейское и р. Днепр) также образовали единый кластер с чётким различием по водным объектам. В целом, последовательности леща по гену *cyt b*, полученные нами в данном исследовании, отличаются высоким гаплотипическим разнообразием при низких значениях нуклеотидного. Также при исследовании особей леща из указанных водных объектов было установлено, что все проанализированные последовательности являются уникальными гаплотипами, встречающимися только в конкретном озере. Исключением являются образцы из р. Днепр, где из 8 образцов 3 принадлежали к одному гаплотипу.

В целом, из 55 проанализированных последовательностей было получено 43 гаплотипа, при этом наибольшее гаплотипическое разнообразие (21 гаплотип) отмечено для особей с низким темпом роста, обитающих в оз. Езерище и Чёрное. У данных особей отмечено также наибольшее среднее число нуклеотидных различий.

Результаты, полученные в ходе исследования, являются начальными, в дальнейшем планируется продолжить оценку генетического разнообразия популяций леща в водных объектах Беларуси с анализом взаимосвязи между показателями генетического разнообразия и темпом роста особей в популяциях леща, различающихся по темпу роста составляющих их особей с оценкой комплекса митохондриальных генов.

Эволюция кариотипа перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera): современное состояние и перспективы исследований

Гохман В. Е.

*Ботанический сад Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова, Москва*

Перепончатокрылые — один из наиболее богатых видами таксономически сложных и практически важных отрядов насекомых. В состав этой группы входит два подотряда: сидячебрюхие (*Symphyla*), включающие ряд анцестральных форм, и более продвинутые стебельчатобрюхие (*Apocrita*), причём последних часто разделяют на паразитических, или наездников (*Parasitica*), и жалящих (*Aculeata*). Для представителей данного отряда характерен аррентокический партеногенез, при котором самки развиваются из оплодотворенных яиц, а самцы — из неоплодотворенных. С аррентокией тесно связана гаплодиплоидия, т.е. самцы *Hymenoptera* обычно являются гаплоидными, а самки — диплоидными. Эти черты жизненного цикла считаются исходными для перепончатокрылых, однако в пределах рассматриваемой группы неоднократно происходил переход к телитокнии, при которой самки развиваются из неоплодотворённых яиц, а самцы отсутствуют.

Первые работы, посвящённые исследованию хромосом *Hymenoptera*, появились в конце XIX века, а к настоящему времени в этом отношении изучено около 2000 видов перепончатокрылых. В пределах данного отряда известны виды с гаплоидным числом хромосом (n) от 1 до 60. Весь этот диапазон, однако, характерен для представителей одного семейства — муравьёв (*Formicidae*), а в других группах размах изменчивости хромосомных чисел заметно ниже. Эти числа, конечно, дают самое общее представление о структуре того или иного кариотипа, но их можно использовать для оценки уровней генетической рекомбинации, особенно в контексте больших массивов данных (*big data*). В частности, оказалось, что разброс хромосомных чисел общественных *Hymenoptera* (т.е. степень различий по интенсивности рекомбинации) примерно втрое превышает таковой одиночных. Хромосомы перепончатокрылых являются моноцентрическими, т.е. каждая из них несёт единственную центромеру. Кариотипы представителей данного отряда весьма разнообразны, но в наборах с невысокими хромосомными числами обычно преобладают явно двуплечие элементы (мета-

и субметацентрики), а с высокими — хромосомы, одно из плеч которых укорочено или почти отсутствует (субтело- и акроцентрики). Филогенетический анализ позволяет предположить, что исходными для перепончатокрылых являются более высокие числа хромосом (порядка $n=25$), а затем в различных группах независимо происходило снижение этого показателя до цифр, близких к $n = 10-11$, и даже, как у многих наездников надсемейства *Chalcidoidea*, к $n = 5-6$. Рост хромосомных чисел, очевидно, имел место лишь в пределах тех или иных родов и таксонов смежных рангов, хотя такие случаи довольно часты у муравьёв и ос семейства *Vespidae*.

Для исследований по цитогенетике Hymenoptera весьма продуктивным оказалось использование молекулярно-генетических методов, среди которых особо выделяется флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH). Этот метод позволил выявить важные закономерности эволюции ряда последовательностей ДНК перепончатокрылых. Так, теломерные повторы типа (TTAGG)_n, характерные для многих других насекомых, были впервые обнаружены нами у *Symphyta*, что позволило подтвердить их анцестральный характер для отряда. У *Aprocrita* произошла утрата данных повторов, которые, однако, вновь независимо появились у изученных *Apidae* и *Formicidae*, т.е. пчел и муравьёв. В гаплоидных наборах большинства Hymenoptera присутствуют один-два сайта рибосомной ДНК, но количество их обычно увеличивается с ростом хромосомных чисел, достигая 4, 6 и 15 у отдельных представителей *Symphyta*, *Parasitica* и *Aculeata* соответственно. Кроме того, современные методы дали возможность впервые идентифицировать ряд перестроек, важных для понимания особенностей жизненного цикла и экологии перепончатокрылых. Так, исследование хромосом муравья *Solenopsis invicta* Buren с использованием FISH позволило обнаружить инвертированный участок хромосомы (т.н. «суперген»), в котором накапливаются генетические различия, связанные с деталями организации колонии. Ещё один возможный суперген выявлен нами при изучении двух криптических видов хальцид комплекса *Lariophagus distinguendus* (Förster) (Pteromalidae) с $n = 5$ и 6, которые иногда могут скрещиваться, но различаются по биологическим особенностям. Для исследования этих видов были применены методы микродиссекции и полнохромосомного пэйнтинга, также основанного на технике FISH.

Важнейший залог успешного изучения эволюции кариотипа Hymenoptera — использование надёжных филогенетических реконструкций. Значительное количество таких построений, основанных на результатах молекулярно-генетических исследований различных таксонов данного

отряда, опубликовано к настоящему времени. Поскольку хромосомные перестройки можно наиболее эффективно изучать при сравнении кариотипов родственных форм, настоятельная необходимость создания надёжных филогений на уровне групп близких видов становится очевидной. В частности, полногеномное секвенирование представителей нескольких видовых комплексов хальцид, относящихся к роду *Aphelinus* (Aphelinidae), позволило нам реконструировать их филогению и затем, основываясь на ней, определить основные направления эволюции кариотипа этих наездников. Кроме того, дополнительную информацию о возможных перестройках предоставили впервые полученные данные о размерах генома различных представителей *Aphelinus*. Тем не менее, хромосомные признаки иногда сами по себе могут являться синапоморфиями, маркирующими различные клады. Один из таких случаев обнаружен нами при исследовании некоторых представителей хальцид, относящихся к роду *Eurytoma* (Eurytomidae). У большинства этих наездников $n = 10$, но у трёх родственных видов выявлено $n = 7$, 6 и 5 , что, видимо, связано с последовательными попарными слияниями хромосом.

Перспективные направления работ по эволюционной цитогенетике перепончатокрылых, очевидно, связаны с использованием FISH и методов иммуноцитохимии для хромосомных исследований. Непременным условием прогресса в области анализа эволюции хромосомных наборов Hymenoptera также, безусловно, является создание возможно более детальных и надёжных филогенетических реконструкций.

Комплекс белков теломер и ядерной оболочки в мейозе: консервативность компонентов

Гришаева Т. М., Матвеевский С. Н.

*Институт общей генетики
им. Н. И. Вавилова РАН, Москва*

Мейоз — двухэтапный процесс деления эукариотических клеток, в ходе которого происходит редукция количества хромосом и в итоге формирование гаплоидных гамет. В мейозе хромосомы претерпевают различные перемещения, в которых важную роль играет прикрепление теломерных участков хромосом к ядерной оболочке (ЯО). В последнее время ЯО рассматривается не как барьер между содержимым ядра и цитоплазмой, а как активная платформа, участвующая в поддержании структуры ядра, передаче сигналов, регуляции работы генов, организации хроматина и в движениях хромосом в мейозе, что крайне необходимо для выравнивания, эффективного спаривания, точной рекомбинации и сегрегации гомологичных хромосом [Link et al., 2015]. Взаимодействие хромосом с ядерной оболочкой обеспечивается множеством белков, входящих в белковые комплексы. В составе ЯО функционирует так называемый LINC-комплекс, состоящий из белка KASH5 (компонент наружной мембраны) и SUN1 (компонент внутренней мембраны), связанные друг с другом [Zetka et al., 2020]. В организации теломерных участков хромосом основную роль играет шелтериновый комплекс [Chen, 2019], состоящий у высших эукариот из шести белков: TRF1, TRF2, RAP1, TIN2, TPP1 и POT1. В задачи нашего исследования входило изучение сравнительной консервативности белков SUN1, KASH5, TRF1, TRF2, RAP1 методами биоинформатического и цитологического анализа для установления возможных эволюционных трендов белковых комплексов LINC и шелтеринового.

Объектами биоинформатического исследования были ортологи (подтверждённые или гипотетические) белков KASH5 и SUN1 (белки ЯО), а также TRF1, TRF2 и POT1 у представителей разных линий развития эукариот. Было изучено 33 ортолога KASH5 (у позвоночных и беспозвоночных животных и грибов), 32 ортолога SUN1 (у позвоночных и беспозвоночных животных, растений и грибов), 35 ортологов TRF1 (у позвоночных и беспозвоночных животных, растений и грибов), 38 ортологов TRF2 (у позвоночных и беспозвоночных животных, растений и грибов), 31 ортолог RAP1 (у позвоночных и беспозвоночных животных и грибов). Данные были взяты из баз данных

GeneCards, UniProtKB и NCBI. Исследовались следующие параметры: доменная организация белков (программа CDART), их вторичная структура (аннотации к белкам в базе данных UniProtKB), изоэлектрические точки белков (pI, программа Compute pI/Mw tool) и набор консервативных аминокислотных мотивов (программа MEME). Цитологический анализ включал иммуноидентификацию теломерных и LINC-белков в мейоцитах представителей нескольких классов позвоночных животных.

Биоинформатический анализ показал, что консервативность белка KASH5 низкая. Очень высокая консервативность наблюдается только в пределах класса млекопитающих, средняя — в подтипе позвоночных. Белок SUN1 также консервативен только у позвоночных. За пределами этого подтипа сходство белков наблюдается только в районе основного функционального домена на С-конце белка. Белок шелтеринового комплекса TRF1 является консервативным лишь в пределах подтипа позвоночных животных. Все его ортологи по консервативности распадаются на группы в соответствии с их систематическим положением. Теломерный белок TRF2 (TERF2) также консервативен только в пределах подтипа позвоночных. У беспозвоночных животных, растений и грибов он имеет мало общего с белками позвоночных (возможно, это не ортологи). Компонент шелтеринового комплекса RAP1 (TERF2IP) консервативен только у позвоночных. У беспозвоночных и грибов только отдельные небольшие мотивы (разные в двух таксонах) являются общими с мотивами в белках позвоночных. Однако в работе Chen (2019) Rap1 дрожжей указан как ортолог RAP1 млекопитающих. Вероятно, в процессе эволюции потребовались значительные преобразования этого белка вслед за преобразованием белкового состава хромосом.

Эти выводы были нами проверены с помощью цитологических исследований. Белки KASH5, SUN1, TRF1, TRF2, RAP1 давали чёткие точечные сигналы в пределах ЯО и теломерных участков хромосом у крысы *Rattus norvegicus*, слепушонки *Ellobius alaicus*, малой лесной мыши *Sylviaemus uralensis*. Однократная проверка иммулокализации белка TRF2 в мейоцитах окуня *Perca fluviatilis* и шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* не выявила специфических сигналов. Перепроверка этих предварительных данных и расширение объектов иммуноцитохимического исследования входят в дальнейшие планы.

Таким образом, как и многие другие структурные белки мейоза, изученные нами белки ядерной оболочки (KASH5, SUN1) и шелтеринового комплекса (TRF1, TRF2, RAP1) являются консервативными только в пределах подтипа позвоночных животных. Видимо, в процессе эволюции

потребовались значительные преобразования этих белков вслед за преобразованием белкового состава хромосом в разных линиях развития эукариот. Стоит заметить, что дальнейшее иммуноцитохимическое изучение белков может быть основано на результатах биоинформатического анализа, благодаря которому будут подобраны коммерческие антитела к наиболее консервативным аминокислотным участкам в белковых молекулах.

Исследование гаплогрупп мтДНК снежного барана (*Ovis nivicola*)

Доцев А. В.¹, Охлопков И. М.², Медугорак И.³,
Зиновьева Н. А.¹

¹Федеральный исследовательский центр животноводства —
ВИЖ им. академика Л. К. Эрнста, Подольск

²Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск

³Университет Людвига-Максимилиана, факультет
ветеринарной медицины, Мюнхен, Германия

Исследование внутривидовой систематики снежного барана (*Ovis nivicola*) является важным аспектом сохранения биоразнообразия этого вида. Одним из способов изучения эволюционных связей между популяциями является анализ гаплогрупп, т.е. ряда гаплотипов, имеющих схожие нуклеотидные замены, наследуемых от общего предка. В настоящее время митохондриальные гаплогруппы описаны для человека (*Homo sapiens*) и некоторых видов животных: крупного рогатого скота (*Bos taurus*), овец (*Ovis aries*), коз (*Capra hircus*), свиней (*Sus scrofa*), лошадей (*Equus caballus*), яков (*Bos grunniens*), кур (*Gallus gallus*) и собак (*Canis familiaris*). Целью нашей работы было выявление и описание особенностей митохондриальных гаплогрупп снежного барана.

Нами были исследованы 135 полных митохондриальных геномов снежных баранов, относящихся к различным популяциям: Камчатской (КАМ, n=11), Корякской (KOR, n=23), Колымской (KOL, n=4), Момской (МОМ, n=6), Черской (CHE, n=9), Сунтар-Хаятинской (SKH, n=16), Центрально-верхоянской (VER, n=19), Орулганской (ORU, n=22), Хараулахской (КНА, n=22), Кодарской (KOD, n=1) и Путоранской (PUT, n=2). В качестве групп сравнения были отобраны полные митохондриальные последовательности представителей шести видов рода *Ovis*, доступные в базе данных NCBI: архара (*O. ammon*) (n=6), уриала (*O. vignei*) (n=5), азиатского муфлона (*O. gmelini*) (n=10), домашней овцы (*O. aries*) (n=10), толсторога (*O. canadensis*) (n=2) и тонкорого (*O. dalli*) (n=1). Выравнивание проводилось в программе Muscle 3.8. Поиск мутаций, являющихся общими для отдельных групп, проводилось вручную с визуализацией в программе MEGA 7. Обозначение номеров позиций исследуемых последовательностей митохондриальной ДНК проводилось в соответствии с референсным геномом *O. nivicola* — NC_039431.1.

При оценке последовательностей полных митохондриальных геномов снежного барана ($n=135$) по отношению к другим представителям рода *Ovis* ($n=34$) было обнаружено 24 SNP, по которым возможно видовое определение *O. nivicola*.

При внутривидовом исследовании митогеномов снежного барана было выявлено четыре основные гаплогруппы. К гаплогруппе А были отнесены все представители КАМ и три образца KOR. Популяции PUT, КНА и 16 образцов ORU были определены как гаплогруппа В. Основная часть KOR ($n=20$), представители KOL, MOM, CHE, SKH, KOD составили гаплогруппу С и в гаплогруппу D были включены VER и 6 образцов ORU.

Количество нуклеотидных замен, выделяющих гаплогруппу А, составило 74. В свою очередь, эта гаплогруппа разделилась на подгаплогруппы A1a (КАМ), A1b (KOR) и A2 (КАМ). Образцы, попавшие в гаплогруппу В, имели 12 общих SNP, не встречающиеся в других гаплогруппах, и далее делились на подгаплогруппы B1, в которую вошли представители PUT и B2, включающую представителей КНА и ORU. Семь нуклеотидных замен выявлены в наиболее широко географически распространённой гаплогруппе С, которая подразделилась на подгаплогруппы: C1a (SKH, CHE), C1b (CHE), C2a (SKH), C2b1 (CHE, KOL), C2b2 (CHE, MOM), C2b3a (KOR, KOL), C2b3b (KOR), C3a (SKH), C3b (SKH, CHE), C4 (KOD). В гаплогруппе D выявлены 22 уникальные нуклеотидные замены и описаны две подгаплогруппы D1 (VER, ORU) и D2 (VER).

Таким образом, в нашей работе мы провели исследование 135 полных митохондриальных геномов снежного барана и впервые описали особенности гаплогрупп этого вида.

**Различия в экспрессии генов у ген-пулов
TauL1, TauL2, TauL3 козьей травы
Aegilops tauschii Coss**

Дудников А. Ю.¹, Ming Hao², Deng-Cai Liu²

¹Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

²*Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University,
Chengdu, China*

Aegilops tauschii Coss. — дикий диплоидный злак, преимущественно самоопылитель, родич мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. В природе он представлен тремя ген-пулами, TauL1, TauL2 и TauL3, чётко различающимися при молекулярно-генетическом анализе с использованием последовательностей ДНК.

Многомерный анализ данных RNA-seq показал, что эти три ген-пула чётко и существенно различаются по уровням экспрессии генов. Это свидетельствует об адаптивном характере внутривидовой дивергенции *Ae. tauschii* и позволяет выявить гены, играющие в ней важную роль: это гены, дающие основной вклад в первую и вторую компоненту PCA. Было неожиданно увидеть такие различия на внутривидовом уровне, тем более, что между TauL1, TauL2 и TauL3 нет и намёка на какие-либо генетические барьеры, и любые скрещивания дают 100%-ю фертильность. Также, морфологические различия между *Ae. tauschii* subsp. *tauschii* (TauL1) и *Ae. tauschii* subsp. *strangulata* (TauL2 + TauL3) незначительны и ненадёжны в плане систематики; а между TauL2 и TauL3 они и вовсе отсутствуют.

Полученные данные имеют не только теоретический, но и практический интерес, так как генетическое разнообразие *Ae. tauschii* используется в селекции *T. aestivum*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ 21–54–53029 и the National Natural Science Foundation of China (32111530019)

Характеристика полного митохондриального генома и рибосомного оперона *Carassotrema koreanum* Park, 1938 (Digenea: Harpororidae) по данным высокопроизводительного секвенирования нового поколения (NGS)

Ивашко Я. И.^{1,3}, Семенченко А. А.²,
Солодовник Д. А.¹, Атопкин Д. А.^{1,3}

¹ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

²Лаборатория экологии и эволюционной биологии морских организмов, ДВФУ, Владивосток

³Кафедра клеточной биологии и генетики, ДВФУ, Владивосток

Трематода *Carassotrema koreanum* Park, 1938, типовой вид рода *Carassotrema* семейства Harpororidae Nicoll, 1914 — кишечный паразит пресноводных рыб, в частности карповых (Cyprinidae), реже — кефалевых (Mugilidae) (Overstreet Curran, 2005). На данный момент результаты филогенетического анализа по данным частичного секвенирования 28S рДНК позволяют присвоить статус отдельного подотряда для гапторид (Perez-Ponce de Leon & Hernandez-Mena, 2019). В этом отношении более информативными могут быть данные секвенирования полноразмерных митохондриальных геномов. В настоящей работе представлены первые данные секвенирования полного мт-генома для трематоды *Carassotrema koreanum*, включая структурную характеристику генома и анализ филогенетических связей Harpororidae внутри Digenea с использованием этих данных.

Данные о нуклеотидной последовательности митохондриального генома и рибосомного оперона *C. koreanum* получены методом секвенирования нового поколения NGS на платформе Ion S5 на базе лаборатории экологии и эволюционной биологии водных организмов ДВФУ впервые для науки. На основании полученных первичных данных был собран митохондриальный геном *C. koreanum* длиной 13,965 п.н., в котором обнаружено 12 белок-кодирующих генов, 2 гена рРНК, 22 гена тРНК и некодирующая область. Впервые обнаружен старт-кодон TTG для гена NAD5 в группе Harpororidae. Дополнительными данными подтверждено наличие этого кодона на 5'-конце гена NAD5 *Parasaccocoelium mugili*, секвенированного ранее.

Прочитанная нуклеотидная последовательность рибосомного оперона (18S + ITS1 + 5,8S + ITS2 + 28S рНК) *C. koreanum* длиной 10644 п.н.

включает ETS1 (1449 п.н.), 18S рРНК (1988 п.н.), ITS1 рДНК (558 п.н.), 5.8S рРНК (157 п.н.), ITS2 рДНК (274 п.н.), 28S рРНК (4152 п.н.), ETS2 (2066 п.н.).

Проведена аннотация генома, выполнен анализ использования кодонов белок-кодирующей части генома, выполнен сравнительный анализ результатов с полученными ранее данными для трематоды *Parasaccocoelium mugili* (Нарлпориде). Результаты анализа показали сходство в расположении генов с предыдущими опубликованными данными для *P. mugili* и другими представителями Plagiorchiida (Atopkin et.al., 2021).

Филогенетические реконструкции выполнены с помощью алгоритмов Maximum Likelihood и Bayesian Inference на основании выравнивания аминокислотных последовательностей длиной 2228 остатка. В анализ были включены геномы 59 видов Digenea, в качестве внешней группы использован *Diphylobothrium latum* (Cestoda).

Результаты филогенетического анализа показали, что Digenea разделились на 2 клады. Первая клада включала 8 видов из семейства Schistosomatidae — представителей родов *Schistosoma* и *Trichobilharzia*. Вторая клада — 47 представителей из 18 семейств. *Carassotrema koreanum* был наиболее близок к *P. mugili*, формируя отдельную высокоподдержанную ветвь, что не противоречит выделению Нарлпориде в отдельный подотряд.

В результате кластерного анализа, основанного на частотах использования 64 кодонов 12 белок-кодирующих генов мтДНК, изучаемые виды Digenea разделились на 10 кластеров. *C. koreanum* и *P. mugili* находятся в разных группах. Прослеживается согласованность с результатами филогенетического анализа: в дифференциации рода *Schistosoma* от остальных трематод. В результате кластеризации методом k-средних, основанного на частотах использования 13 кодонов, *C. koreanum* и *P. mugili* оказались в общем кластере. При этом кластеризация других групп сохранилась.

Работа поддержана грантом РФФ, проект № 22–24–00896.

Генетический ландшафт народов Кавказа по данным углублённого анализа Y-гаплогруппы G2a

Кагазежева Ж. А.^{1,2}, Почешхова Э. А.²,
Запорожченко В. В.¹, Агджоян А. Т.^{1,3}

¹Медико-генетический научный центр, Москва

²Кубанский государственный медицинский университет, Краснодар

³Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва

Кавказ — один из наиболее сложных регионов мира по многообразию составляющих его народов, которое отразилось как в культурном (лингвистическом, этнографическом), так и в биологическом (антропологическом, генетическом) разнообразии. Изучение генофондов народов Кавказа проводилось по разным генетическим маркерам: митохондриальной ДНК, Y-хромосомы, широкогеномным аутомсомным панелям, полногеномному анализу экзомов. Однако многие фундаментальные научные проблемы, касающиеся истории его народов, остаются нераскрытыми. Полное секвенирование Y-хромосомы открыло возможность анализа тонкой структуры генофонда сразу в двух измерениях — в пространстве и во времени и было реализовано в данном исследовании применительно к народонаселению Кавказа путём детального филогенетического и филогеографического анализа самой частой на Кавказе гаплогруппы G2a.

Проведённое исследование образцов ДНК-носителей гаплогруппы G2a позволило выявить ряд новых субветвей и их чёткую географическую приуроченность. Прежде всего, подтвердилась значительная генетическая обособленность Кавказа от популяций Восточной Европы, Урала и Сибири. Гаплогруппа G2a на Кавказе представлена двумя основными субгаплогруппами: P303 и Z6582 (ранее — P16).

В пределах субгаплогруппы G2a-P303 выявлено шесть информативных ветвей, описывающих генофонд народов Кавказа. Две самые древние ветви L1266 (xL1264) и L1264 происходят от единого корня L1266, филогенетическая датировка которого находится в интервале 4–7 тысяч лет назад (по данным полногеномного секвенирования). Ветвь L1266 (xL1264) больше распространена в Закавказье, а параллельная ей L1264 — на Северном Кавказе. Именно внутри «северокавказской» ветви L1264 сосредоточены ещё четыре информативных варианта Y-хромосомы: их датировки не более 4 тысяч лет, филогеография указывает на более поздние события

дифференциации генофонда Северного Кавказа. Вариант L1264 (xYY9632, YY1215, YY1786) встречается только в популяциях Западного Кавказа и Восточного Кавказа, а три остальные варианта — YY9632, YY1215, YY1786 — выявляют генетические различия внутри Западного Кавказа, в том числе между абхазо-адыгскими и тюркоязычными популяциями.

Другая гаплогруппа — G2a-Z6582 — встречается преимущественно среди популяций Кавказа. Базальная ветвь Z6582 (xFGC1159, Z31462, Z7940) распространена в популяциях Западного Кавказа, а также с небольшими частотами на Центральном и Восточном Кавказе. Ветви FGC719 и Z7944 наиболее характерны для осетин, причём у осетин-дигорцев одинаково часты обе ветви, а у иронцев преобладает только одна — FGC719.

Полученные результаты по филогеографии гаплогруппы G2a были обобщены и представлены с помощью филогенетического дерева и картографического атласа распространения гаплогрупп Y-хромосомы в популяциях Кавказа. Атлас демонстрирует ряд чётких географических градиентов: стремительный рост частоты YY1215 (как и других ветвей гаплогруппы G2a-P303) с востока на запад с максимумом в популяциях абхазо-адыгских народов, минимально — у нахских народов, практически отсутствие — у народов дагестанской группы. Перспективным для дальнейшего изучения представляется и паттерн гаплогруппы G2a-Z6582 (P16): её максимальное разнообразие наблюдается в генофонде Центрального Кавказа, а на запад распространяется в основном базальная ветвь.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Медико-генетического научного центра им. акад. Н. П. Бочкова проекта РНФ № 21-74-00156.

Изменчивость нуклеотидного состава в генах гормона роста лососевых рыб

Каменская Д. Н., Брыков В. А.

*Национальный научный центр морской биологии
им. А. В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН*

Дупликации генов являются одним из основных механизмов формирования в процессе эволюции нового генетического материала. Как правило, одна из копий дублированного гена оказывается под меньшим давлением очищающего отбора, накапливает мутации с более высокой скоростью, что со временем может привести к появлению у дублированного гена новой функции. В процессе эволюции мутации по разным участкам генома распределяются неравномерно, что зависит от многих факторов. Известно, что белок-кодирующие последовательности и регуляторные элементы находятся под жёстким давлением отрицательного отбора. В некодирующих последовательностях мутации возникают с более высокой частотой.

У лососевых рыб в результате нескольких раундов полиплоидизации многие гены оказались множественными, в том числе и ген гормона роста. У всех исследованных видов лососевых гены гормона роста состоят из пяти интронов и шести экзонов. Различия в размере генов гормона роста, как у разных видов, так и между двумя копиями гена одного вида, возникают за счёт разной длины интронов. В зависимости от значимости выполняемых функций судьба дублированных генов может складываться по-разному. Наиболее частый случай — потеря функции в результате накопления мутаций одним из паралогов. Это приводит к тому, что одна из копий становится псевдогеном. Другой вариант — это субфункционализация, когда оба гена остаются функциональными, но транскрибируются в разных тканях или разделяют между собой функции, которые до дубликации выполнял один ген. Известны случаи, когда дублированный ген приобретает новую, существенно отличающуюся функцию.

Однако за всё время дивергенции лососевых (25–100 млн лет) ни одна из двух копий не стала псевдогеном и не накопила такое количество замен, которое сопровождалось бы кодированием белка с новыми функциями (неофункционализация), отличными от тех, которые выполняет гормон роста. На сохранение функционального потенциала обоих генов указывает отсутствие дополнительных стоп-кодона в нуклеотидной последовательности, открытая рамка считывания общей длиной 630 п.н., высокая

консервативность предсказанной аминокислотной последовательности, включая положения цистеиновых остатков. Достаточно консервативными остаются и промоторные участки. В обоих генах-паралогах представлены одинаковые сайты связывания с тканеспецифичными транскрипционными факторами и другими лигандами, которые принимают непосредственное участие в формировании активного транскрипционного комплекса. Но в последнее время появляется всё больше данных о том, что в регуляции экспрессии генов участвуют не только стационарные регуляторные элементы, включая сайты связывания с факторами транскрипции, но и механизмы, определяемые модификациями ДНК. Наиболее известный из них — метилирование цитозиновых остатков. Поскольку одна из копий гена гормона роста лососевых находится под ослабленным давлением отбора, это может способствовать изменению нуклеотидного состава, а именно увеличению доли GC-пар, что приведёт к появлению большего числа CpG островков, что может отразиться на регуляции транскрипции. И для того, чтобы оценить потенциальное участие механизмов модификации ДНК в регуляции экспрессии генов гормона роста лососевых, была проведена оценка распределения цитозиновых и гуаниновых остатков, а также динуклеотидов CpG вдоль нуклеотидной последовательности генов.

К вопросу об истории формирования генетического разнообразия налива (*Lota lota* L.) в Евразии и на Аляске

Копориков А. Р., Ялковская Л. Э., Крохалева М. А.,
Богданов В. Д., Бородин А. В.

Институт экологии растений и животных
Уральского отделения РАН, Екатеринбург

Несмотря на многочисленные исследования налива (*Lota lota* L.), до сих пор остаются вопросы, связанные с его внутривидовой дифференциацией (Копориков, 2021). Согласно распространённому мнению (Pivnicka, 1970), на территории Евразии и Аляски обитает подвид *L.l.lota*, а в Северной Америке — подвид *L.l. maculosa*. Недавние генетические исследования (Fang et al., 2013; Nan et al., 2021) показали, что налимом р. Амур может претендовать на подвидовой статус.

Впервые генетическое разнообразие и филогеография налива в пределах всего видового ареала были проанализированы Ван Худтом (Van Houdt et al., 2003). В ходе дальнейших исследований была предложена и обоснована гипотеза формирования генетической структуры вида и его филогеографии (Van Houdt et al., 2005 и др.). Предок современного налива, датируемый ранним плиоценом, был обнаружен в солоноватоводном Венском бассейне (*L. hulai* Pietschmann, 1934), что свидетельствует о Евразийском происхождении вида. В дальнейшем, по-видимому, уже пресноводная форма расселилась циркумполярно. Североамериканские популяции пережили периоды оледенения в нескольких рефугиумах, а евразийские вымерли или сократились до небольшой популяции. В среднем плейстоцене вид реколонизировал Палеарктику в пределах современного ареала из Северной Америки или из предполагаемого Евразийского рефугиума.

Генетическая дифференциация *L.l.lota* (данные мтДНК) выявлена только для периферийных популяций. Так, в Европе выделяют две гаплогруппы: Западно-Европейская (WEu) — бассейн Атлантики от Франции до Дании; Северо-Европейская (NEu) — Скандинавия, возникновение которых связывают с соответствующими ледниковыми рефугиумами. На Аляске в бассейне реки Купер (оз. Толсона) определена Ala-группа на основании одного уникального гаплотипа. На большей части ареала — от Центральной Европы до Аляски — представлены широко распространённые гаплотипы, которые являются базальными в генетической структуре подвида в целом.

Это предположительно связано с расселением благодаря транссибирским подпорным водоёмам, которые можно рассматривать в качестве своеобразных рефугиумов. Тем не менее, остаётся целый ряд вопросов, связанных с историей формирования современной филогеографической структуры налима, поскольку азиатская часть ареала в работах представлена крайне ограниченными данными.

Нами проведены исследования на территории Западной Сибири и Казахстана (Обь-Иртышский бассейн), в восточно-европейской части России (Волжско-Камский бассейн) (Хрунык и др., 2015, Хрунык и др., 2017, Копориков и др., 2017, Ялковская и др., 2020 и др.), выполнены филогенетический и филогеографический анализы с включением всех доступных данных, включая материалы из Китая (GenBank).

В результате получены полные последовательности контрольного региона мтДНК (804 п. н.) для 137 особей из Обь-Иртышского бассейна и 23 особей из Волжско-Камского бассейна. Генетический анализ налима с включением новых данных показал, что в Обь-Иртышском бассейне наблюдается высокое генетическое разнообразие и встречаются как широко распространённые базальные гаплотипы, так и обнаруженные ранее только в определённых регионах Евразии и Аляски (Хрунык и др., 2017, Копориков и др., 2017). Согласно палеонтологическим находкам, самый древний налим, принадлежащий к виду *L. lota* и датируемый возрастом 550–600 тыс. лет назад, обнаружен в Западной Сибири (Косинцев и др., 2004). Наиболее ранний налим, зафиксированный на территории Европы, — 30–70 тыс. лет назад (Zastrow et al., 2018), в Неарктике — 60–100 тыс. лет назад (Cumbaa et al., 1981).

Таким образом, на основании результатов филогенетических реконструкций, значений генетического разнообразия, данных о времени расхождения генетических линий в пределах подвидов: *L. l. maculosa* — примерно 448–607 тыс. лет назад; *L. l. lota* — 240–325 тыс. лет назад (Van Houdt et al., 2005) и палеонтологических данных можно говорить о том, что реколонизация Евразии произошла из акватории, находившейся на месте современного Обь-Иртышского бассейна.

Распространение гаплотипов на восток, в сторону Азии, шло по подпорным водоёмам и бифуркациям рек, далее на Аляску через Берингию и бассейны рек Палеоанадырь и Палеоюкон. На запад от Обь-Иртышского бассейна расселение налима проходило через транзитную систему Волжско-Камского бассейна (Ялковская и др., 2020). Отмечены два направления экспансии: на севере — через подпорные водоёмы в Неву, Балтику и дальше

в Северную Европу; на юге — через Волжско-Камский бассейн и р. Дон в реки Центральной Европы. Наблюдаемую в Европе генетическую структуру мы связываем не с наличием нескольких рефугиумов и действием ледников, а транзитной ролью Волжско-Камского бассейна и попаданием в него разных гаплотипических групп из Обь-Иртышского бассейна на юге и севере через подпорные водоёмы или места бифуркации рек.

Возникновение амурской группы налима, предложенной китайскими коллегами в качестве третьего подвида (Fang et al., 2013; Han et al., 2021), вероятно, связано с изоляцией юго-восточных популяций евразийского налима в р. Амур во время одного из максимумов оледенения. Гаплотипы Амурского бассейна ближе к *L.l.lota* и, согласно нашим филогенетическим реконструкциям, являются наиболее дифференцированной группой этого подвида (Ялковская и др., 2020).

Работа выполнена в рамках Государственных заданий ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН по темам «Эволюция биоразнообразия континентальной фауны центральной части Северной Евразии в четвертичном периоде: морфологические, генетические и функционально-экологические аспекты» № 122021000094–3 и «Состояние и динамика биоресурсов животного мира Уральского региона, разработка научных основ его мониторинга и охраны» № 122021000084.

Популяционно-генетическая структура мигрирующих и немигрирующих видов журавлей

Мудрик Е. А., Политов Д. В.

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва

Среди 15 современных видов журавлей есть широко распространённые многочисленные виды и эндемики с низкой численностью, а также дальние и ближние мигранты и немигрирующие виды, подвиды и популяции. Размер и плотность популяций, так же как и интенсивность и векторы генных потоков, отражаются на внутривидовой генетической структуре, поскольку эти параметры связаны с генетическим разнообразием и его распределением внутри ареалов.

Из данных, полученных для большинства видов журавлей по ядерным микросателлитным локусам, следует, что немигрирующие виды, подвиды и популяции характеризуются более низким генетическим разнообразием, чем мигрирующие. Так, уровни наблюдаемой гетерозиготности (H_o) по этим маркерам в популяциях индийского *Antigone antigone* (Jones et al., 2005), австралийского *A. rubicunda* (Miller et al., 2019), сережчатого *Bugeranus carunculatus* (Jones et al., 2006), восточного венценосного *Balearica regulorum* (Meares et al., 2009) и двух малочисленных оседлых подвидов канадского журавля — миссисипского *Antigone canadensis pulla* и флоридского *A. c. pratensis* (Jones et al., 2010) находились в пределах от 0.275 до 0.548. Обеднение генетического разнообразия установлено также у оседлой популяции японского журавля *Grus japonensis* на о. Хоккайдо ($H_o = 0.430$) (Sugimoto et al., 2015) и американского журавля *G. americana* ($H_o = 0.455$) (Jones et al., 2010), который является мигрантом, но, как и островная популяция *G. japonensis*, испытал резкое сокращение численности. В результате прохождения через «бутылочное горлышко» эти два самых редких в мире журавля утратили более 2/3 своего генетического разнообразия по мтДНК (Glenn et al., 1999, Akiyama et al., 2017). В то же время генетическая изменчивость мигрирующей континентальной популяции *G. japonensis* по микросателлитным локусам выше ($H_o = 0.654$, Sun et al., 2020; $H_o = 0.711$, Zou et al., 2010), чем у островной, и соответствует уровню этого показателя, находящемуся в пределах от 0.638 до 0.739 у других мигрирующих видов: стерха *Leucogeranus leucogeranus* (Мудрик и др., 2014), красавки *Grus virgo* (Mudrik et al., 2018), серого *G. grus* (Мудрик и др., 2015) и даурского *Antigone vipio* (Мудрик и др., 2022) журавлей.

Чаще всего мигрирующие виды характеризуются более низкой генетической дифференциацией по сравнению с немигрирующими, что может быть обусловлено их перемещениями на большие расстояния и вероятностью изменения пролётных путей, мест зимовки и гнездований. Так, значения показателя межпопуляционной подразделенности F_{ST} у мигрирующих журавлей по микросателлитным локусам составляют от 0.011 (*G. grus*, Мудрик и др., 2015) до 0.060 (*A. canadensis*, Jones et al., 2005), по мтДНК — от –0.001 (*G. monacha*, Zhang et al., 2012) до 0.075 (*A. vipio*, Мудрик и др., 2022). У немигрирующих видов F_{ST} по микросателлитам достигает 0.282 (*A. antigone*, Nevard et al., 2020), а по мтДНК — 0.450 (*Bugeranus carunculatus*, Jones et al., 2006). Значительная дифференциация присутствует между мигрирующими и немигрирующими подвидами *A. canadensis* ($F_{ST} = 0.480$, Rhymer et al., 2001), в то время как между континентальной и островной популяциями *G. japonensis* она низкая ($F_{ST} = 0.025$, Zou et al., 2007), вероятно, из-за общего обеднения генофонда японского журавля.

Таким образом, ограниченный поток генов между немигрирующими популяциями журавлей способствует увеличению внутривидовых генетических различий и более низкой генетической изменчивости этих популяций по сравнению с мигрирующими видами или подвидами, интенсивный поток генов у которых, соответственно, снижает генетическую дифференциацию и повышает генетическое разнообразие.

**Генетическое разнообразие популяций
сомика американского *Ameiurus nebulosus*
(Le Sueur, 1819) — инвазивного вида в Беларуси**

Охременко Ю. И., Гайдученко Ю. И.

*Научно-практический центр
Национальной академии наук Беларуси
по биоресурсам, Минск, Беларусь*

Виды семейства Иctalуровые (*Ictaluridae*) являются инвазивными на территории Европы и представляют серьёзную угрозу для аборигенной ихтиофауны. В конце XIX века в Европу были завезены три вида американских сомов семейства Иctalуровые: американский (коричневый) сомик *Ameiurus nebulosus* (Le Sueur, 1819), американский чёрный сомик *Ameiurus melas* (Rafinesque, 1820), американский (жёлтый) сомик *Ameiurus natalis* (Le Sueur, 1819). *A. natalis* был завезён в 1906 г. и смог образовать самостоятельные популяции только в Италии, другие два вида широко расселились по всей Европе.

Впервые *A. nebulosus* и *A. melas* были зарегистрированы во Франции в 1871 г. Морфологически *A. nebulosus* и *A. melas* трудно различимы между собой, ввиду чего американские сомики, впервые отловленные в водоёмах Франции, Италии и Румынии, были ошибочно идентифицированы как *A. nebulosus*, являясь при этом *A. melas*. Также, по имеющимся опубликованным данным, известны случаи гибридизации между *A. nebulosus* и *A. melas*, что, с одной стороны, затрудняет точную видовую идентификацию, а с другой стороны требует дополнительных мониторинговых исследований инвазионного потенциала данных видов вне нативного ареала обитания.

В конце XIX столетия в озёра и пруды западной Белоруссии, в частности в оз. Орехово (Малоритский район Брестской области), польскими рыбаками был завезён *A. nebulosus*. До настоящего времени на территории Беларуси сомик обитал в отдельных озёрах бассейна рек Западный Буг и Припять. В последние годы он широко распространился по всему юго-западу Беларуси (Брестская и Гродненская области), отмечен в центральной её части (Минская область).

Американский (чёрный) сомик *A. melas* на территории Беларуси зарегистрирован не был. Однако в ряде стран-соседей отмечается проникновение этого вида с 1935 г. (Польша), а в 2004 г. вид был зарегистрирован на территории Украины.

В данной работе представлены исходные данные по изучению внутри-видового генетического полиморфизма американского сомика *A. nebulosus*, основанные на анализе гена COI, кодирующего первую субъединицу цитохромоксидазы С, а также сопоставление их с данными, имеющимися в международных базах данных BOLD и GenBank.

Для получения целевого фрагмента использовали пару праймеров FF2d (5_ - TTCTCCACCAACCACAARGAYATYGG-3_); FR1d (5_-CACCTCAGGG TGTCCGAARAAYCARAA-3_). Программа для амплификации: начальная денатурация 2 мин — 94°C; 35 циклов денатурации в течении 30 с — 94°C, отжиг 40 с — 52°C, элонгация 1 мин — 72°C; финальная стадия элонгации в течение 10 мин при 72°C.

Первичный анализ результатов секвенирования, редактирование и выравнивание последовательностей проводили в пакетах программ MEGAX. Парсимониальные сети гаплотипов строили в программе PopArt.

В ходе работы был проанализирован 81 образец гена COI с длиной 655 bp: 56 получены авторами статьи (Беларусь), 25 взяты из международных баз данных BOLD и GenBank (KX145191.1; KX145341.1; JX516987.1; EU523909.1; KX145148.1; KX145411.1; HQ557164.1; EU524433.1; MT150962.1; MT150961.1 — Канада, MT456141.1; JX517026.1 — США, KJ552541.1 — Польша, MK439913.1; MK439917.1 — Чехия, KX909515.1; KX909527.1; KX90951.1; KX909517.1; KX909545.1; KX909533.1; KX909525.1; KX909543.1; KX909526.1; KX909548 — Венгрия). Установлено, что все проанализированные особи относятся к виду *Ameiurus nebulosus*. В ходе анализа всех последовательностей было обнаружено 8 гаплотипов, при этом 3 из них встречаются на территории Беларуси.

Анализ филогенетического дерева, построенного на основании гена COI, показал, что ветвление в пределах этой группы не имело чёткой структуры, связанной с территорией, на которой гаплотип был найден, а также высоких поддержек ветвления (бутстреп поддержка 60). Практически все образцы, полученные нами, образуют единый кластер с образцами из Канады, Венгрии, Польши и США.

Анализ медианной сети гаплотипов американского сомика показывает наличие одного наиболее широко распространённого гаплотипа по гену COI (H1), который широко представлен как на территории Беларуси, так и в системе Великих Американских озёр (Канада и США), Венгрии и Польше. Полученные результаты позволяют рассматривать его как предковый гаплотип. От данного гаплотипа H1 посредством одной мутации образовались последующие 6 гаплотипов: 2 из них представлены образцами

из Беларуси (оз. Ореховское, Малоритский район и оз. Каташи, Кобринский район); 4 гаплотипа из Канады (система Великих озёр, оз. Онтарио и озера в провинции Квебек, Канада).

Для определения генетического разнообразия все проанализированные образцы были разделены на 3 группы: 1) образцы из приобретенного ареала — Беларусь; 2) образцы из приобретённого ареала — Венгрия, Польша и Чехия; 3) образцы из естественного ареала — система Великих озёр (США и Канада). Для каждой группы были рассчитаны показатели генетического разнообразия.

Анализ общего генетического разнообразия показал высокий уровень гаплотипического разнообразия в естественном ареале ($H_d=0,758\pm0,112$) и низкий уровень в приобретённом ареале ($H_d=0,282\pm0,142$), в том числе в Беларуси ($H_d=0,071\pm0,047$), несмотря на достаточное количество проанализированных образцов. Можно отметить, что наибольшим гаплотипическим разнообразием (отмечено 3 гаплотипа) характеризуются последовательности из места первоначальной интродукции (Малоритский район, Беларусь). При этом, независимо от места обитания, все особи отличаются низким значением нуклеотидного разнообразия.

На основании полученных данных можно предполагать, что появление американского сомика и его расселение в водоёмах Беларуси идет путём случайных интродукций с первоначальным вселением наиболее распространённого древнего предкового гаплотипа H1, от которого впоследствии образовались новые гаплотипы.

Генетический полиморфизм современных форм европейского зубра (*Bison bonasus* Linnaeus)

Перерва В. И.

*Приокско-Террасный государственный заповедник
им. М. А. Заблочкиго, Московская обл.,
Серпуховский р-н, м. Данки*

Возрождение европейского зубра после его истребления в дикой природе в 1920-е годы активно происходило только после Второй мировой войны. К этому времени в условиях неволи сохранились зубры трёх племенных линий — плесской, беловежской и кавказско-беловежской. Звери этих племенных линий имели достаточно чёткие морфологические различия (Заблочкий, 1957; Перерва, 2021). Эти группы животных имели и различный уровень генетического полиморфизма и гетерозиготности, т.к. происходили от различного количества особей-основателей: плесские — от 2 особей, беловежские — от 7, а кавказско-беловежские — от 12, среди которых был последний представитель исчезнувшего кавказского подвида.

Как известно, источник гетерозиготности — гибридизация или мутация. Гетерозиготность — показатель изменчивости, необходимой для эволюции природных популяций. Обладая более разнообразным набором аллелей, гетерозиготные особи лучше приспособлены к различным колебаниям условий внешней среды, отличаются большей жизнестойкостью, продуктивностью, устойчивостью к различным заболеваниям. При гетерозиготности эффект вредных и летальных рецессивных аллелей подавляется присутствием соответствующего доминантного аллеля и проявляется только при переходе этого гена в гомозиготное состояние.

Маскирующее действие доминантных аллелей при гетерозиготности — причина сохранения и распространения в популяции вредных рецессивных аллелей. Их выявление путём испытания производителей по потомству осуществляется при любой племенной и селекционной работе. Именно этот метод был использован при оценке различных племенных линий зубров, а также степных бизонов и гибридов зубра с бизоном и крупным рогатым скотом на основе информации, накопленной в племенном деле Центрального зубрового питомника Приокско-Террасного заповедника с 1948 по 2018 гг.

В первую очередь обращают на себя внимание позитивные данные по качеству размножения внутри плесской племенной линии. В Центральном

зубровом питомнике исходное племенное поголовье этой линии составляли две пары зубров: пара Плещух II (№ 679, здесь и далее номера по Международной родословной книге зубров — **ЕВРВ**) и Плессе (№ 547), завезённые в 1948 г., а также Плекс (№ 2126) и Плумпа (№ 2867), доставленные в 1974 и 1975 гг., и бык Бархат (№ 913), прибывший в питомник в 1965 г. От спаривания этих особей между собой было получено 11 зубрят, которые все были жизнеспособны. Этот факт указывает на то, что плесская племенная линия, разводившаяся «в себе» с 1860-х годов, стала «чистой» линией, которая за более чем 110-летний период лишилась летальных генов, а её представители приобрели свой особый внешний вид.

Весомым подтверждением того, что плесская линия разведения чистокровных европейских зубров несёт свой уникальный генофонд, отличный от других племенных линий вида, является высокая смертность телят при скрещивании её представителей с беловежской племенной линией: процент мертворождённых и погибших телят составляет 14,9% и 4,3% телят, павших в возрасте до одного года. При этом смертность зубрят, у которых отцом был плесский бык, более чем в 3 раза ниже (9,4%), чем при отцовстве беловежского самца (26,7%).

Как оказалось, очень высока (от 55,2% и выше) смертность при спаривании внутри беловежской линии разведения. В Центральный зубровый питомник основатели этой линии были доставлены в 1951 г.: Побут (№ 764), Пожого (№ 715), Помста (№ 788).

Как видно, в обеих племенных линиях разведения (плесской и беловежской) результаты размножения кардинально различаются по качеству. Гетерозиготность в беловежской линии, обусловленная большим количеством особей-основателей, с менее чем 70-летним периодом разведения «в себе» в европейских зоопарках, ещё не освободила эту популяцию от летальных генов.

Кавказско-беловежская племенная линия, имевшая в своём генофонде гены от 12 особей-основателей, за тот же период времени (70–80 лет) уже сбалансировала уровень летальных генов, и потому смертность молодняка при спаривании особей этой линии была незначительна (8,4%). На таком же уровне летальность определена в группе чистокровных степных бизонов ЦЗП (9,3%).

А вот скрещивание беловежской и кавказско-беловежской племенных линий вызывает всплеск гибели телят (18,9 + 9,4%). Причём уровень смертности при спаривании кавказско-беловежского самца с беловежской самкой составляла 30%, тогда как беловежского самца с кавказско-беловежской

самкой — лишь 12,1%. А вот при спаривании плесских зубров с кавказско-беловежскими смертности получаемого потомства не было зафиксировано.

Таким образом, уровень генетического различия между беловежской и кавказско-беловежской племенными линиями уже настолько велик, что между ними возникла генетическая несовместимость — постзиготическая изоляция, которая проявляется в пониженной приспособленности гибридов. Развитие постзиготической изоляции, которая начинается с пониженной приспособленности гибридов и заканчивается полной нескрещиваемостью, — это неизбежный побочный эффект накопления генетических различий. Эффект основан на «антагонистическом эпистазе», то есть на конфликтах между аллельными вариантами разных генов. Если две популяции долго не скрещиваются между собой, у них неизбежно накапливаются взаимно несовместимые аллели. Как известно, проявление генетической несовместимости — постзиготической изоляции — является важным этапом видообразования.

Следовательно, все три племенные линии чистокровных зубров за 100-летний период разведения приобрели явные генетические различия, являющиеся основанием для их дивергенции.

**Внутривидовая структура
волка Палеарктики в свете данных
молекулярно-генетических маркеров**

Политов Д. В.¹, Нечаева А. В.¹, Казимиров П. А.¹,
Талала М. С.,² Белоконь Ю. С.¹, Белоконь М. М.¹ Захаров Е. С.³,
Леонтьев С. В.⁴, Давыдов А. В.⁵, Бондарев А. Я.⁵

¹Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва

²Дальневосточный федеральный университет,
кафедра генетики, Владивосток

³Институт биологических проблем криолитозоны
Сибирского отделения РАН, Якутск

⁴Республиканская ассоциация общественных объединений
охотников и субъектов охотничьего хозяйства «Кансонар»,
Астана, Казахстан

⁵Институт биологических проблем криолитозоны
Сибирского отделения РАН, Якутск

Волк *Canis lupus* (L. 1758) — крупный и широко распространённый хищник, играющий огромную роль в наземных экосистемах от тундры и тайги на севере до степей и полупустынь на юге и распространённый практически на всей территории Палеарктики и Неарктики и многих островах. Состояние популяций волка в разных регионах может изменяться от полного истребления или депрессии на части исторического ареала до процветания на фоне стабильно высокой или растущей численности и вызванного этим обострения конфликта волка с человеком. Волк является одним из наиболее тесно связанных с человеком хищников, конкурируя с ним за ресурсы охотничьих животных, но в то же время регулируя их популяции, охотясь на домашний скот, нападая в том числе на домашних собак и скрещиваясь с ними, а в ряде случаев отмечены и нападения на людей. В России, в отличие от большинства регионов мира, плотность популяций волка высока: общая численность достигает 60 000 особей, и свыше 15% популяции ежегодно истребляется в рамках программ регулирования численности вида. Несмотря на то, что популяции волка, обитающие на российской территории, являются ядром генофонда голарктической ветви волка — самой широкораспространённой и успешной, генетически они изучены пока слабо. Баланс факторов, формирующих генетическую структуру вида — потока генов, генетического дрейфа, стабилизирующего

и локального дизруптивного отбора, — остаётся неизвестным. Пространственная дифференциация на российской части ареала, в том числе между обычно выделяемыми подвидами — тундряной, лесной, степной, кавказский, горно-лесной и т.д. — описана с помощью молекулярно-генетических методов крайне слабо. Наше продолжающееся исследование ставило целью выяснить уровень изменчивости и степень дифференциации волка России по набору наиболее широко применяемых молекулярно-генетических маркеров ядерной (микросателлиты) и цитоплазматической (митохондриальная ДНК) локализации, оценить сравнительную роль различных факторов в формировании популяционно-генетической структуры вида, оценить масштаб и географию процесса гибридизации волка с собакой.

Создана коллекция проб тканей — в основном, фрагментов высушенных шкур, в меньшей степени, фиксированных этанолом мышц и внутренних органов — и препаратов выделенной ДНК волка России и Казахстана, всего более 2600 образцов. Исследована изменчивость 27 аутосомных микросателлитных локусов на основе мультиплексных панелей (800 образцов), а также маркеров с унипарентальным наследованием: трёх микросателлитов Y-хромосомной локализации и митохондриальной ДНК (секвенирование контрольного региона у 540 особей). Внутрипопуляционная изменчивость волка оказалась высокой на всей исследованной части ареала. Уровни межпопуляционной дифференциации по микросателлитам и мтДНК оказались умеренными (оценки показателей генетической подразделённости варьировали в пределах 10–20% от общей изменчивости). Тест Таджимы по данным мтДНК не выявил указаний на недавний демографический рост популяции после «бутылочного горлышка». Умеренная дифференциация позволяет выявить некоторые региональные особенности генетической структуры популяций волка, однако они сглажены из-за высокой миграционной активности хищника. Определённым своеобразием обладают волки таких макрорегионов, как север и юг Европейской России, Приуралье, Западная и Средняя Сибирь, юг Якутии и Бурятия, юг Восточной Сибири, север Якутии, Северо-Восток и Камчатка. Популяционно-геномный анализ с помощью набора большого числа SNP позволил выявить дифференциацию волка Евразии, уравновешенную на крупном географическом масштабе в пределах непрерывной части ареала существенным потоком генов в широтном направлении. Результаты анализа частоты спонтанных гибридов волка и домашней собаки с помощью панели из 96 преселектированных однонуклеотидных полиморфизмов (ОНП, single nucleotide polymorphisms, SNP), анализируемой с помощью микрочипа на платформе Fluidigm, показали

наличие интрогрессии генов в нескольких выборках волка из природы, хотя и не как массового явления (выявлено 18 гибридов F1 и бэккроссов, 7 волков с небольшой примесью собачьих аллелей, а также 2 чистые собаки на 720 исследованных особей, которые были добыты в природе как волки). Отработаны методические приемы 3D-сканирования черепов волка для сравнительного краниологического анализа, проведён анализ 42 черепов представителей разных экотипов/подвидов из российской части ареала, при наличии половозрастной изменчивости не выявлено наличие устойчивых различий между экогеографическими группировками, что, в совокупности с генетическими данными, указывает на эволюционную близость голарктических форм («подвидов») волка.

Принадлежность всех популяций волка России к единой линии голарктического волка, происходящей, по всей видимости, от близкой к тибетскому подвиду (*C. l. chanco*) формы, подтверждается и обобщёнными нами данными литературы. Интересны также описанные в Европе данные мечения волков ошейниками-трекерами, позволившие установить успешное формирование размножающихся пар после тысячекилометровых миграций представителей разных субпопуляций волка, что несомненно объясняет в целом слабо выраженную генетическую дифференциацию на ареале волка из-за перемешивающего влияния таких эффективных дальних мигрантов.

Работа поддержана грантом РФФИ 18-03-01300, выполнена частично в рамках темы госзадания ИОГен РАН 2019-0112-0001.

Эволюционные стратегии кустарников рода *Spiraea* (Rosaceae)

Полякова Т. А., Шатохина А. В.

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва

Род *Spiraea* L. (спирея) относится к подсемейству Spiraeoideae Agardh. семейства Rosaceae Juss. Ареал рода охватывает огромные районы умеренного климата Северного полушария: от Карпат до берегов Тихого океана и от Чукотки до Монголии, Китая, Кореи и Японии. Максимум видового разнообразия сосредоточен вдоль южной границы с Казахстаном, Монголией и Китаем, от Алтая до Дальнего Востока. Количество дикорастущих видов *Spiraea* в мире разнится и включает в себя от 40 до 90 таксонов. На территории России и СНГ произрастает 20–25 видов.

Эколого-ценотические стратегии *Spiraea* связаны с разнообразием занятых экологических ниш и шириной нормы реакции. Виды рода *Spiraea* — светолюбивые кустарники, встречаются единично или небольшими группами, лучше развиваются на открытых пространствах, на каменистых склонах гор, на осыпях, по берегам рек, в кустарниковых степях, где они часто являются доминантами (эдификаторами) и содоминантами, образуя самостоятельные формации — спирейники. Лесные виды (*S. chamaedryfolia*, *S. media*, *S. flexuosa*, *S. ussuriensis*), мезофиты, растут в подлеске хвойных и мелколиственных лесов зеленомошного, травяного и кустарникового типов, обычно приурочены к окнам в древесном пологом, под пологом, часто в угнетённом состоянии. Степные виды (*S. hypericifolia*, *S. crenata*, *S. pubescens*), ксерофиты и ксеромезофиты, встречаются в зонах типичных и пустынных степей и остепнённых пустынь, на севере ареала заходят в луговые степи. Эти виды являются основными доминантами кустарниковых степей, образуя заросли ксерофильных кустарников. Прибрежные виды (*S. salicifolia*, *S. humilis*), гидрофиты, приурочены к подзонам средне- и южнотаёжных лесов равнинных и горных территорий, заходят по рекам в зону тундр и забайкальские степи, образуют кустарниковые заросли по долинам рек, в пойменных лесах, на заливных лугах. В горных массивах виды *Spiraea*, ксеромезофиты, поднимаются от лесного до альпийского пояса (*S. alpina*, *S. dahurica*), при этом одни виды остаются приурочены к лесам (*S. ferganensis*), другие, кроме лесов, встречаются и на горных альпийских лугах (*S. lasiocarpa*, *S. tianschanica*). Другая группа видов занимает степные фитоценозы каменистых склонов гор (*S. trilobata*).

Репродуктивные стратегии тесно связаны с занимаемой спиреей экологической нишей. На хорошо освещённых открытых пространствах все виды *Spiraea* являются перекрёстно опыляемыми. У кустарников под пологом леса чаще наблюдается вегетативное размножение или реже — самоопыление (в дождливую погоду). Вегетативную подвижность обеспечивают гипогеогенные корневища — ксилоризомы и корневые отпрыски, их образование является онтогенетической адаптацией, позволяющей растениям длительное время существовать под пологом древостоя. Лесные виды, как правило, все вегетативно подвижные. Степные виды обладают компактной формой куста и вегетативно неподвижны.

Репродуктивные и эколого-ценотические стратегии обуславливают наблюдаемые закономерности в популяционно-генетической изменчивости видов *Spiraea*. У перекрёстноопыляемых особей спиреи благодаря постоянной рекомбинации генов наблюдается генотипическое разнообразие по большинству ядерных микросателлитных локусов, в отличие от самоопылителей, у которых выявлен мономорфизм. Способы распространения семян спирей — анемохорный и автобарохорный. Последний обуславливает выявленный инбридинг, приводящий к понижению полиморфизма в природных популяциях спиреи.

Адаптивные стратегии видов *Spiraea* включают в себя также целый ряд генетических механизмов, в том числе полиплоидию (предположительно, разного происхождения), за счёт которой особи могут выживать в экстремальных условиях. У вида *S. media* проявляется внутривидовое варьирование числа хромосом. Разные популяции этого вида представлены несколькими, в том числе полиплоидными и анеуплоидными, отдельными цитотипами ($2n = 18, 24, 36$), сформировавшимися в результате цитогенетической нестабильности исходных автополиплоидов. Способность многих автополиплоидов сочетать семенной и вегетативный типы размножения обеспечивает поддержание популяций внутри видов с разным уровнем плоидности. Подобное разнообразие цитотипов внутри одного вида (без признания цитотипа как внутривидового таксона) часто наблюдается среди растений, размножающихся вегетативным путём и частично апомиктов.

Гибридизация играет важную роль в видообразовании и фенотипическом разнообразии видов рода *Spiraea*. Сведения о предполагаемых гибридах, указанные во Флорах и сводках, а также отмеченные в Гербариях (LE, MHA, MW, NSK), основаны на морфологических признаках. Предполагаемые процессы спонтанной гибридизации, происходящие на близкородственном и межсекционном уровне, обуславливают наличие нерешённых

таксономических вопросов в роде *Spiraea*. Проведённый нами анализ генетической изменчивости и популяционной структуры близкородственных видов *S. ussuriensis*, *S. flexuosa*, *S. chamaedryfolia* из дальневосточных и сибирских природных популяций на основе ядерных микросателлитных локусов продемонстрировал гибридное происхождение особей *S. ussuriensis* из Амурской области. Предположительно в зонах вторичного контакта, где относительно недавно произошли процессы видообразования и продолжают совместно произрастать как родительские виды *Spiraea*, так и образовавшиеся в результате их скрещивания новые таксоны, происходит интрогрессия чужеродных генов, что чаще всего является следствием последовательных возвратных скрещиваний гибридов с родительскими видами. Частично продукты гибридизации поглощаются в возвратных скрещиваниях. В результате процессов гибридизации и постгибридного обособления популяции оказываются более гетероморфными, в них наблюдаются гетерозиготные особи, что ведёт к значительной роли «дрейфа генов» и лучшей адаптации кустарников *Spiraea* к различным биотипам.

Внутривидовая и межвидовая вариабельность длины теломер бриофитов

Санникова А. В.¹, Шарипова М. Р.¹,
Шакиров Е. В.^{1,2}, Валеева Л. Р.¹

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань

²Department of Biological Sciences, College of Science,
Marshall University, Huntington

Теломеры являются одними из базовых структур геномов большинства эукариот. Теломерные нуклеопротеиновые комплексы защищают концы хромосом от деградации и сквозного слияния с другими хромосомами, а также определяют способность клетки к делению и продолжительность её жизни. Изменения в структуре теломер и их регуляции имеют огромное эволюционное значение, поскольку они могут влиять на стабильность всего генома. Даже незначительные преобразования в биологии теломер представляют собой важный эволюционный этап в развитии эукариотических организмов. Эффективной модельной системой для изучения вопросов эволюции и регуляции биологии теломер являются растения. Однако до настоящего времени единственной полноценной модельной системой для исследований в этой области являлось растение *Arabidopsis thaliana*. Использование новых модельных растительных организмов — представителей различных крупных таксонов позволит получить новые данные о механизмах функционирования и регуляции теломер, а также их эволюции. Одной из перспективных групп растений для изучения теломер являются бриофиты (мохообразные).

Мохообразные представляют собой морфологически и экологически разнообразную группу растений, в которую входят три самостоятельных отдела: печёночники (*Marchantiophyta*), мхи (*Bryophyta*) и антоцеротовые мхи (*Anthocerotophyta*). Бриофиты относятся к самой древней дивергировавшей от остальных наземных растений группе, чьи предки совершили переход из водной среды обитания на сушу около 450 млн лет назад. Бриофиты обладают важным преимуществом перед цветковыми растениями — медленной эволюцией генома и, в результате, его меньшей избыточностью. Это обусловлено тем, что одной из основных отличительных характеристик их жизненного цикла является преобладание гаплоидного гаметофита над диплоидным спорофитом. Кроме того, путём секвенирования геномов была выявлена генетическая изменчивость экотипов Gransden (Великобритания),

Reute (Германия), Villersexel (Франция) и Kaskaskia (США) у *Physcomitrium patens*, что представляет большой интерес для изучения роли генетической и эпигенетической изменчивости в регуляции длины теломер как у бриофитов, так и у растений в целом. В свою очередь, другие представители бриофитов могут быть использованы для изучения генетических факторов, ассоциированных с половыми хромосомами. Так, *Ceratodon purpureus* — раздельнополый вид с гетероморфной парой половых хромосом UV. Благодаря филогенетическому положению бриофитов изучение этих растений даёт уникальную возможность проследить эволюцию развития структуры теломер у наземных растений.

Целью работы было провести анализ межвидовой и внутривидовой вариабельности длины теломер у различных бриофитов. В работе были использованы аксеничные культуры мха *P. patens* четырёх экотипов (Gransden, Reute, Villersexel, Kaskaskia), двудомный мох *C. purpureus* (мужская R40 и женская GG1 линия), а также природные изоляты сфагнума *Sphagnum fallax* MW (США), *Sphagnum girgensohnii* (Россия, Свердловская обл.) и *Sphagnum sp.* (Россия, респ. Марий-Эл). Мох выращивали на твёрдой минеральной среде BCD с добавлением тартрата аммония. Для анализа длины теломер использовали геномную ДНК, выделенную из тканей 14-дневной протомемы *P. patens* и *C. purpureus*, и гаметофоры сфагнума. Анализ длины теломер проводили методом TRF (Terminal Restriction Fragment analysis — рестрикционный анализ терминальных фрагментов) совместно с Саузерн-блот анализом (Southern blotting). Расчёт средней длины теломер проводили с помощью программы TeloTool.

Нами было показано, что разные экотипы растений *P. patens* имеют длину теломер в диапазоне от 1000 до 1500 п.о., что в 1.5-3 раза короче по сравнению с теломерами модельного покрытосемянного растения *A. thaliana*, длина теломер которого в среднем составляет от 2500 до 4500 п.о. у разных экотипов. Средняя длина теломер у экотипов Gransden, Reute и Villersexel составила ~ 1300 п.о., а средняя длина теломер у экотипа Kaskaskia оказалась немного меньше и составила ~ 1200 п.о. Помимо этого, мы показали, что у всех исследованных экотипов присутствуют специфические последовательности внутрихромосомной локализации, при этом гомологичные теломерным последовательностям, но отличающиеся своим расположением и длиной внутри экотипов.

Было показано, что длина теломер в женском растении *C. purpureus* GG1 в среднем составляет от 480 п.о. до 500 п.о., а в мужском растении *C. purpureus* R40 от 900 п.о. до 1000 п.о. Таким образом, длина теломер

у мужского и женского растений отличается в 2 раза, что, предположительно, может быть связано с наличием генетических факторов регуляции длины теломер, специфичных для U или V хромосом. Помимо этого, мы показали, что у мужской линии *S. Purpureus*, в отличие от женской линии, на хромосомах присутствуют последовательности теломерной ДНК длиной ~ 2500 п.о. и ~ 7500 п.о., которые могут являться внутривнутрихромосомной ДНК. И в мужской, и в женской линии были обнаружены последовательности теломерной ДНК длиной около ~ 6100 п.о., которые также могут являться интерстициальной теломерной ДНК. Такие теломерные последовательности могут указывать и на наличие вариативности длины теломер в различных тканях *P. patens*, что менее характерно для растений в целом.

Нами было показано, что длина теломер сфагнума *S. fallax* MW в среднем составляет от 1880 до 2000 п.о., что сравнимо с нижней границей длины теломер покрытосемянного растения *A. thaliana* экотипа Columbia, длина теломер которого в среднем составляет от 2500 п.о. У *S. girgensohnii* длина теломер в среднем составила ~ 2000 п.о. Однако несколько короче оказались теломеры у другого изолята растения *Sphagnum sp*, длина теломер которого составила от 1100 до 1500 п.о. Также мы показали, что все три растения рода *Sphagnum* отличаются по количеству теломерных последовательностей и их расположению на хромосомах.

Таким образом, мы показали, что бриофиты обладают более короткими теломерами, чем покрытосеменные растения. Длина теломер у *P. patens* остаётся неизменной внутри вида. Длина теломер *S. purpureus* различается между мужским и женским растением. Длина теломер у различных представителей рода *Sphagnum* не сильно варьирует. Однако мы обнаружили значительное разнообразие в распределении теломерной ДНК, являющейся либо внутривнутрихромосомной, либо тканеспецифичной, что является важным для изучения эволюции, генетики и физиологии бриофитов и растений в целом. Дальнейшее исследование эволюции теломер бриофитов позволит получить новые данные о механизмах регуляции длины теломер и их функциональной активности у наземных растений.

Работа выполнена в рамках Программы стратегического академического лидерства Казанского федерального университета (ПРИОРИТИ-2030) и финансирована грантом РФФИ № 21-14-00147.

Клональная изменчивость трансмиссивной неоплазии мидий *Mytilus* по данным NGS секвенирования ампликонов

Сказина М. А.¹, Майорова М. А.², Данилин Д. Д.³,
Регель К. В.⁴, Одинцова Н. А.², Стрелков П. П.¹

¹Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург

²Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского
ДВО РАН, Владивосток

³Камчатский филиал Тихоокеанского института географии
ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский

⁴Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан

Трансмиссивный рак (clonally transmissible cancer, CTC, буквально «рак, передающийся как клон») — онкологическое заболевание, при котором инфекционным агентом является непосредственно раковая клетка. При CTC неопластические клетки имеют свой собственный генотип, отличный от генотипа хозяина. Поэтому при диагностике CTC необходимы тесты на генетический химеризм.

До последнего времени CTC был известен только у млекопитающих — собак *Canis familiaris* и тасманийских дьяволов *Sarcophilus harrisii*. В последние годы CTC был доказан у восьми видов двустворчатых моллюсков. Болезнь получила название трансмиссивная неоплазия двустворчатых моллюсков (Bivalve transmissible neoplasia, BTN). Трансмиссивная неоплазия проявляется как подобное лейкемии заболевание: в гемолимфе моллюска появляются крупные анеуплоидные гемоциты, которые со временем инфильтрируют все ткани и органы. Болезнь смертельна и может вызывать эпизоотии.

На сегодняшний день известны две предположительно независимые генетические линии BTN мидий р. *Mytilus* — *MtrBTN1* и *MtrBTN2*. Обе линии имеют геном, родственный тихоокеанской мидии *M. trossulus*, то есть в обоих случаях «нулевым пациентом» была особь этого вида. В то время как *MtrBTN1* найдена только в популяциях родительского вида, *MtrBTN2* преодолевает видовой барьер. В исследованиях зарубежных авторов *MtrBTN1* была отмечена в популяциях *M. trossulus* Британской Колумбии (Канада), а *MtrBTN2* у *M. edulis* и *M. galloprovincialis* в Западной Европе, у *M. chilensis* на юге Чили и в заливе Бигль в Аргентине (Metzger et al, 2016, Yonemitsu et al,

2019, Hammel et al, 2021). Три года назад мы начали поиск *BTN* у *M. trossulus* в дальневосточных морях России и нашли *MtrBTN2* в Японском море и обе линии вместе — *MtrBTN1* и *MtrBTN2* — в Охотском море (Skazina et al, 2021, 2022).

Методика диагностики *MtrBTN*, впервые реализованная в работах Metzger et al, 2016 и Yonemitsu et al, 2019 и усовершенствованная нами, следующая. Для выявления «ракового» генотипа у особи проводится ПЦР с ДНК из двух тканей — наиболее заражённой гемолимфы и наименее заражённых тканей мышц ноги. Полученные ПЦР-продукты — смесь из «раковых» аллелей и аллелей хозяина, для их различения применяется молекулярное клонирование с последующим секвенированием отдельных колоний. Мишенью для генотипирования служат три локуса: интрон ядерного гена фактора элонгации 1a (EF1a), контрольный регион и ген цитохром оксидазы I мтДНК (CR и COI), по которым *MtrBTN1* и *MtrBTN2* маркированы уникальными «раковыми» аллелями (Yonemitsu et al, 2019).

Метод молекулярного клонирования, традиционно используемый для идентификации раковых и хозяйских аллелей у больных мидий и других животных, — трудоёмкая процедура. В своих работах мы секвенировали по 16–32 колоний для каждого локуса (много больше, чем в любых других исследованиях моллюсков), но не смогли формально проверить следующие гипотезы.

1. Гипотеза о митохондриальной гомо/гетероплазмии у *MtrBTN2*. У *MtrBTN2* найдено две дивергировавшие митохондриальные линии, именуемые по аллелям CR: CR-C и CR-D, и по аллелям COI: COI-1 и COI-2 (полиморфизм по COI — атрибут только северотихоокеанских популяций). В Аргентине две линии отмечены вместе у одних и тех же больных особей (т.е. в предположительно гетероплазмичном состоянии), в Чили и Европе раковые генотипы маркированы только одной, причем разными в двух регионах, линиями. В дальневосточных морях отмечены обе линии, но у разных особей (Yonemitsu et al, 2019, Skazina et al, 2021, 2022). Yonemitsu et al, 2019 с применением количественной ПЦР показали, что представленность различных аллелей при гетероплазмии у раковых клонов может сильно различаться, и предположили, что *MtrBTN2* гетероплазмична, а минорная линия не всегда улавливается молекулярным клонированием. Мы же отстаиваем гипотезу о двух штаммах *MtrBTN2*, маркированных разными линиями (*MtrBTN2*–1, *MtrBTN2*–2). В рамках этой гипотезы «гетероплазмия» объясняется двойным заражением либо соматической гибридизацией между штаммами (Skazina et al, 2022).

2. Гипотеза о неслучайной ассоциации между *MtrBTN2* и «хозяйским» EF1a-D аллелем по ядерному локусу. «Обычный», один из самых массовых у *M. trossulus* EF1a-D аллель подозрительно часто встречается у раковых мидий на Дальнем Востоке, причём в отдельных случаях он оказывается «пятым лишним» аллелем у химеры, представляющей собой смесь клеток с двумя разными, предположительно, диплоидными индивидуальными генотипами.

Для проверки этих гипотез мы решили использовать метод NGS ампликонов. Секвенирование проводилось на платформе Illumina в Ресурсном центре «Биобанк» Научного парка СПбГУ с набором реагентов MiSeq v3 (2x300). В среднем покрытие составило 10 000 прочтений на ампликон. На данном этапе мы ограничились анализом ядерного EF1a и митохондриального COI. Изучено 20 больных мидий и контроли из Японского и Охотского морей, для части из которых есть данные по клонированию, что позволяет сравнивать два подхода. Важнейшие результаты применения метода NGS — окончательное доказательство существования двух штаммов *MtrBTN2* и трисомии у *MtrBTN2*.

Трисомия по ядерному локусу показана у *MtrBTN1* и *MtrBTN2-1*. Генотип EF1a *MtrBTN1* — SRR*, где S и R — мажорные аллели (представлены в большем количестве копий), а минорный аллель R* отличается от R на 1 нуклеотид. Очевидно, за его появлением стояла мутация в «исходном» аллеле R. Генотип EF1a *MtrBTN2-1* — GHD, где G и H — дивергировавшие аллели рака, а D — не родственный раковым аллель вида-хозяина. Представленность трёх аллелей примерно одинаковая. За трисомией у *MtrBTN2-1* может стоять горизонтальный перенос ДНК от вида-хозяина трансмиссивному раку.

Гетероплазмии *MtrBTN2* по COI-1 и COI-2 не найдено. Зато показана дивергенция между штаммами по G аллелям ядерного локуса. *MtrBTN2-1* и *MtrBTN2-2* имеют генотипы EF1a GHD и G*H соответственно; G и G* отличаются на 1 замену. Таким образом, *MtrBTN2* полиморфен, представлен в дальневосточных морях как минимум двумя штаммами, маркированными разными митохондриальными и ядерными генотипами.

NGS химерных генотипов животных с СТС имеет издержки, например, у некоторых особей мы нашли «лишние» последовательности с низкой частотой, а также рекомбинантов между мажорными аллелями. Гипотеза о том, что такие погрешности являются техническим артефактом требует дальнейшей проверки.

**Популяционно-генетическая структура
дальневосточного трепанга
Apostichopus japonicus (Selenka, 1867)
залива Петра Великого (Японское море)
по данным микросателлитных локусов**

Ягодина В. Д., Брыков В. А.

*Национальный научный центр морской биологии
им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток*

Apostichopus japonicus — морское беспозвоночное животное типа Иглокожие (Echinodermata), распространённое в прибрежных водах восточной Азии, а также Дальнего Востока России, где является одним из важнейших объектов аквакультуры благодаря своей пищевой ценности и использованию в медицине. Вследствие его широкого использования вид подвергается ненормированному вылову. К примеру, в заливе Петра Великого (Японское море) численность трепанга крайне низкая, средняя плотность поселений морского огурца примерно в 20 раз ниже плотности, при которой был начат незаконный его вылов.

Важным критерием для оценки состояния популяций *A. japonicus* является изучение его генетического разнообразия и популяционной структуры при помощи молекулярных маркеров. Особый класс молекулярных маркеров представляют собой микросателлиты — фрагменты ДНК с большим количеством tandemно повторённых коротких последовательностей, имеющих длину от 1 до 6 пар нуклеотидов. Изучение генетической изменчивости микросателлитной ДНК даёт возможность охарактеризовать генетическое своеобразие и уникальность популяций вида, а также выработать рекомендации для рационального промысла и культивирования.

Целью нашей работы являлась предварительная оценка популяционно-генетической структуры дальневосточного трепанга в заливе Петра Великого (Японское море) с использованием 8 микросателлитных локусов.

**Вклад симбиотической микробиоты
в изменение продолжительности жизни мух
Drosophila melanogaster, отбираемых
на позднее размножение**

**Яковлева Е. Ю., Мерзликин Д. С.,
Завьялов А. Е., Маслов А. А.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
кафедра биологической эволюции, Москва*

Лабораторные популяции плодовых мух *Drosophila melanogaster* широко используются для изучения разнообразных факторов, влияющих на параметры жизненного цикла (life history traits), такие как средняя или медианная продолжительность жизни (ПЖ), темпы старения (возрастная динамика смертности, о которой можно судить по форме кривых выживания) и т.д.

Предполагается, что параметры жизненного цикла подвержены наследственной изменчивости, т.е. наблюдаемая изменчивость по этим параметрам — как в природных популяциях, так и в лабораторных линиях — отчасти объясняется генетическими различиями между особями. Благодаря этому параметры жизненного цикла могут эволюционировать под действием отбора. Одним из классических подходов к изучению эволюционно-генетических основ ПЖ и других параметров жизненного цикла дрозофил являются эксперименты по искусственному отбору.

В настоящем исследовании изучалась ПЖ мух из линии, отбираемой на позднее размножение (Ма), линии с обеднённым дрожжевым микробиомом (Мбд) и контрольной линии (Мн), предковой к линиям Ма и Мбд.

По умолчанию считается, что изменение признака, находящего под искусственным отбором, происходит только на уровне генов. Однако такой подход упускает из виду, что в процессе отбора помимо генетического фактора на параметры жизненного цикла могут влиять абиотические и трофические факторы, социальные факторы, а также состав и структура ассоциированный микробиоты. Вклад некоторых из этих факторов в изменение ПЖ мух мы протестировали в данном исследовании.

Исходно мы вели отбор дрозофил на позднее размножение. Обнаружив значимое увеличение ПЖ в отбираемой линии, мы взялись за оценку генетической компоненты наблюдаемых изменений ПЖ. Невозможность объяснить изменение ПЖ мух, отбираемых на позднее размножение, только генетическими факторами, подтолкнула нас к проверке гипотез о влиянии

социальных и микробиотических факторов на данный параметр жизненного цикла. Сравнительная экспериментальная оценка влияния перечисленных факторов на изменчивость параметров жизненного цикла дрозофил затрудняется тем, что эффекты разных факторов могут быть сложным образом переплетены, и во многих случаях их трудно отделить друг от друга. В связи с этим мы разделили работу на этапы. На первом этапе мы обосновали, что особи разных полов при совместном проживании могут влиять на ПЖ друг друга. На втором этапе мы поставили прицельный эксперимент, позволяющий выявить роль микробиоты в изменении ПЖ под действием отбора.

Таким образом, исследование представляет собой серию экспериментов, каждый следующий из которых сконцентрирован на всё более чётком вычленении роли микробиоты в формировании такого признака, как ПЖ, при исключении влияния других факторов.

Мы выявили значительный вклад микробиотического фактора в результаты отбора на долголетие. В присутствии микробиоты из контрольной линии Мн резко снижалась ПЖ мух из разных линий, что указывает на присутствие в микробиоте мух Мн компонентов (бактерий или дрожжей), сильно сокращающих жизнь мух. В результате низкая ПЖ мух Мн оказалась «заразным» признаком. По-видимому, в ходе отбора на позднее размножение у мух из линии Ма сформировалась новая микробиота, не имеющая негативного влияния на ПЖ, и именно этим удалось объяснить большую часть превышения ПЖ мух Ма над ПЖ мух из предковой к ним линии Мн. Вопрос, какие именно компоненты микробиоты влияют на ПЖ и за счёт каких механизмов это происходит, требует дальнейшего исследования.

В увеличении ПЖ мух Ма при отборе на позднее размножение есть генетическая составляющая, однако её эффект оказался не очень сильным. В определённых ситуациях он легко маскируется другими, более сильными факторами, например, социальным или микробиотическими.

Иными словами, в результате серии проведённых экспериментов удалось декомпозировать наблюдаемое превышение ПЖ мух Ма, отбираемых на позднее размножение, над ПЖ мух из предковой линии Мн. Мухи Ма живут значимо дольше мух из родственной им линии Мбд (не отбираемой на позднее размножение, но приобретшей микробиоту, не влияющую на ПЖ) за счёт генетического фактора и дольше мух из линии Мн, как за счёт генетического, так и за счёт микробиотического факторов.

Подтверждено значимое влияние социальных (поведенческих) факторов на наблюдаемые различия по ПЖ. Проживание с чужими самцами

значимо сократило ПЖ самок, сожительство со своими или чужими самками на ПЖ самцов не повлияло. Данный фактор, вероятно, не влияет на результаты отбора, но его эффект важно уметь выделять и учитывать при тестировании мух на ПЖ.

Из полученных результатов следует важный методологический вывод. В большинстве исследований, связанных с тестированием дрозофил на ПЖ и другие параметры жизненного цикла, микробиота мух игнорируется (или, по крайней мере, никак не контролируется), что может приводить к ошибочным выводам. Влияние микробиоты может быть настолько значительным, что на его фоне становится трудно выделить эффекты других факторов. Так, если бы мы ограничились простым сравнением ПЖ у линий Мн и Ма (а в большинстве исследований опытная (Ма) и контрольная (Мн) линии просто сопоставляются между собой), то мы пришли бы к ошибочному выводу об очень высоком вкладе генов в формирование признака «продолжительность жизни» в целом и эффективности отбора на долголетие в частности и не выявили бы влияние других факторов. Следовательно, в подобных экспериментах необходимо учитывать возможное влияние микробиоты.

Полученные в данной работе результаты — надёжное подтверждение состоятельности хологеномной теории эволюции. Мы показали, что результатом отбора могут быть не только изменения на уровне генов макроорганизма (хотя генетический факт имеет место), также на отбор отвечает микробиота хозяина, которая может существенным образом влиять на эволюционные изменения признака организма-хозяина, находящегося под отбором.

Внутривидовая специализация и адаптации

Цветовые морфы у обыкновенного хомяка *Cricetus cricetus* (Rodentia, Cricetidae)

Артемяева Е. А., Мищенко А. В.

Ульяновский государственный педагогический университет
им. И. Н. Ульянова, Ульяновск

Обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus* Linnaeus, 1758 (Rodentia, Cricetidae) — евроазиатский вид, распространённый от стран южной, средней и восточной Европы до северо-западного Китая; обитает в лесостепных и степных ландшафтах, не избегает человека и селится на полях, садово-огородных участках и пустырях (Павлинов, др., 2002). Чёрная меланистическая форма обыкновенного хомяка — карбыш — чаще встречается в биотопах, связанных с лесополосами и лесостепными участками, за что названа «лесным хомяком».

Чёрная форма является редкой в популяциях данного вида.

Материал (кончики хвостов — мышечная ткань, кожа, позвонки) был собран от особей обыкновенного хомяка (3 экз.: 1 особь меланист, 2 особи рыжей формы) в окр. г. Ульяновска (СНТ «Родниковая долина») в июне-июле 2021 г.; до выделения ДНК фиксировался в муравьином спирте, хранился в пластиковых микропробирках, помещённых в морозильную камеру. Все сеголетки обыкновенного хомяка пойманы кошкой на даче в СНТ «Родниковая долина».

Выделение ДНК проводили с помощью набора Genomic DNA Purification Mini Kit. Качество выделенной ДНК проверяли с использованием спектрофотометра. Амплификацию участка гена цитохром оксидазы I проводили с использованием праймеров C_VF1LFt1/C_VR1LRt1 (Ivanova et al, 2007). При проведении ПЦР применялся следующий состав реакционной смеси (на 20 мкл): буфер (1X), праймеры (по 0,5 мкМ каждого), dNTPs (250 мкМ), taq-полимераза (5 ед.), ДНК-матрица (1 мкл), деионизированная вода (до финального объёма). Качество продукта ПЦР определяли путём аналитического гель-электрофореза. Полученные ПЦР-продукты очищали и проводили сиквенсную реакцию с флюоресцентно-мечеными дезоксирибонуклеотидами (ddNTP) с последующей очисткой набора терминированных фрагментов. В результате секвенирования полученного фрагмента

гена цитохром оксидазы I получали последовательности нуклеотидов, которые подвергали биоинформационной обработке. Последовательности были выровнены с помощью программы ClustalW2 (EMBL-EBI — URL: <http://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalw220>), и с помощью программы JalView (Jalview — URL: <http://www.jalview.org>) построено филогенетическое дерево для исследуемых особей вида с указанием генетических дистанций.

По результатам проведённого молекулярно-генетического анализа показано, что все особи довольно сильно различаются по генетическим дистанциям. Так, меланист — чёрный карбыш генетически удалён от рыжей формы на генетическую дистанцию 4396,50. Между особями рыжей формы генетические дистанции меньше почти в 2 раза, они удалены друг от друга на генетическую дистанцию 2283,75.

Полученные результаты свидетельствуют о генетической пестроте популяций обыкновенного хомяка в Среднем Поволжье, что, вероятно, связано с сильной генетической дивергенцией популяций в регионе (Feoktistova et al., 2017). Меланистическая морфа встречается в популяциях хомяка обыкновенного довольно редко в регионе и составляет менее 1%, в некоторых регионах доля меланистов достигает 2% (Башкирия) (Гершензон, 1985). Наряду с меланистами в выводках встречаются и особи обычной рыжей окраски. Меланистическая форма является доминантной по отношению к рыжей форме, и в некоторых ситуациях увеличение её частоты встречаемости выгодно популяции — меланисты лучше выдерживают зимовку (Гершензон, 1985). Чёрная форма получила название «карбыш». Происхождение названия может указывать на частую встречаемость данной формы в меловых биотопах, а также от латинского названия угля, что указывает на чёрную окраску меха (от слова «карбон», «карбонат» и др.).

В настоящее время в некоторых странах Европы численность обыкновенного хомяка стала снижаться из-за сильной антропогенной трансформации среды обитания (Павлинов, др., 2002). Главная причина — сильная фрагментированность среды обитания и максимальная распахка земель. Как следствие этого вид на большей части своего ареала стал балочным или предгорным: только в этих биотопах могут сохраниться жизнеспособные популяции.

Частота встречаемости в популяциях разных цветовых морф при ранжировании их в широтном направлении (с юга на север) имеет сходные закономерности у разных видов млекопитающих-норников. С продвижением в лесостепную зону (до границы ареала) популяции становятся полиморфными, что свидетельствует об одинаковой норме реакции на условия среды

обитания. Подобное явление отмечал С. М. Гершензон (1985) при изучении географической изменчивости в проявлении полиморфизма окраски меха обыкновенного хомяка *Cricetus cricetus*. Частота встречаемости чёрной (меланистической) морфы у хомяка в Башкирии повышалась с юга на север: в степной зоне чёрная морфа не встречалась, но проявлялась во влажной лесостепи (Евдокимов, Синева, 2016). Такое состояние периферийных формостных популяций может рассматриваться как свидетельство прошедшей и продолжающейся дивергенции маргинальных групп популяций, крайние из которых могут достигать подвидового статуса. Полиморфизм окраски является маркером региональных популяций и обеспечивает широкий спектр адаптивных возможностей локальных популяций, позволяющих виду существовать в нескольких различных природных зонах (от полупустыни до лесостепи) (Евдокимов, Синева, 2016.).

Авторы выражают искреннюю благодарность С. А. Артемьеву за предоставленный материал и фото хомяка-карбыша (чёрной формы) и рыжей формы.

**Особенности формирования
и распространения в популяциях
Drosophila melanogaster (Diptera, Drosophilidae)
резистентности к фосфорорганическим
инсектицидам**

**Бабич Г. О.¹, Ким А. Л.¹, Малеева Ю. В.²,
Ивницкий С. Б.¹**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, 1 кафедра биологической эволюции,
2 кафедра молекулярной биологии*

Фосфорорганические инсектициды — это препараты, широко используемые в борьбе с вредителями сельского хозяйства и насекомыми-переносчиками болезней человека и животных. Подобные препараты начали применять с середины XX века, и сразу же выяснилось, что насекомые в кратчайшие сроки приобретают к ним устойчивость. Это, в свою очередь, вынудило повышать концентрацию и количество применяемых препаратов, что негативным образом сказалось на экологии экосистем и здоровье человека.

В связи с этим изучение механизмов возникновения резистентности к фосфорорганическим препаратам приобретает особую практическую и научную значимость.

В ходе лабораторных экспериментов авторам удалось на модельном виде *Drosophila melanogaster* вывести линию, устойчивую к фосфорорганическому препарату диазинону. В дальнейших исследованиях она была использована для сравнения с контрольной линией, не подвергшейся такому воздействию. Сравнения резистентной и контрольной линии были проведены по ряду компонент приспособленности и по молекулярным маркерам.

В результате оказалось, что резистентная линия не только не проигрывает контрольной по выживаемости и плодовитости в нормальных условиях, но иногда даже превосходит её. Этот результат находится в противоречии с базовой концепцией теории отбора и многочисленными данными, которые свидетельствуют о том, что в популяции, равновесной по воздействиям разных векторов отбора, любое изменение одного из них приводит к потере приспособленности по другим векторам. Подобное несоответствие можно объяснить стрессовым характером воздействия, которое не укладывается в каноническую схему воздействия векторов отбора на популяцию.

Косвенным подтверждением этого могут служить две группы фактов.

Во-первых, удалось показать, что в резистентной популяции в условиях искусственного отбора фиксируется аллель, обеспечивающий за счёт сайта связывания с дополнительным транскрипционным фактором гиперэкспрессию гена цитохрома P450. При этом известно, что цитохром P450-зависимые монооксигеназы, катализирующие расщепление различных субстратов с участием молекулярного кислорода и никотинамидадениндинуклеотид-фосфата (NADPH), участвуют в метаболизме ряда эндогенных и экзогенных соединений, обычно приводя к детоксикации субстрата.

Во-вторых, в ходе сравнения популяций из естественной среды выяснилось, что популяции *Drosophila* различаются по своим показателям жизнеспособности, и, что существенно, эти различия наиболее ярко проявляются, если мух из естественных популяций подвергнуть воздействию фосфорорганического препарата диазинона.

Эти данные свидетельствуют о разнокачественности естественных популяций, проявляющейся под воздействием стрессирующего фактора (инсектицида).

Учитывая тот факт, что резистентные популяции *Drosophila* на начальном этапе своего формирования не теряют свою общую адаптацию, можно предположить, что они способны конкурентно заместить восприимчивые популяции после обработки последних препаратом, ускоряя тем самым распространение устойчивости к фосфорорганическим инсектицидам на данной территории.

Таким образом, на основании проведённых исследований можно сделать вывод о том, что в основе распространения устойчивости к фосфорорганическим препаратам могут лежать как внутрипопуляционные процессы, связанные с отбором резистентных особей, так и межпопуляционная конкуренция, т.е. групповой отбор резистентных и нерезистентных популяций.

Различия в онтогенетических траекториях черепа нескольких морф гольцов (*Salvelinus malma complex*) Кроноцкого озера

Баранова К. И.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

Пучок видов (монофилетичная группа эндемичных симпатрических видов/морф (Lecointre et al., 2013)) мальмоидных гольцов *Salvelinus malma complex* оз. Кроноцкое является самым разнообразным среди лососевых рыб и одним из наиболее ярких примеров стремительной адаптивной радиации (Маркевич, Есин, 2018). Согласно современным оценкам, данный пучок произошёл от бентосоядной анадромной мальмы, и его возраст совпадает с возрастом озера (Markevich et al., 2018), сформировавшимся 10–12 тыс. лет назад в результате образования лавовой дамбы на реке Кроноцкая. В состав пучка входят как минимум семь экологически и морфологически различающихся и репродуктивно изолированных морф. Основные фенотипические различия связаны с формой и пропорциями черепа, в частности челюстей, что позволяет морфам использовать разные пищевые ресурсы (Esin et al., 2020). Так, длинноголовый голец является облигатным хищником, питающимся во взрослом состоянии преимущественно коканью — жилой формой нерки (*Oncorhynchus nerka*). Эта морфа характеризуется удлинённой формой черепа с хорошо развитыми челюстями, низкой и прогонистой формой тела и серебристой окраской (Есин, Маркевич, 2017). Белый голец является наиболее генерализованной и близкой по экологии и морфологии к предковому виду морфой, питающейся на ранних этапах бентосом и амфибиотическими личинками насекомых, а во взрослом состоянии переходящей на хищничество (Есин, Маркевич, 2017). Три морфы носатых гольцов являются специализированными бентофагами, питающимися личинками хирономид и моллюсками. Основные морфологические различия носатых гольцов связаны со степенью выраженности рострума и формой ротового аппарата (Есин, Маркевич, 2017). Большеротый голец обитает в профундали озера, питается олигохетами, личинками хирономид и мелкими моллюсками (Маркевич и др., 2017). Малоротый голец обитает в гипоплимнионе озера. В спектр питания данной морфы входят бентосные организмы, куколки и имаго насекомых, планктонные ракообразные (Маркевич и др., 2017).

Предполагается, что в основе морфологической диверсификации кроноцких гольцов лежат гетерохронии (изменения темпов и сроков онтогенетических событий относительно предкового онтогенеза) черепа и его отдельных структур (Пичугин, 2019). Для проверки настоящей гипотезы мы с помощью методов геометрической морфометрии реконструировали онтогенетические каналы функциональных комплексов черепа (нейрокраниум и спланхнокраниум) и его отдельных элементов (верхняя и нижняя челюсти, подвесок) нескольких морф, демонстрирующих наиболее яркие морфологические и экологические особенности.

Материалом исследования послужили онтогенетические серии гольцов, выращенных в лабораторных условиях. Половые продукты получили от созревших производителей на пике нереста в ходе экспедиции в Кроноцкий заповедник летом 2018 года. Инкубация икры и выращивание рыб проводились при температурах, характерных для естественного развития каждой морфы (Esin et al., 2021). Фиксация материала осуществлялась на каждой из стадий раннего развития. В дальнейшем зафиксированные препараты подвергались дифференциальному окрашиванию на кость и на хрящ и просветлению мягких тканей (Walker, Kimmel, 2017).

Окрашенные препараты были сфотографированы с вентральной и дорсальной стороны, после чего из них методом микропрепарирования были извлечены элементы нижней и верхней челюсти, а также подвесок. Для отдельных элементов черепа и их функциональных комплексов — нейрокраниума и спланхнокраниума — были разработаны оригинальные системы реперных точек, позволяющие проводить анализ их формы, а также реконструировать их онтогенетические траектории. Обработка осуществлялась с использованием программ tpsDig и MorphoJ. В работе также была проведена оценка оксификации костей черепа нескольких морф гольцов по оригинальной, ранее разработанной Е. В. Есиным, схеме баллов (Esin et al., 2021).

В результате проведённой работы нами были обнаружены гетерохронные сдвиги в развитии отдельных костей черепа и их функциональных комплексов на ранних этапах онтогенеза гольцов. Полученные данные указывают на ведущую роль гетерохроний в стремительной морфологической диверсификации гольцов Кроноцкого озера.

**Факторы, влияющие на показатели
общего анализа крови недавно выловленных косаток
при круглогодичном содержании в морских
вольерах в Японском море**

Белокобыльский И. Ф.

*Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии*

Косатка (*Orcinus orca* Linnaeus, 1758) обитает во всех океанах и в большинстве морей от экватора к полюсам, в разных по температуре водах. Она является самым крупным зубатым китом, когда-либо содержавшимся в неволе в течение значительного времени. В контексте охраны животных адаптация и здоровье косаток, содержащихся в неволе, а также реабилитация косаток, подлежащих возвращению в дикую природу (при необходимости), связаны с оценкой их общего состояния. Клинический анализ крови является одним из эффективных инструментов для оценки физиологического состояния животного. Кровь необходима для поддержания гомеостаза, а лейкоциты являются одним из основных элементов иммунной системы. Поскольку даже у близкородственных видов гематологические профили могут существенно различаться, целесообразно исследовать внутривидовые и индивидуальные особенности состояния крови в зависимости от влияющих факторов. Оценка гематологических показателей косаток в дикой природе практически невозможна, поскольку требует очень дорогостоящего, стрессующего, опасного и трудоёмкого отлова. Обычно условия содержания в неволе очень постоянны: например, океанариумы стараются поддерживать одинаковую температуру воды. Однако в дикой природе температура может влиять на состояние организма животных, в том числе на их гематологические показатели. Важность таких показателей в дикой природе и в неволе неоспорима, так как знание конкретных референтных значений необходимо для быстрой, точной и адресной помощи косаткам, попавшим в беду.

Задача настоящего исследования заключалась в оценке гематологических показателей у косаток, содержащихся в условиях, максимально приближенных к естественным, и факторов, влияющих на эти показатели.

Объекты исследования: 4 самца и 6 самок косаток. Животные были выловлены в Охотском море. С 16 июля 2018 г. по 22 августа 2019 г. косаток содержали в бухте Средняя залива Восток Японского моря (Россия) (42°88' с.ш., 132°71' в.д.). Животные находились в трёх морских вольерах

понтонного типа шириной 15 м и длиной 27 м, с надводными оранжерейными покрытиями и подводной сетчатой частью. Средняя температура воды: 19,5 °C в июле и 0,5 °C в январе (по данным Японского метеорологического агентства). Абсолютное количество эритроцитов и лейкоцитов подсчитывали вручную с помощью камеры Горяева. Для дифференциального подсчета лейкоцитов последовательно исследовали 200–300 клеток для определения относительного содержания каждого типа лейкоцитов. Статистический анализ выполнен с использованием программного обеспечения Statistica (версия 12; Tibco Software Inc., США).

В результате исследования было установлено, что фактор температуры морской воды влиял на количество эритроцитов у косаток (GLM: $MS = 1,42$; $df = 1$; $F = 10,32$; $p = 0,0018$). Общее количество эритроцитов у косаток было самым высоким при температуре морской воды около 3 °C и (что удивительно) самым низким — при 6 °C. При дальнейшем повышении температуры воды кривая изменения уровня эритроцитов имела неправильный зигзагообразный вид.

Среди различных типов лейкоцитов (базофилы, эозинофилы, лимфоциты, моноциты, нейтрофилы) температура морской воды влияла только на количество сегментоядерных нейтрофилов (GLM: $MS = 249,00$; $df = 1$; $F = 4,52$; $p = 0,0360$). Кривая сегментоядерных нейтрофилов имела ярко выраженный пик при достижении температуры морской воды 12 °C. В целом кривая имела вид сдвоенной параболы с двумя вершинами, направленными вниз. Поэтому при температуре около 21 °C количество сегментоядерных нейтрофилов достигало ещё одного пика.

Фактор времени пребывания косаток в вольерах влиял как на абсолютное количество лейкоцитов в целом (GLM: $MS = 7,06$; $df = 12$; $F = 2,32$, $p = 0,0125$), так и на абсолютное количество их разных типов — сегментоядерных нейтрофилов (ГЛМ: $MS = 172,40$; $df = 12$; $F = 3,13$; $p = 0,0008$) и лимфоцитов (GLM: $MS = 186,68$; $df = 12$; $F = 2,94$; $p = 0,0016$), а также на соотношение сегментоядерных нейтрофилов и лимфоцитов (GLM: $MS = 8,27$; $df = 12$; $F = 3,13$; $p = 0,0010$).

Кривая изменения соотношения сегментоядерных нейтрофилов и лимфоцитов у косаток (в зависимости от времени содержания) показала выраженное и неуклонное снижение до 153–161 суток наблюдения с последующими пиками и падениями. Самый низкий уровень приходится на 258–283 сутки наблюдения, а самый высокий — на начальный период.

Достоверные внутригрупповые различия (не связанные с возрастом и полом) анализировали отдельно, когда всех животных рассматривали

как независимые выборки. Соотношения нейтрофилов и лимфоцитов у косаток отличались почти вдвое ($N/L = 4,72$ у животного № 10 против 2,32 у животного № 9), уровень лейкоцитов — до 1,8 раза ($9,2 \times 10^9/\text{л}$ у животного № 10 по сравнению с $5,2 \times 10^9/\text{л}$ у животного № 1), и до 1,4 раза — уровни эритроцитов ($6,7 \times 10^{12}/\text{л}$ у животного № 1 против $4,8 \times 10^{12}/\text{л}$ у животного № 10). Относительное содержание разных видов лейкоцитов также значительно различалось у разных особей. Так, самый высокий уровень сегментоядерных нейтрофилов отмечен у животного № 10 (71%), тогда как у животного № 9 всего 55% (в 1,3 раза ниже); у животного № 7 было 2% эозинофилов, тогда как у животного № 9 их было 6% (в 3 раза выше); при этом у животного № 9 был самый высокий уровень лимфоцитов (33%), тогда как у животного № 8–20% (ниже в 1,7 раза).

Таким образом, на гематологические показатели косаток влияла температура морской воды, время пребывания в неволе и индивидуальные особенности (не относящиеся к полу и возрасту).

**Внутрипопуляционная дифференциация
Chironomus plumosus L., 1758 (Diptera, Chironomidae)
из Рыбинского водохранилища**

Большаков В. В.

*Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН, пос. Борок*

Известно, что цитогенетические расстояния между популяциями *Chironomus plumosus* L., 1758 из двух соседних водоёмов могут значительно превосходить географические. Однако в рамках одного водоёма, когда точки располагаются в непосредственной близости друг от друга с одной водной массой, наблюдения не проводились. Поэтому нами были изучены четыре точки, относящиеся к разным речным системам в границах одного водоёма на примере *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища. В период 2013–2021 годов нами было проанализировано 1669 хромосомных наборов и около 700 фенотипов гемоглобинов личинок *Ch. plumosus*. Обнаружено 18 последовательностей дисков хромосом, формирующих 159 геномных комбинаций. Их распределение по акватории водохранилища имеет закономерности. Увеличилась частота встречаемости характерных для водохранилища последовательностей pluA3 и pluA4. Значительно возросла частота встречаемости сочетания pluE1.2. В 2021 г. — вторая находка pluB9 (первая в 2007 г.), также впервые в исследуемом водоёме обнаружены две известные последовательности pluA6 и pluD3. Отмечается тенденция к сокращению внутрипопуляционных цитогенетических расстояний. Обнаружено около 600 уникальных спектров гемоглобинов. В результате анализа полученных данных было показано, что в акватории Рыбинского водохранилища существует несколько субпопуляций. При этом в период наших наблюдений идёт постепенное изменение цитогенетической структуры популяции, что может косвенно свидетельствовать об изменении условий обитания в водохранилище, в том числе и вследствие потепления климата.

**Влияние загрязненности среды
на биохимические показатели
*Pelophylax ridibundus***

Гамидова Д. М., Рабаданова А. И., Балгишиева А. Р.

*Дагестанский государственный университет,
кафедра зоологии и физиологии, Махачкала*

В последние десятилетия отмечено сокращение численности многих видов земноводных на территории республики Дагестан. Этому способствуют усиление аридизации региона и рост антропогенной нагрузки на водоёмы из-за расширения агломераций. На сегодняшний день известно, что популяции бесхвостых земноводных являются перспективными объектами биоиндикационных исследований. Отмечено, что в антропогенно нарушенных местообитаниях у амфибий наблюдаются различные адаптивные реакции, связанные с изменением интенсивности обменных процессов. В связи с чем актуальным является изучение влияния степени загрязненности среды обитания на адаптивные механизмы земноводных, на примере *Pelophylax ridibundus*, численность которой, несмотря на широкую распространенность, в последнее время сокращается.

Цель настоящего исследования — изучить особенности адаптации *P. ridibundus*, обитающих в городских водоемах, к антропогенному загрязнению на основе изучения биохимических показателей. На основе коэффициента комплексности загрязненности воды ($K_{\text{ж}}$) исследуемые водоёмы были разделены на три группы: с низкой (11,1%), средней (18,4%) и высокой (38,9%) степенью загрязнения.

Достоверные отличия ($p < 0,05$) по содержанию общего белка между особями отмечены в водоёмах со средней и низкой степенью загрязнения, и имели разнонаправленный характер. В водоёме с высокой степенью загрязнения этих отличий не выявлено. Также отмечена средняя корреляционная связь между содержанием общего белка и массой тела у самок в водоёме с низкой степенью загрязнения. Сравнение показателя общего белка между самцами и самками в трёх исследуемых водоёмах показало значимые различия с достоверно повышенными значениями этого параметра в загрязненной среде в большей степени у самок, чем у самцов. Так, значения были выше у самок на 34,4% в водоеме с высокой степенью загрязнения, а у самцов на 26,6 и 14,2%, в водоемах средней и высокой степени загрязнения соответственно.

Достоверных отличий по содержанию холестерина и глюкозы у самцов и самок во всех исследованных водоемах не выявлено. Значимые отличия по этим параметрам выявлены между водоёмами с достоверно пониженными значениями в водоёмах средней и высокой степени загрязнения. Так в этих водоёмах содержание холестерина и глюкозы в печени уменьшается почти в два раза. Такие изменения могут носить компенсаторный характер приспособлений во всех сравниваемых средах, что обеспечивает лучшее выживание лягушек. Однако следует отметить, что фактор — загрязненность среды не влияет на колебания содержания общего белка и холестерина и отражается на содержании глюкозы у самок с долей влияния 46%.

**Инвазия большого баклана
(*Phalacrocorax carbo* L., 1758) в первой четверти
XXI века в Байкальской Сибири¹: динамика
численности и особенности экологии**

Елаев Э. Н.¹, Ананин А. А.^{2,3}, Аюрзанаева И. А.^{1,3},
Бадмаева Е. Н.¹, Доржиев Ц. З.^{1,2}, Мокридина М. С.⁴,
Пыжьянов С. В.⁴, Янкус Г. А.³

¹Бурятский государственный университет
им. Д. Банзарова, Улан-Удэ

²Институт общей и экспериментальной биологии
СО РАН, Улан-Удэ

³Объединённая дирекция ООПТ «Заповедное Подлеморье»,
пос. Усть-Баргузин

⁴Иркутский государственный университет,
Иркутск

На большей части территории Байкальской Сибири большой баклан (*Ph. carbo*) — это перелётный гнездящийся вид, восстановивший буквально за 20 последних лет свой былой ареал в российской части бассейна оз. Байкал. В первых изданиях Красных книг Байкальского региона* он относился к исчезнувшим (Красная книга ..., 1988, 2005) или редким (Красная книга..., 2000) видам. В последующих изданиях был отнесён либо к восстановившимся (V категория) (Красная книга ..., 2010), либо вообще исключён из списка «краснокнижных» (Красная книга ..., 2012; Красная книга ..., 2013; Красная книга ..., 2020). В связи с этим, учитывая историю гнездования этого вида и проблему сохранения биоразнообразия Байкальской Сибири, встаёт вопрос об организации мониторинга численности, изучения характера инвазии и экологии восстановившегося вида. Последний аспект касается питания (т.е. чем он питается и насколько «подрывает» рыбные запасы водных биоресурсов, прежде всего байкальского омуля) и паразитофауны (с выяснением возможности нанесения ущерба здоровью населения, объектам животного мира и среде их обитания).

¹Байкальская Сибирь = Байкальский регион: понимается водосборный бассейн озера Байкал как трансграничная территория между Российской Федерацией и Монголией, при этом в пределах российской части — это собственно озеро Байкал и субъекты Российской Федерации — Республика Бурятия (73% от общей территории), Забайкальский край (21%) и Иркутская область (6%).

Материалом для изучения состава и характера питания бакланов послужили 28 желудков добытых птиц, визуальные наблюдения за кормящимися бакланами с использованием оптики (труба, бинокли, частично квадрокоптер DJI C2 MAVIC MINI с программным обеспечением DJI Fly), а также образцы питания в виде отрывков, собранные в гнездовых колониях. Паразитологическому обследованию был подвергнут 21 экз. большого баклана. Достоверность определения гельминтов подтверждалась с помощью эталонной коллекции паразитов Байкальского региона в лаборатории экологической паразитологии Института общей и экспериментальной биологии СО РАН.

Первые птицы появились в регионе в начале XXI века, сначала в небольшом количестве, затем в массе, а с 2013/15 гг. стали гнездиться на островах Байкала и в Прибайкалье. По результатам учётных работ 2021 г. на Байкале, в Прибайкалье и Забайкалье, общая численность бакланов составила в среднем 39–40 тыс. особей, включая гнездящихся, вылетевших сеголетков и негнездящихся (кочующих в летних период) (Елаев и др., 2021).

Как известно, большой баклан является ихтиофагом, занимающимся активным поиском своей добычи в течение всего периода пребывания в регионе. В основных местах наших работ рацион птиц оказался примерно одинаковым. Основу рациона составляет ротан-головешка, преобладающий в пищевых комках как по встречаемости, так и по весу. Вторым по значимости является речной окунь. Омуль стоит на третьем месте, лишь немногим опережая плотву по весовой доле. Плотва занимает четвертую позицию, а карася можно отнести к случайным элементам в питании баклана. Обращает на себя внимание, что большинство образцов (20 из 28, или 71%) были моновидовыми, ещё шесть состояли из рыб двух видов и только два образца содержали рыб трёх видов. Это, на наш взгляд, говорит о том, что баклан является облигатным, но не специализированным ихтиофагом, ориентированным на массовые виды кормовых ресурсов. А структура его питания отражает структуру доступной для него по размеру ихтиофауны в окрестностях колоний.

Омуль в рационе баклана, конечно, встречается, но немного (10% от общего рациона, причём размером от 40 до 120 мм; тах и единожды 135 мм), т.к. бакланы «переключаются» на него только во время нереста (сентябрь), когда рыбы заходят в свои нерестовые реки. Ввиду поздних сроков массового нереста рыбы (сентябрь — преимущественно октябрь) баклан значительного ущерба его запасам «не успевает» причинить, хотя и наблюдаются случаи стайной охоты птиц на верхового омуля в августе, что и вызывает

«нездоровый» ажиотаж у местного населения по поводу снижения рыбных запасов. На этом фоне с учётом величины потенциальной нагрузки на объекты питания большого баклана, размеров вылова рыбы местным населением (и официальный, и браконьерский выловы), а также динамики рыбных запасов, представляется необходимым снизить нагрузку на водные биоресурсы самого оз. Байкал, а также на крупные внутренние водоёмы и водотоки его бассейна, увеличить поголовье промысловых видов рыб за счёт пока ещё имеющейся — скудной, но сохранившейся с советских времён — базы и создания новой рыбопроизводной инфраструктуры.

У большого баклана на Байкале отмечено 8 видов гельминтов из трёх классов: цестоды — *Ligula intestinalis*, *L. colymbi*, *Paradilepis scolecina*, *Pseudanomotaenia micracantha*; трематоды — *Echinoparyphium macrovitellatum*, *Petasiger neocomense*; нематоды — *Contracaecum spiculigerum* (Доржиев и др., 2020), *C. osculatum baicalensis*, причём цестода *P. scolecina* и трематода *E. macrovitellatum* отмечены только у баклана.

Учитывая высокую численность большого баклана на Байкале и в других районах Бурятии, частые контакты с водоплавающими птицами, в т.ч. с домашними утками и гусями, а также совместное с промежуточными хозяевами использование водоёмов, можно предположить заметную его роль в системе паразит-хозяин, передаче паразитов от одного вида другому, в отдельных случаях это может вызвать массовую гибель молодняка птиц. Как хозяева клещей, гельминтов и прочих экто- и эндопаразитов, большие бакланы являются источниками угрозы возникновения и распространения орнитозов и гельминтозов в Байкальской Сибири, не исключая местное население. В связи с этим пребывание людей в границах гнездовых колоний недопустимо ввиду неблагоприятной санитарно-гигиенической обстановки, включая и воздушную среду.

Работа выполнена в рамках Государственного контракта № 00061 «Проведение научно-исследовательских работ, направленных на формирование сведений, обосновывающих целесообразность регулирования численности объектов животного мира (большой баклан) на территории Республики Бурятия».

**Сравнительный анализ изменчивости
ржавчинных грибов *Puccinia graminis*
и *Gymnosporangium sabinae*
при изменении климата**

Жиров И. А., Малеева Ю. В.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, Москва*

Цель данной работы — на модельных объектах, контрастно отличающихся биологическими особенностями, выявить факторы, влияющие на изменчивость ржавчинных грибов в Московском регионе при изменении климата.

Ржавчинные грибы — уникальная группа фитопатогенов, характеризующаяся сложным жизненным циклом со сменой ядерных фаз, происходящей на разных растениях-хозяевах. Коэволюция данной системы «паразит-хозяин» происходит миллионы лет в условиях меняющегося климата.

Большая вредоносность ржавчин приводит к необходимости активной разработки методов молекулярной диагностики специальных внутривидовых форм этих фитопатогенов, отличающихся кругом растений-хозяев. Отсеквенированный геном стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis* Pers. облегчает сравнительный анализ на под- и надвидовом уровнях. Комплексный анализ изменчивости возбудителя стеблевой ржавчины злаков как по способности заражать сельскохозяйственные злаки, так и по молекулярным характеристикам разных специализированных форм гриба, в частности, области рибосомных генов, содержащей мобильные элементы, чувствительные к тепловому шоку, в условиях меняющегося климата представляет особый интерес.

В 2020 году перестройка генома возбудителя стеблевой ржавчины, опосредованная мобильными элементами и возникшая в 2010 году, по-видимому, продолжала сохраняться. Продолжали преобладать изоляты ржаной формы с новым ПЦР-паттерном. Описан новый ПЦР-паттерн для традиционно редких изолятов ячменной формы, отличающийся от характерного для изолятов этой формы, собранных до 2010 года. Наблюдалась пониженная способность *P. graminis* к инфицированию, развившаяся после тепловой аномалии 2010 года, также сохранилась и депрессия численности на территории Московской области, вызванная погодными условиями. В последние годы изменился характер погоды весеннего сезона: наблюдается

укорочение климатической весны. Раннее стаивание и испарение снега, сильные ливневые дожди, а затем затяжные периоды без осадков создают для стеблевой ржавчины неблагоприятные засушливые условия в период заражения барбариса. В этих условиях патоген, по-видимому, в основном воспроизводится на злаках на вегетативной стадии и в гибридных формах с пониженной инфекционной способностью, что подтверждается лабораторными и полевыми экспериментами.

Одновременно крайне актуальной для регионов средней полосы России стала проблема инфицирования груш паразитическим грибом *Gymnosporangium sabinae* Winter, раньше сильно вредящим грушам только в южных регионах страны. В 2020 году в Московском регионе наблюдались очаговые вспышки *G. sabinae*. Возбудитель европейской ржавчины груши впервые был документально зафиксирован на территориях Звенигородской биологической станции МГУ и Ботанического сада МГУ на Воробьевых горах, где постоянно ведётся мониторинг микобиоты. На основе полученных данных по площадям поражения ржавчиной листьев груши сделаны предположения о факторах, влияющих на формирование популяций этого ржавчинного гриба в Московском регионе. Это сочетание особенностей микроклимата, в частности, наличия воздушных коридоров для переноса спор (аллейная организация ВДНХ, близость МКАД в отсутствии защитных лесопарков и т.п.) и вихревого характера движения воздуха в приземном слое атмосферы города, и антропогенного фактора в виде распространения заражённого ржавчиной посадочного материала растений-хозяев. Работа по анализу молекулярного полиморфизма *Gymnosporangium sabinae* только начата.

Усиление континентальности климата, депрессивно сказывающееся на численности стеблевой ржавчины, ржавчина груши переносит существенно легче, демонстрируя расширение ареала, наблюдающееся в последние годы, и высокую численность патогена, возможно, потому, что стадия многолетнего мицелия под корой древесного растения и кустарника защищена от погодных условий гораздо лучше, чем мицелий ржавчины в дерновине злаков. Таким образом, многолетние груша и можжевельник повышают приспособленность фитопатогена к достаточно агрессивным внешним условиям, что требует разработки специальных мер фитосанитарного контроля и обработки.

Эволюция и механизмы формирования пищевых рас у насекомых-фитофагов

Ивницкий С. Б.¹, Малеева Ю. В.²

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет,*

¹кафедра биологической эволюции,

²кафедра молекулярной биологии

Формирование и эволюция пищевых рас у насекомых-фитофагов является ярким примером стремительных эволюционных преобразований, приводящих, в конечном итоге, к образованию симпатрических видов. Особенностью этих процессов являются их высокие темпы, разворачивающиеся в течение нескольких десятков поколений, и эволюционная «экономичность», которая затрагивает ограниченное число фенотипических признаков и генных локусов.

Анализ литературных данных позволяет реконструировать основные этапы формирования пищевых рас у насекомых-фитофагов. Начальные этапы проявляются в отдельных эпизодах случайного попадания и питания имаго насекомых-олигофагов на несвойственных им растениях, что определяется отклонениями от строгого выбора среды, т.е. отклонениями от главной стратегии питания данного вида. Если такие отклонения воспроизводятся с достаточной частотой, то возникают предпосылки для формирования генных комплексов, обеспечивающих минимальную адаптацию к питанию на новых растениях-хозяевах и уход от конкуренции на основном хозяине. Следующим этапом этого процесса является адаптация личиночной стадии к развитию на новом растении-хозяине, которая может обеспечить завершение полного цикла развития насекомого с формированием половозрелого имаго.

Дальнейшая дивергенция форм, развивающихся на основном и новом растении-хозяине, невозможна без формирования механизмов репродуктивной изоляции вновь сформировавшихся и ранее существовавших пищевых рас. На начальных этапах процессу расхождения способствуют такие особенности биологии, как спаривание на предпочитаемом растении, в предпочитаемом биотопе, в предпочитаемое время сезона или суток. Вследствие различий подобных особенностей биологии у разных видов насекомых-фитофагов при общих начальных условиях темпы формирования пищевых рас могут различаться существенным образом. В результате

подобных процессов формируются коадаптивные генные комплексы, которые обеспечивают полноценное развитие рас на разных растениях-хозяевах.

Однако из-за несовершенства механизмов репродуктивной изоляции, возникших в качестве косвенных последствий адаптации рас к разным растениям-хозяевам, эти коадаптивные комплексы постоянно разрушаются в результате гибридизации вновь сформировавшихся форм. В результате этого отбором подхватываются любые особенности биологии, способствующие изоляции: выбор среды (*habitat selection*), ассортативное скрещивание, ограничение миграции между биотопами.

Завершающим этапом формирования пищевых рас насекомых-фитофагов являются симпатрические виды.

Альтернативным вариантом симпатрической дивергенции в ходе формирования пищевых рас насекомых-фитофагов является поддержание полиморфизма по предпочитаемым растениям-хозяевам. В этом случае адаптивной стратегией оказывается не расхождение по узким пищевым нишам, а поддержание способности к развитию на разных растениях в условиях нестабильности отдельных пищевых ниш.

Лабораторные опыты, поставленные авторами, показали, что личинки жуков-листоедов (*Coleoptera. Chrysomelidae*) в качестве альтернативных вариантов предпочитают листья видов, родственных основному кормовому растению. При этом у близких видов наблюдаются существенные различия в степени предпочтения альтернативных видов, что подтверждает выше изложенный тезис о роли частных особенностей биологии вида в формировании пищевых рас. Причём в условиях жёсткой конкуренции личинки изученных жуков-листоедов способны переходить к питанию листьями растений, не родственных основному кормовому виду-хозяину, но произрастающих в том же биоценозе.

Молекулярных исследований по полиморфизму на начальных этапах формирования пищевых рас у листоедов явно недостаточно. Однако литературные и собственные данные позволяют говорить о существенной роли регуляторных областей генома, обогащённых повторами разной природы, в процессе формирования пищевых рас у жуков этой группы.

Внутривидовые морфы рыб субарктических озёр Мурманской области

Королева И. М., Терентьев П. М.

*Институт проблем промышленной экологии Севера
Кольского научного центра РАН, Апатиты*

В состав рыбного сообщества субарктических пресноводных озёр и водохранилищ Мурманской области входят 7 отрядов, среди которых наиболее ценным по ресурсной значимости является отр. Лососеобразных (Salmoniformes) с единственным семейством лососёвых (Salmonidae) и входящими в него подсемействами лососевые, сиговые и хариусовые.

Наличие в составе ихтиофауны комплексных родов (*Salvelinus*, *Salmo*), существование нескольких экологических морф у обыкновенного сига, отсутствие ясности со статусом рыб-вселенцев приводит к значительному разбросу в количественной оценке числа имеющихся видов. Учитывая вышесказанное, *список рыб внутренних водоёмов Мурманской области (включая реки) насчитывает от 18 до 25 видов (подвидов) рыб. Анализ статистики промыслового и любительского лова по 681 объектам (данные ПИНРО, Мурманрыбвода) даёт до 18 нативных видов (подвидов) рыб.*

В озёрах Хибинского горного массива (беломорский водосбор) обитает, вероятно, одна популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) с чётко различающимися по размерам и срокам нереста стадами или экоформами. В оз. Малый Вудъявр живёт мелкая (карликовая) форма со средней навеской 40 г, в оз. Большой Вудъявр средняя навеска по данным за период с 2005 по 2021 гг. составляла 230 г, также встречаются особи массой до 1,4 кг. Возможно наличие двух различных популяций: с карликовой и нормально растущей формами, причём в оз. Большой Вудъявр они обитают симпатрически. В оз. Пайкунъявре, не сообщаящимся с системой вудъяврских озёр, более 90 % улова гольцов приходилось на мелких рыб с массой менее 200 г. Масса наиболее крупного гольца достигала 1,2 кг. Для окончательного определения статуса выявленных морф необходимы генетические исследования. На водосборе Баренцева моря (оз. Шуонияур, оз. Большое Урагубское) в контрольных уловах присутствовал мелкий голец средней массой 160 г и 90 г соответственно. При этом большая часть рыб входила в нерестовое стадо.

Подсемейство сиговых (Coregonidae) в водоёмах Мурманской области представлено двумя видами — *Coregonus albula* и *C. lavaretus*. Разнообразие экологических ниш в сочетании с высокой экологической пластичностью

видов привели к множеству внутривидовых группировок (морф), эквивалентных виду.

Европейская ряпушка обычна в водоёмах, принадлежащих к водосбору Белого моря (бассейн р. Пиренга, Умбозеро, Ловозеро, Канозеро, Пулозеро, Ковдозеро и др.). Для баренцевоморского водосбора известно о наличии ряпушки в бассейне р. Туломы и на Восточном Мурмане. В северо-западной части полуострова в наших сборах ряпушка встречалась в оз. Куэтсьярви, куда проникла вследствие расселения по р. Паз. При проведении ихтиологических исследований в прошлом веке было установлено наличие мелкой (тугорослой) и крупной (быстрорастущей) форм ряпушки в Умбозере. Вероятно, генетически они не смешиваются и, сохраняя специфические биологические особенности, занимают разные экологические ниши. В оз. Имандра в отдельных заливах при высоком уровне трофности встречались стада с более крупными размерами, чем по остальной акватории водоёма, но выделять их в отдельную форму оснований не было. Дальнейших исследований требуют водоёмы, расположенные на юге области, где по сообщениям рыбаков обитает ряпушка крупной формы.

Для сигов, обитающих в крупнейшем водоёме области оз. Имандра, в начале прошлого века выделялось четыре морфы. Первая — озёрно-речная форма сига, входящего для размножения в реки, впадающие в озеро. Жаберных тычинок у него насчитывалось 20-30, в среднем 26. Вторая форма — озёрный голоменный сиг с числом жаберных тычинок 21-28. Третья форма — озёрный сиг, жаберных тычинок 17-26, в среднем 21. Четвёртая форма — многотычинковый озёрный сиг, жаберных тычинок 25-38, в среднем 32. Также в 1960-х г. была найдена форма мелких озёрных малотычинковых сигов, очень малочисленных и созревающих при длине 23 см и массе 120 г. Эта же форма встретила в 2017 г. в Йокостровской Имандре: минимальные показатели половозрелых рыб составили 155 г и 190 г при длине 25 см. По общепринятой систематике в данном семействе, основывающейся на количестве жаберных тычинок, во многих водоёмах Мурманской области сигов можно разделить на малотычинковую и среднетычинковую формы, в пределах которых дополнительно выделяются крупные и мелкие морфы (Zubova *et al.*, 2021), отличающиеся характером питания (планктоно- и бентофаги), темпами роста и местами обитания и нереста.

Наличие в водоёмах быстрорастущих и тугорослых форм внутри одного вида является известным и признанным фактом. Тем не менее, для оз. Имандра впервые получен материал по характеристикам тугорослой (карликовой) формы у обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus* (L., 1758).

Установлены минимальные размеры впервые созревающих рыб. Для ерша таковыми были масса 4 г и длина по Смитту 70 мм, что близко по своим значениям к показателям ерша из озёр Большеземельской тундры.

Имеющаяся неопределённость в количественной оценке видового разнообразия ихтиофауны Мурманской области связана с недостаточной изученностью экологического и систематического статуса отдельных видов рыб и требует дальнейших исследований.

Работа выполнена в рамках темы НИР 122022400122-6 и частично поддержана грантом РФФИ 18-05-60125.

**Селекция изогенных культуральных
вариантов штамма *Bacillus anthracis* 1(CO)
с различными фенотипическими
и генетическими свойствами**

**Котенева Е. А., Цыганкова О. И., Калинин А. В.,
Абрамович А. В.**

*Ставропольский научно-исследовательский противочумный
институт Роспотребнадзора, Ставрополь*

Возбудитель сибирской язвы обладает сложным циклом существования со сменой морфофункциональных форм (споры, вегетативная капсульная и вегетативная акапсульная) в определённых условиях. Непродолжительная фаза существования в организме чувствительных животных сопровождается активной экспрессией факторов патогенности и сменяется спорообразованием, обеспечивающим сохранение микроба в неблагоприятных условиях окружающей среды. Вопрос о возможности вегетирования сибиреязвенных бацилл в почве при наличии благоприятных условий — влажность, температура, наличие питательных веществ — до сих пор остаётся дискуссионным. Штаммы *B. anthracis*, выделенные в ходе исследования материала, далее подвергаются многократным пассажам на разных питательных средах и биопробных животных в лабораторных условиях. Длительное воздействие и/или смена селекционирующих факторов может вести к появлению и накоплению в популяции штамма отдельных особей, отличающихся по ряду свойств от типичного фенотипа вирулентных штаммов. Изучение вариабельности фенотипических и генетических свойств внутри популяции штамма представляет интерес не только с точки зрения оценки вклада вариантов с изменёнными свойствами в сохранение жизнеспособности культуры в изменяющихся условиях, но для объективной оценки методов индикации, идентификации, основанных на тех или иных свойствах микробов, и для выяснения эпидемиологической и эпизоотологической значимости фактов выделения штаммов возбудителя сибирской язвы с различным набором атипичных свойств.

Цель исследований — селекция вариантов штамма *B. anthracis* 1(CO), отличающихся по отдельным свойствам, и их комплексное изучение с оценкой возможности использования в экспериментальной работе.

В работе использовали исходный штамм *B. anthracis* 1(CO), выделенный в 1968 г. в республике Северная Осетия — Алания из крови КРС, больного

сибирской язвой. Критериями отбора культур служили их фенотипические свойства: культурально-морфологические, капсуло- и токсинообразование, ферментативная активность, чувствительность к сибиреязвенным бактериофагам, питательные потребности, вирулентность *in vitro*, которые определяли в соответствии с основными идентификационными тестами и дополнительными методами изучения культур *B. anthracis*.

Исходный штамм *B. anthracis* 1(CO) и все его производные варианты были охарактеризованы с применением метода полимеразной цепной реакции по наличию в их геноме последовательностей ряда генов с различной локализацией: *cap C* (pXO2); *суа*, *pag*, *lef* (pXO1); *sap* (хромосома), что позволило определить их плазмидный состав. Для определения SNP-генотипов использовали метод РТ-ПЦР с использованием собственных LNA-зондов и праймеров к специфичным геномным последовательностям.

Изучение фенотипических свойств культуральных вариантов штамма *B. anthracis* 1(CO) позволило выделить несколько фенотипов, различающихся между собой по различному количеству признаков, которые определены регламентированными методами лабораторной диагностики. Были получены культуры со всеми вариантами плазмидного состава (pXO1+, pXO2+; pXO1-, pXO2-; pXO1-, pXO2+; pXO1-, pXO2-). Среди изученных изогенных вариантов было выявлено четыре MLVA-генотипа и два SNP-генотипа. По степени вирулентности *in vitro* они относились к четырём различным группам. Были выделены культуральные варианты, отличающиеся от исходного типичного штамма по капсулообразованию (не образующие капсулу на специальных средах в атмосфере повышенного содержания углекислого газа, а также культура, синтезирующая капсулу на обычных питательных средах в атмосфере воздуха), не проявляющие токсинообразования на среде СОПЭК, неспособные к прорастанию спор на минимальной питательной среде или на средах с бикарбонатом в условиях повышенного содержания углекислого газа, отличающиеся слабой протеолитической активностью, не способные лизировать отмытые эритроциты барана, обладающие лецитиназной активностью, резистентные к литическому действию специфических бактериофагов, неспособные гидролизовать крахмал и гликоген. Способность гидролизовать те или иные углеводы определяли при помощи набора тестов API 50 CH, предоставляющего возможность выявлять ферментацию 49 углеводов. Наиболее значимыми оказались результаты тестов с крахмалом, гликогеном, D-туранозой и глюконатом калия. Все культуры сибиреязвенного микроба, имеющие фенотип $\text{Cap}(\text{CO}_2)^+(\text{O}_2)^- \text{Tox}^+ \text{ProtA}^+ \text{Hly}^+ \text{Lec}^- \text{Trp}^+$ и одинаковые SNP-генотипы, характерные для высоковирулентных штаммов, проявляли

выраженную гидролитическую активность по отношению к крахмалу и гликогену, слабую — по отношению к туранозе, и не расщепляли глюконат калия. Штаммы *B. anthracis* с фенотипами Cap(CO₂)⁺(O₂)⁺Tox⁻ProtA⁻Hly⁻Lec⁻Trp⁻ и Cap(CO₂)⁺(O₂)⁺Tox⁻ProtA⁻Hly⁻Lec⁻Trp⁻ имели SNP-генотипы, характерные для штаммов со сниженной вирулентностью и наиболее отличающиеся от аналогичных характеристик предыдущей группы, не гидролизovali крахмал, гликоген и туранозу, выявляя слабую активность по отношению к глюконату калия. Отсутствие одной или обеих плазмид не влияло на гликолитический профиль исследованных штаммов *B. anthracis*.

Комплексное изучение фенотипических и генетических характеристик штамма *B. anthracis* 1(CO) и его производных выявило значительную неоднородность их популяций по целому ряду фенотипических свойств, наличию плазмид pXO1 и pXO2 с локализованными на них генами. Выделенные культуральные варианты штамма *B. anthracis* 1(CO) могут быть использованы для тестирования диагностических амплификационных тест-систем, изучения активности и специфичности сибиреязвенных бактериофагов, при конструировании масс-спектрометрических баз данных для идентификации штаммов возбудителя сибирской язвы с различным комплексом фенотипических свойств. Кроме того, они представляют интерес для экспериментальных исследований по выяснению роли отдельных продуктов в вирулентности микроба или обеспечении преимуществ в различных условиях активного функционирования или сохранения жизнеспособности.

Влияние инвазии *Solidago canadensis* на структуру связей аборигенных энтомофильных растений и антофильных насекомых

Лысенков С. Н.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра биологической эволюции, Москва

В последние десятилетия для изучения опыления на экосистемном уровне применяется так называемый «сетевой подход», при котором анализируются структурные особенности графов, в которых вершинами являются виды растений и животных, а нагруженными рёбрами — наблюдаемые посещения последними первых. Это позволяет выйти за рамки более традиционных исследований «парных» взаимодействий конкурирующих за опылителей видов растений. Такой подход уместно применять и к анализу эффектов от инвазий энтомофильных растений.

В настоящее время одним из наиболее агрессивных инвазионных растений в Средней полосе России является канадский золотарник *Solidago canadensis* (Asteraceae). Это растение, происходящее из Северной Америки, цветёт в августе-октябре и привлекает широкий спектр опылителей, прежде всего мух-журчалок, калиптратных мух, медоносных пчёл и ос.

Целью настоящей работы было выяснить эффекты инвазии канадского золотарника на сети аборигенных энтомофильных растений и антофильных насекомых.

Материал по посещениям насекомыми растений собирали во время цветения канадского золотарника в 2019–2021 годах на пойменном лугу возле памятника природы «Алексин Бор» (г. Алексин Тульской области). Этот луг интересен тем, что половина его в значительной мере заросла канадским золотарником, в то время как на второй половине это инвазионное растение практически не представлено. Насекомые для анализа были разделены на несколько функциональных групп: медоносные пчёлы, шмели, одиночные пчёлы, мухи-журчалки, калиптратные мухи, осы, бабочки и сборную группу «иные». Анализ сетей проводили с помощью пакета *bipartite* в языке R.

Во все три года наблюдений сеть на участке с обильным *S. canadensis* отличалась более низкой общей специализацией, измеренной через индекс H_2 , который показывает отклонение наблюдаемых взаимодействий от ожидаемых в предположении об отсутствии каких-либо предпочтений

у участвующих видов. По-видимому, это объясняется тем, что *S. canadensis* привлекает много разных насекомых, которые обычно сильнее расходятся по используемым цветочным ресурсам — это подтверждается более высоким перекрытием ниш, оценённым с помощью индекса Мориситы-Хорна между насекомыми, у растений это менее выражено. Остальные характеристики, измеренные на уровне целой сети, не показали каких-либо существенных различий.

Также во всех группах антофильных насекомых заметно уменьшение уровня специализации, измеренного с помощью индекса d' , показывающего, насколько набор растений, посещаемых ими, отличается от такового у других насекомых. У растений никакого общего тренда выявить не удалось — даже если смотреть на отдельные виды, то направления различий не совпадают в разные годы.

Таким образом, можно заключить, что инвазия канадского золотарника делает сети взаимодействий растений и опылителей менее структурированными прежде всего за счёт возрастающего перекрытия ниш между насекомыми. При этом некоторые виды растений могут посещаться более широким набором потенциальных опылителей на участках с высоким обилием канадского золотарника, так как привлечённые этим инвазивным видом насекомые будут посещать и другие виды.

Динамика демографических характеристик травяной и остромордой лягушек по данным многолетних наблюдений

Ляпков С. М.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва*

Многолетнее изучение (1983–2021) динамики численности половозрелой части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis*) позволило выявить три последовательных периода этой динамики: (1) с 1983 по 1992 г. были выявлены наиболее сильные колебания численности при самом высоком среднем уровне, (2) с 1993 по 1997 г. наблюдалось снижение численности, (3) с 1998 г. по настоящее время — установление существенно более низкого уровня численности и её колебания, не выходящие за пределы этого низкого уровня. Такие изменения численности сопровождались существенными межгодовыми изменениями средней длины тела и возраста половозрелых особей, сходными у самок и самцов, а также динамикой репродуктивных характеристик самок (плодовитости, размеров яиц и репродуктивного усилия). В целом, по мере снижения численности половозрелой части популяции наблюдалось некоторое увеличение средних размеров самок и самцов, несмотря на снижение их средних возрастов. Основной причиной выявленного многолетнего снижения численности было сильное ухудшение условий предметаморфозного развития. Некоторые из водоёмов, дающих существенный вклад в каждую из генераций метаморфов, были полностью или частично уничтожены в результате расширения территории дачной и коттеджной застройки. Кроме того, практически все непересыхающие водоёмы были заселены ротаном — мелкой хищной рыбой, способной выживать и поддерживать высокую численность в небольших водоёмах даже при регулярных зимних заморах. Вместе с тем, низкая предметаморфозная выживаемость не влияла непосредственно на чистую скорость размножения (R_0) самок ряда последовательных генераций. Более сильное воздействие на выживаемость самок и самцов до первого и каждого последующего размножения оказывала численность генерации метаморфов. Вместе с тем, снижение величины R_0 и, следовательно, ограничение дальнейшего роста численности популяции наблюдалось как при сравнительно высокой, так и при сравнительно низкой начальной численности генераций. Такая неоднозначность объясняется сложной (нелинейной) зависимостью

выживаемости и численности завершивших метаморфоз особей от начальной численности генерации. Кроме того, были выявлены половые различия по длине тела и темпам роста (самцы крупнее в целом и в каждом данном возрасте, т.е. растут быстрее), а также по темпам созревания (самцы чаще становятся половозрелыми уже в возрасте 2 лет). Эти различия между полами сохранялись неизменными, несмотря на постепенное увеличение размеров половозрелых особей, соответствующее снижению уровня численности половозрелых особей изученной популяции. Популяция травяной лягушки (*Rana temporaria*) Звенигородской биостанции обитает симпатрично с остромордыми лягушками, но лишь частично синтопично, и это расхождение обусловлено прежде всего зимовкой в реке Москве травяных лягушек и наземной зимовкой остромордых лягушек, а также использованием двумя этими видами в основном различных небольших стоячих водоемов в качестве нерестовых. Динамика численности половозрелой части этой популяции травяной лягушки в целом также характеризовалась постепенным снижением, что позволило выявить те же 3 периода, совпадающие по срокам с таковыми у остромордой лягушки. Отличие от остромордых лягушек заключалось в низком среднем уровне численности травяных лягушек в течение периода (1) и в более сильных колебаниях численности в течение периода (3), т.е. в последние 25 лет. Кроме того, по мере снижения численности половозрелой части популяции наблюдалось некоторое уменьшение средних размеров самок и самцов (в отличие от остромордых лягушек), сопровождающееся снижением их средних возрастов. При этом, как и у остромордых лягушек, размерные различия между полами сохранялись неизменными, несмотря на то что у травяных лягушек самки в среднем крупнее самцов.

**Эколого-генетические исследования
проблемы сохранения биоразнообразия
на урбанизированных территориях и их отображение
в экспозиции природоведческого музея**

Макеева В. М.¹, Алазтели И. Д.¹, Смуров А. В.¹,
Каледин А. П.², Остапчук А. М.², Снегин Э. А.³,
Политов Д. В.⁴, Белоконь Ю. С.⁴, Белоконь М. М.⁴

¹*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Москва*

²*Российский государственный аграрный университет
РГАУ — МСХА им. К. А. Тимирязева, Москва*

³*Белгородский государственный национальный
исследовательский университет, Белгород*

⁴*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва*

В учебно-научном Музее земледелия МГУ им. М. В. Ломоносова подготовлена экспозиция, отображающая современный эколого-генетический подход к сохранению биоразнообразия природных зон России для стенда «Природные ресурсы тундровой и лесной зон».

Выдающийся российский генетик А. С. Серебровский в своей основополагающей работе писал, что «совокупность всех генов данного вида животных я назвал генофондом, чтобы подчеркнуть мысль о том, что в лице генофонда мы имеем такое же неоценимое богатство, как в лице запасов нефти, запасов золота, угля, скрытых в наших недрах».

Проблема сохранения генетического ресурса планеты, включающего генофонд популяций животных и растений — одна из актуальных современных проблем человечества. Качество (разнообразие) генофонда популяций обеспечивает поддержание гомеостаза и адаптацию популяций к меняющимся условиям среды, являясь важнейшей характеристикой экосистем.

Решение проблемы сохранения биоразнообразия в условиях глобальной урбанизации планеты неразрывно связано с сохранением качества (разнообразия) генофонда. Это связано с тем, что в условиях антропогенных и, особенно, урбанизированных ландшафтов, фрагментация приводит к изоляции мелких популяций, сокращению их генетического разнообразия, утрате жизнеспособности и неизбежному вымиранию.

Результаты длительного (с 1975 года) мониторинга динамики генофонда модельного объекта — кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Mull.)

(по 13 полиморфным локусам изоферментов) выявили уменьшение до 70% разнообразия генофонда в 77% городских популяций, обитающих на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) города Москвы, а также — в 23% популяций, обитающих в условиях антропогенного ландшафта Подмосковья.

В последнее время (с 2017 года) значительное сокращение разнообразия генофонда выявлено авторами в искусственно созданных популяциях (лесопосадках) ели европейской *Picea abies* (L.) Karst. в парках города Москвы. Сравнительный анализ популяций лося *Alces alces* L. из охотхозяйств Ярославской и Костромской областей с искусственно созданной популяцией Сумароковской лосефермы, проведённый в 2021 году, также обнаружил сокращение генетического разнообразия искусственно созданной популяции лосей. В целом, в экспериментальных работах авторов продемонстрирована общая тенденция уменьшения разнообразия генофонда популяций на урбанизированных территориях, а также — в созданных человеком популяциях без применения генетического контроля.

Таким образом, для сохранения генетических ресурсов в условиях глобальной урбанизации планеты необходим контроль состояния генофонда популяций не только исчезающих видов, но широко распространённых, особенно малоподвижных и оказавшихся в условиях антропогенной изоляции, приводящей к деградации генофонда популяций.

Разработанная авторами эколого-генетическая стратегия сохранения биоразнообразия нацелена на переход от исключительно территориальной пассивной охраны и невмешательства к активному восстановлению генофонда популяций, т.е. восстановлению их жизнеспособности и длительности существования. Стратегия ориентирована, прежде всего, на применение ко всем ООПТ антропогенных и особенно урбанизированных ландшафтов. Она успешно апробирована на ООПТ города Москвы, С.-Петербурга, в Беларуси.

Авторами разработан «Способ поддержания жизнеспособности популяций животных или растений на урбанизированных территориях», защищённый патентом в 2018 году, а также проведено экспериментальное обогащение и контроль генофонда четырёх популяций модельного вида — кустарниковой улитки в парках города Москвы. Результаты проведенного контроля (2005 и 2017–2018 гг.) подтвердили эффективность использования разработанного способа для восстановления генетического разнообразия и жизнеспособности популяций.

В заключение необходимо отметить, что в недалёком будущем населению планеты предстоит жить почти исключительно в антропогенных

и урбанизированных ландшафтах. Для сохранения биоразнообразия антропогенных экосистем требуется не только понимание генетических процессов в популяциях, возникающих вследствие антропогенной изоляции, но также и разработка способов, позволяющих уменьшить их отрицательное воздействие и сохранить генетическое разнообразие и жизнеспособность популяций, слагающих биоразнообразие.

Экспозиция природоведческого музея должна популярно, доступно и наглядно демонстрировать успехи и возможности генетики в сохранении генетических ресурсов планеты в век глобальной урбанизации. Экспозиция учебно-научного Музея земледелия активно используется для проведения занятий со студентами и школьниками, а также для посетителей музея, способствуя формированию эколого-генетического мышления населения.

**Роль внутривидовой гибридизации
в экспансии дикого кабана *Sus scrofa* L.
на север Евразии**

**Марков Н. И.¹, Матросова В.А.², Ранюк М. Н.¹,
Бабаев Э. А.³, Быкова Е. В.⁴, Есипов А. В.⁴,
Нуртазин С. Т.⁵, Сенчик А. В.⁶, Середкин И. В.⁷**

¹Институт экологии растений и животных
Уральского отделения РАН, Екатеринбург

²Институт молекулярной биологии РАН
им. Энгельгардта, Москва

³Прикаспийский институт биологических ресурсов
ДНЦ РАН, Махачкала

⁴Институт зоологии Академии наук
Республики Узбекистан, Ташкент

⁵Университет Аль-Фараби, Алматы, Казахстан

⁶Московский международный университет, Москва

⁷Тихоокеанский институт географии Дальневосточного
отделения РАН, Владивосток

Ареал дикого кабана *Sus scrofa* L. в Евразии расширяется начиная с середины XX века в результате естественной экспансии в северо-восточном направлении и работ по акклиматизации вида в Европейской России, на Урале и в Сибири. В частности, в ходе работ по акклиматизации на одних территориях производили выпуски животных, относящихся к генетически контрастным формам. Целью данной работы было обобщение сведений о вкладе различных генетических линий в современный генофонд вида в современном ареале и оценка возможной роли их гибридизации в формирование его ареала.

На основании собственных и литературных данных показано доминирование на территории Европейской России, Урала и Западной Сибири гаплотипов (ядерной и митохондриальной ДНК), относящихся к западной гаплогруппе; гаплотипы восточной гаплогруппы присутствуют в ограниченном количестве. В этих же регионах наблюдается высокая скорость расселения животных по сравнению с регионами Сибири и Дальнего Востока, где представлены преимущественно «восточные» гаплотипы. Мы высказываем предположение, что «западная» митохондриальная

гаплогруппа маркирует «универсальный генотип» (general purpose genotype), ассоциированный с адаптацией к экстремальным условиям и быстрому расселению, а гибридизация с представителями других внутривидовых форм может усиливать этот эффект.

Эколого-географическое исследование видов рода лук (*Allium* L.), включённых в Красную книгу Томской области

Левченко Л. С., Олонова М. В.

Томский государственный университет, Томск

Охрана растений в рамках сохранения биоразнообразия является одной из важнейших экологических проблем современности. Под воздействием природных и антропогенных факторов окружающая среда меняется, особенно сильно и, как правило, неблагоприятно воздействуя на редкие и охраняемые виды растений. Успех природоохранной деятельности во многом зависит от научной базы. Знания об экологических и климатических потребностях растений, нуждающихся в охране, необходимы для планирования и успешного проведения природоохранных мероприятий. ГИС-технологии, изначально ориентированные на сугубо практические нужды геодезистов, географов и геологов, в настоящее время успешно внедрились в экологию растений и широко применяются.

В Красную книгу Томской области включено 5 видов луков — *Allium lineare* L., *A. nutans* L., *A. obliquum* L., *A. schoenoprasum* L. и *A. altynolicum* Friesen. Для оценки пригодности территории России и Томской области для произрастания четырёх из них был использован алгоритм MaxEnt (метод максимальной энтропии), предложенный S. J. Phillips (Phillips, Dudich, 2008), реализованный в среде R (CRAN; Osorio-Olvera, et al., 2020). В настоящее время он является одним из наиболее эффективных методов моделирования, когда в распоряжении исследователя есть только данные о присутствии вида и нет данных о его отсутствии (Elith et. al., 2006; Franklin, 2009). *Allium altynolicum* не был включён в анализ, поскольку на данный момент известно всего 8 местонахождений этого вида, а этого недостаточно для корректного использования метода.

Для выявления распространения луков были использованы гербарные материалы (ТК), Цифровой гербарий МГУ (Серегин, 2021), карты, представленные в Агроатласе (on-line), Флоре Сибири (Фризен, 1987) и другие литературные источники (Амельченко, 2013; Котухов и др., 2015; Князев, 2017). Всего было учтено от 125 до 2412 точек (n) на территории. Создание точечных карт и их визуализация проводилась при помощи программного обеспечения Diva-Gis version 7, свободно распространяемая геоинформационная система (<http://www.diva-gis.org/>).

Девятнадцать биологически значимых климатических переменных с разрешением 2,5 arcmin (Bio1 — среднегодовая температура; Bio2 — суточные колебания температуры (среднемесячные); Bio3 — изотермальность (Bio1/Bio7)×100; Bio4 — сезонность температуры (коэффициент вариации); Bio5 — максимальная температура наиболее тёплого месяца; Bio6 — минимальная температура наиболее холодного месяца; Bio7 — среднегодовая амплитуда колебания температуры (Bio5–Bio6); Bio8 — средняя температура наиболее влажного квартала; Bio9 — средняя температура наиболее сухого квартала; Bio10 — средняя температура наиболее тёплого квартала; Bio11 — средняя температура наиболее холодного квартала; Bio12 — среднегодовые осадки; Bio13 — осадки наиболее влажного месяца; Bio14 — осадки наиболее сухого месяца; Bio15 — сезонность осадков (коэффициент вариации); Bio16 — осадки наиболее влажного квартала; Bio17 — осадки наиболее сухого квартала; Bio18 — осадки наиболее тёплого квартала; Bio19 — осадки наиболее холодного квартала) были взяты из базы Worldclime (Hijmans et al, 2004). Для визуализации занимаемых видами эколого-климатических ниш с помощью программы BIOCLIM (Nix., 1986), реализованной в программе DIVA-GIS (Hijmans et al., 2005), были построены гистограммы, отражающие частоты различных климатических параметров, наблюдаемых у видов.

Для проверки точности модели 25% точек было использовано в качестве тестирующей выборки; также был установлен порог в 10 перцентилей, который предусматривал исключение из процесса 10% точек, находящихся в предельных (нетипичных) для вида климатических условиях. В качестве выходного формата нами был выбран логистический формат. Поскольку высокая корреляция между 19 биоклиматическими переменными может помешать оценке истинного вклада такой переменной в модель (Brown, 2014), была произведена фильтрация, в результате которой в дальнейший анализ были включены только те переменные, корреляция между которыми не превышала 0.7. Для оценки бинарных предсказаний была использована «кривая ошибок» ROC и площадь под этой кривой AUC. Оценка моделей для трёх исследованных видов была отличной и для обучающей выборки и для тестирующих выборок (значение превышало 0.9); для *A. schoenoprasum* оценка хорошая (AUC обучающей выборки 0.875; AUC тестирующей выборки 0.868). Оценка вклада биоклиматических факторов, оказывающих наибольшее влияние на полученную модель, производилась двумя независимыми методами — пермутации и jackknife.

Полученные гистограммы, отражающие частоты различных климатических параметров, наблюдаемых у видов, выявили различия в климатических

потребностях исследованных видов. При этом у *A. obliquum* и *A. nutans* все графики демонстрируют сходное относительно нормальное распределение, а у *A. lineare* и *A. schoenoprasum* наблюдаются некоторые особенности распределения: распределение показателей, отражающих температурные характеристики (Bio1–Bio11) более или менее близки к нормальному, в то время как графики осадков (Bio12–Bio19) обрезаны слева. Это может свидетельствовать о том, что температурные характеристики являются более важными и определяющими распространение вида.

Оценка вклада биоклиматических факторов, оказывающих наибольшее влияние на полученные модели с помощью jackknife показала одинаковый рейтинг переменных — Bio1, Bio6, Bio11 (значения ранжированы по убыванию значения) у *A. nutans* и *A. obliquum*, и Bio1, Bio10, Bio11 — у *A. lineare* и *A. schoenoprasum*. Все эти показатели отражают различные температурные характеристики.

Проведённые исследования показали, что распространение луков в большинстве случаев ограничено температурными параметрами. Территория Томской области, особенно её южная часть, по своим климатическим параметрам отвечает потребностям *A. nutans*, *A. lineare* и *A. obliquum*, где эти виды находят благоприятные условия. При этом климатические условия Томской области неблагоприятны для *A. schoenophrasum*, и его сохранение на этой территории требует специальных мер.

**Анализ эволюционных трендов в адаптации
плодовых мушек *Drosophila melanogaster*
и их микробиома к кормовому субстрату
с различным содержанием NaCl**

Панченко П. Л.¹, Корнилова М. Б.¹,
Перфильева К. С.¹, Марков А. В.^{1,2}

¹Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра биологической эволюции, Москва

²Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, Москва

Одной из важных открытых проблем эволюционной биологии является проблема сложных экологических взаимодействий и коэволюции многоклеточных макроорганизмов с окружающими их отдельными микроорганизмами и их сообществами.

Так, всё больше и больше данных свидетельствуют о важной роли симбиотических микроорганизмов в различных аспектах жизнедеятельности многоклеточного организма-хозяина — от освоения новых пищевых ресурсов и влияния на онтогенез и до участия в функционировании органов и влияния на патогенез заболеваний (McFall-Ngai, 2002; Chirgwin et al., 2003; Bäckhed et al., 2005; Rosenberg et al., 2007; Hehemann et al., 2010; Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2011; Kautz et al., 2013; Yang et al., 2014; Yang et al., 2015; Bonfili et al., 2017). Осмысление этих эффектов, вкупе с открытием возможности более или менее устойчивой вертикальной передачи симбионтов, привело к тому, что была сформулирована так называемая «хологеномная теория эволюции», согласно которой базовой единицей отбора следует считать не отдельный организм, но «холобионт», то есть систему, включающую в себя макроорганизм-хозяин и весь его симбиотический микробиом (Margulis, Fester, 1991; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009; Guerrero et al., 2013; Bordenstein, Theis, 2015).

Ещё одной важной открытой проблемой эволюции можно считать проблему предсказуемости эволюции, или «эволюционных трендов». Причём сам термин «эволюционные тренды» может пониматься в двух разных смыслах — как оценка линейности ответа отбора на линейное изменение фактора (Dudley, 1996) и как распространённость параллельной эволюции у родственных популяций в сходных условиях (Odierna et al., 1993; Saxer et al., 2010).

Можем ли мы исследовать эволюционные тренды у холобионтов? Можем, иногда — даже в природе (Munkacsı et al., 2004), но оптимальнее в данном случае применять методы экспериментальной эволюционной биологии (Waddington, 1959; Шапошников, 1961; Hass, 2000; Lenski, 2004; Stergiopoulos et al., 2009; Kawecki et al., 2012; Meyer et al., 2012; Yang et al., 2015). К сожалению, эволюционные эксперименты на холобионтных системах с несколькими повторностями пока что весьма редки (Kohl et al. 2016).

Практичной и информативной «холобионтной» модельной системой для постановки эволюционных экспериментов с множеством аналогичных повторностей могут стать плодовые мушки *Drosophila melanogaster*, имеющие богатый симбиотический микробиом, состоящий из различных видов бактерий и дрожжей (Carpenter, 1905; Castle, 1906; Te Velde et al., 1988; Brummel et al., 2004; Stergiopoulos et al., 2009; Shin et al., 2011; Storelli et al., 2011; Chandler et al., 2012; Blum et al., 2013; Erkosar et al., 2013; Long et al., 2013; Arbuthnott, Rundle, 2014; Марков и др., 2015; Дмитриева и др., 2016).

В предыдущих исследованиях нами было показано (Панченко и др., 2017; Ивницкий и др., 2018; Dmitrieva et al., 2019), что при культивации плодовых мушек *Drosophila melanogaster* на кормовом субстрате с добавлением 4 % NaCl происходит постепенная адаптация линий, причём вклад в эту адаптацию вносят как изменения самих дрозофил, так и изменения их симбиотического микробиома.

Однако до сих пор при анализе хода адаптации дрозофил к солёному кормовому субстрату не было попыток отделить общее влияние среды культивации от индивидуальных, исторических особенностей линий дрозофил, что может быть важно для более полного понимания картины эволюционных процессов, а также для оценки воспроизводимости результатов экспериментальных эволюционных исследований на *Drosophila melanogaster*.

Кроме того, в ранних исследованиях мы использовали только два варианта кормового субстрата — без добавления соли и с 4 % соли. Однако в данный момент в нашей лаборатории есть линии, успешно адаптировавшиеся также и к кормовому субстрату с 7 % соли. Это открывает возможность не просто оценить адаптацию мушек к одной конкретной неблагоприятной кормовой среде, но попытаться полноценно проследить эволюционный тренд в адаптации к нарастающим грациям неблагоприятного фактора.

В нашей работе мы оценили, во-первых, способность разных линий дрозофил адаптироваться к субстратам с различным процентным содержанием NaCl, а во-вторых, вклад симбиотического микробиома в эту адаптацию. Для этого мы сравнили приспособленность к солёным кормовым

субстратам (с содержанием 4 % и 7 % соли) шести линий дрозофил, длительное время содержавшихся на кормовом субстрате с разным процентным содержанием соли (0 %, 4 % или 7 %). При этом мы оценили различия по показателям общей приспособленности — абсолютному количеству половозрелых потомков и скорости их развития — между линиями, культивируемыми при одинаковой концентрации соли в кормовом субстрате, но имевшими разную индивидуальную историю культивации (для оценки повторяемости адаптационных процессов). Также мы определили, существуют ли единые эволюционные тренды в изменении показателей общей приспособленности при адаптации плодовых мушек к разным концентрациям поваренной соли в кормовом субстрате.

Наши эксперименты показали, что при адаптации дрозофил к кормовым субстратам с различным процентным содержанием соли существуют как общие эффекты сред (концентраций соли в субстрате), так и частные эффекты конкретных линий, связанные с их уникальной историей, которые могут частично «зашумлять» общие эффекты. Мы также показали, что в результаты эволюционных экспериментов на *Drosophila melanogaster* могут вносить вклад различия как между самими мушками, так и между их симбионтами, причём относительный вклад может сильно различаться между индивидуальными линиями даже в пределах одной среды культивации.

Наконец, нами было показано, что адаптация к кормовым субстратам с 4 % и 7 % соли в конечном счёте приводит хотя и к схожим по направлению, но разным по относительной силе изменениям характеристик общей приспособленности, и линейный эволюционный тренд можно проследить не для всех из них.

Предварительные результаты изучения экологических и географических рас клеста-еловика *Loxia curvirostra* в европейской части России

Редькин Я. А.¹, Орлова А. Д.², Жигир Д. Р.¹

¹Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ
им. М. В. Ломоносова, Москва

²Институт биологии и химии Московского педагогического
государственного университета, Москва

Внутривидовая систематика клеста-еловика чрезвычайно дискуссионна. Для западно-палеарктической части ареала описано более 10 географических рас (подвидов), из которых то одни, то другие названия сводятся к синонимам в разных комбинациях, вследствие чего признаётся реальность существования не более половины этих форм. Дополнительную сложность вносит существование экологических рас, широко кочующих, встречающихся и размножающихся иногда на одной и той же территории. Эти расы отличаются по нескольким морфометрическим признакам: в первую очередь — по строению клюва (что обычно связывают с адаптацией к питанию на разных видах хвойных), а также по звуковым сигналам (позывкам). В настоящее время для западноевропейских популяций установлено 7 экологических рас, однако для территории России этот вопрос остаётся неразработанным.

Мы предприняли морфометрическую обработку 632 экземпляров клеста-еловика из европейской части и Урала, хранящихся в коллекциях ЗМ МГУ и ЗИН РАН. Результаты анализа показали, что в составе континуума популяций лесной зоны представлены клесты-еловики трёх морфотипов, соответствующих представлениям об экологических расах. Первый из них наиболее сходен со скандинавскими клестами *L.c. curvirostra* — второй, более крупный и крупноклювый — близок к сибирской расе *L.c. ermaki*, а третий, отличающийся наименьшими размерами клюва, обнаружен только в Башкирии совместно с птицами второго морфотипа. Северные и центральные районы европейской части заняты птицами первого и второго морфотипов, при этом в пределах одних и тех же регионов (например, Тверской области) в различные годы присутствовали птицы то одного, то другого морфотипа. Различия этих морфотипов минимальны, однако соответствуют таковым установленным для двух экологических рас с разными типами позывок, регистрировавшихся в Нидерландах в 2002–2003 гг. и в 2004–2005 гг. (Edelaar et al., 2008). Мелкоклювые клесты из Башкирии, возможно, близки к форме *L.c. altaiensis*, что требует дополнительного исследования.

Анализ клестов горного Крыма и Кавказа подтвердил справедливость выделения эндемичных подвидов *L.c. mariae* и *L.c. caucasica*, ведущих преимущественно осёдлый образ жизни. Эти формы имеют достаточно чёткие окрасочные и размерные отличия и не могут быть объединены друг с другом или с какими-либо другими подвидами.

Таким образом подтверждается наличие в составе континуума северных популяций лесной зоны трёх морфотипов, соответствующих представлениям об экологических расах, а также подвидовой статус южных гнездовых изолятов клеста-еловика. Дальнейшие исследования с привлечением молекулярно-генетических методов и анализа вокализации позволят полнее охарактеризовать изменчивость и популяционную структуру данного вида в России.

Морфологическая изменчивость Обыкновенного хомяка *Cricetus cricetus* и её связь с филогеографической структурой вида

Саян А. С., Феоктистова Н. Ю.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

Обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) — единственный доживший до наших дней представитель рода *Cricetus* Leske, 1779. Ареал этого вида один из наиболее обширных среди млекопитающих Палеарктики. Он простирается от Бельгии до Красноярского края (Nechay, 2000) и охватывает около 6 млн км². До 1970-х годов обыкновенный хомяк был серьёзным вредителем сельского хозяйства практически на всём ареале и в ряде стран добывался миллионами шкурок в год (Nechay, 2000; Ružić, 1977). Однако в 1970-х годах, т.е. около 50 лет назад, произошло резкое сокращение численности вида в естественных биотопах, и в 2020 г. обыкновенный хомяк был включен в Красную книгу МСОП со статусом CR (Critically Endangered) (Banazek et al., 2020). Таким образом, обыкновенный хомяк преодолел сразу 4 ступени природоохранного статуса, что является беспрецедентным случаем для млекопитающих. Такая ситуация означает, что у данного вида очень высок риск вымирания. В связи с вышесказанным очевидно, что вид нуждается в особом внимании и охране, и в этом случае особенно актуальными становятся исследования, связанные с его внутривидовой структурой.

На территории Западной и Центральной Европы на основании изменчивости окраски тела и ряда морфометрических и краниометрических показателей были выделены 2 подвида обыкновенного хомяка: западный *C. c. canescens* (Nehring, 1899), обитающий в Бельгии, Франции, Люксембурге, Нидерландах и долине Рейна, а также в окрестностях Брауншвейга, Нижней Саксонии (Grulich, 1987). И восточный — *C. c. cricetus* (Linnaeus, 1758), обитающий на территории Германии (Nechay, 2000). Что касается филогеографической структуры, то по мтДНК К. Нойманом в Западной Европе выделено две филогруппы — северная и панонинская (Neumann et al., 2005).

Что касается выделения подвиговой структуры по тем же показателям на территории России и Казахстана, то были описаны 7 подвидов, 6 из которых обитают конкретно на территории бывшего СССР (Бердюгин К. И., Большаков В. Н., 1998; Громов И. М., Ербаева М. А., 1995).

И хотя подвидовая структура была описана по краниометрическим признакам и характеру окраса шерсти в самом конце XIX — начале XX века, тем не менее, она до настоящего времени не пересматривалась.

В 2016 г. исследователем из Центральной Европы (Kryštufek et al., 2016) была предпринята попытка описать закономерности морфологической изменчивости у обыкновенного хомяка на всём ареале. Им были проанализированы образцы в основном из Западной и Восточной Европы, а также из ряда районов России. Анализ проводился по цвету меха и трём промерам черепа. По результатам анализа он выделил два морфотипа в Западной и Центральной Европе. А в восточной части ареала (в России до и после Урала) конкретных морфотипов выделено не было (Kryštufek et al., 2016).

Однако проведённый нами молекулярно-генетический анализ опроверг это предположение (Feoktistova et al., 2017, 2018, 2022). К настоящему времени на территории России и Казахстана выделяется три филогруппы: «Е» — распространена на значительной части ареала, охватывает центральную Россию, Крым, Предуралье, Северный Казахстан; «Кавказская» — распространена на равнинной и предгорной частях северного Кавказа; «Алтай» — обитает на территории Казахстана и Алтая и распространена до Зауралья.

Для изучения краниометрической изменчивости между филогруппами *S. cricetus* были исследованы образцы из разных частей ареала России и Казахстана. Всего было изучено 90 черепов из 27 локалитетов. Для каждого черепа было проведено 28 измерений. Проведённый статистический анализ показал, что на территории России чётко обозначились три группы, соответствующие выделенным по молекулярно-генетическим данным филогруппам. Причём Кавказская группа по ряду исследованных краниометрических параметров достоверно отличается от Алтайской и Е.

Вопрос о морфологической дифференциации на территории России и Казахстана до сих пор нуждается в уточнении. Понимание внутривидовой структуры может оказаться полезным при разработке стратегий сохранения вида.

**Морфологические изменения
уральской популяции енотовидной собаки
Nyctereutes procyonoides за 30 лет
после интродукции**

Терехова Е. С., Корытин Н. С.

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Россия, Екатеринбург*

Енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* — представитель отряда *Carnivora*, семейства *Canidae*. Естественный ареал находится на Дальнем Востоке, в Китае, Северо-Востоке Индокитая, на территории Корейского полуострова и Японии.

В России изначально обитала в Приморском крае, в некоторых районах Хабаровского края и Амурской области. С 1929 г. по 1955 г. была предпринята массовая интродукция вида в пределах Европейской части Советского Союза, Сибири и Средней Азии. На настоящий момент вид занимает обширный ареал в Западной и Восточной Европе, а также в Европейской части России, на востоке доходит до уральского региона. В результате акклиматизации енотовидная собака освоила несвойственные для себя условия обитания, а также животные приобрели специфические популяционные черты.

Данное исследование посвящено морфологическим особенностям уральской акклиматизированной популяции енотовидной собаки, интродуцированной на территорию Урала в 1960-х годах.

Математическая модель адаптации фитофагов к инвазивным растениям

Устинова Е. Н., Лысенков С. Н.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
кафедра биологической эволюции, Москва*

Одним из распространённых объяснений причин успешного распространения инвазивных растений является гипотеза освобождения от врагов (Enemy release hypothesis): инвазивные растения во вторичном ареале, как правило, избавлены от пресса фитофагов, что позволяет им вкладывать меньше ресурсов в защиту, а использовать их на рост и распространение. Однако со временем местные фитофаги могут адаптироваться к питанию инвазивными видами. Изучение механизма адаптации местных травоядных к инвазионным растениям очень важно для понимания коэволюционных процессов, ранних этапов симпатрического видообразования и биологической борьбы с инвазивными видами.

Мы построили математическую модель, чтобы ответить на вопрос, в каких случаях в популяции фитофага может закрепиться и распространиться мутация, позволяющая более эффективно потреблять инвазивное растение.

В нашей модели есть два вида растений — аборигенное и инвазивное — и две морфы жуков: дикого типа и «мутанты», которые несут рецессивную мутацию, дающую преимущество при питании на инвазивном растении. Гетерозиготы имеют фенотип дикого типа — полное доминирование. Первый этап имитирует питание жуков и экспоненциальный рост численности, которая зависит от численности растений. При этом для жуков дикого типа эффективность перевода биомассы растения в биомассу жуков при питании на инвазивном виде ниже, чем при питании на аборигенном растении, а для жуков-мутантов эти показатели одинаковы на обоих кормовых растениях. Таким образом обе морфы могут питаться, как на аборигенном, так и на инвазивном растении, однако у жуков дикого типа при питании на инвазивном растении снижается приспособленность. Рост численности жуков ограничен конкуренцией, которая задаётся через максимальную ёмкость среды.

В нашей модели жуки не оказывают влияния на растения. Мы считаем, что это вполне адекватное предположение, так как жуки оказывают значительное влияние на растение только при очень высокой численности.

Также численность растений остаётся постоянной, так как изменения в растительности происходят медленнее, чем в популяции жуков.

На следующем этапе происходит расселение: 99% жуков остаётся на том же растении, на котором происходило питание, а 1% переходит на альтернативное. Таким образом, поток генов между популяциями жуков, живущих на разных растениях, составляет 1%.

Третий этап — панмиктическое скрещивание с выбором среды: жуки скрещиваются на том же виде растений, на котором они оказались после предыдущего этапа. В следующем поколении снова происходит питание, рост численности, расселение и скрещивание.

Мы запускали модель при разных исходных параметрах и смотрели соотношение аллелей дикого типа и мутантного в популяциях, живущих на аборигенном и инвазивном растениях. В каждой из популяций может происходить один из трёх вариантов: элиминация аллеля дикого типа (таковой считали ситуацию, когда его частота в популяции была меньше 0.05), элиминация мутантного аллеля, сосуществование двух морф (частоты обоих аллелей больше 0.05). Строили диаграммы зависимости результатов моделирования от соотношения численности аборигенного и инвазивного растений и от потери в приспособленности жуков дикого типа при питании на инвазивном растении (того, насколько хуже жуки дикого типа переводят биомассу инвазивного растения в свою биомассу по сравнению с жуками-мутантами). Рассмотрели варианты с разными исходными численностями генотипов в популяции, живущей на аборигенном растении, при этом начальную численность всех генотипов на инвазивном растении считали нулевой, что соответствует появлению инвазивного вида, который ещё не был обнаружен фитофагами.

В ходе математического моделирования были получены следующие результаты:

1) Если изначальная частота мутантных гомозигот нулевая, а гетерозигот очень низкая, то через 200 поколений мутантный аллель может достигнуть частоты более 0.05 только на инвазивном виде при условии, что его частота в популяции почти 100%, а дикий тип испытывает очень высокую потерю в приспособленности при питании на инвазивном растении. Однако через 500 поколений возможно достичь равновесия не только на инвазивном растении, но и на аборигенном, а также вытеснить аллель дикого типа с инвазивного растения или даже с аборигенного. Впрочем, для достижения этих состояний всё равно необходима высокая численность инвазивного растения и значительные различия в приспособленности двух морф.

2) Если частоты генотипов в популяции аборигенного растения изначально находятся в равновесии Харди-Вайнберга, то возможны три варианта: на обоих растениях сосуществование двух морф (при очень незначительной разнице в приспособленности между морфами или при низкой частоте инвазивного растения); элиминация аллеля дикого типа на инвазивном растении и сосуществование двух морф на аборигенном; на обоих растениях элиминация аллеля дикого типа (при высокой частоте инвазивного растения). Вероятность третьего варианта увеличивается с числом поколений.

Присутствие мутантного аллеля только в гетерозиготе с очень низкой частотой соответствует ситуации внезапного возникновения полезной мутации в гетерозиготе. В этом случае распространение даже высокополезной мутации занимает длительное время и возможно только при очень высокой численности инвазивного растения.

Равновесные частоты генотипов соответствуют изначальному наличию псевдонейтральной изменчивости в популяции и экологической сегрегации по модели А. Г. Креславского. В этом случае мутантный аллель с большой вероятностью распространится в популяции, живущей на инвазивном растении, а при достаточно высокой численности последнего вытеснит аллель дикого типа и с аборигенного растения. Стоит отметить, что данный процесс также требует достаточного времени.

Вид и видообразование

Гибридная стерильность и хромосомный полиморфизм у полёвок рода *Alexandromys*

Бикчурина Т. И.^{1,2}, Картавцева И. В.³,
Шереметьева И. Н.³, Павленко М. В.³

¹Новосибирский государственный университет, Новосибирск

²Федеральный исследовательский центр институт
цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

³Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток

На ранних стадиях видообразования увеличение генетической или кариотипической дивергенции может приводить к формированию пост-зиготической репродуктивной изоляции. У млекопитающих одним из ключевых механизмов начальных этапов формирования репродуктивной изоляции является гибридная стерильность. Для полёвок рода *Alexandromys* (Rodentia; Arvicolinae) характерны высокая скорость накопления хромосомных перестроек в различных популяциях, множественные варианты кариотипов и малые эволюционные расстояния между близкородственными видами (менее 3 млн лет). Всё вместе делает их удобной моделью для изучения формирования гибридной стерильности у видов с высоким уровнем хромосомного полиморфизма.

Известно, что гетерозиготы по хромосомным перестройкам образуют различные синаптические конфигурации в профазе I мейоза, что приводит к нарушениям синапсиса и рекомбинации. Эти aberrации, в свою очередь, приводят к гибели гаметоцитов путём апоптоза и остановке гаметогенеза. Для выяснения цитологических механизмов формирования гибридной стерильности между тремя видами рода *Alexandromys* (полёвки Максимова, эворонской и муйской полёвки) мы провели анализ динамики сперматогенеза и выявили особенности синапсиса и рекомбинации хромосом в мейозе самок и самцов межпопуляционных и межвидовых гибридов F1, а также родительских видов.

Мы показали, что, несмотря на формирование большого числа гетероморфных бивалентов и тривалентов, частота рекомбинационных событий на клетку у самцов межпопуляционных гибридов эворонской полёвки была сравнима с родительскими видами. Мы не наблюдали негативного гетерозиса

по этому признаку также у самок межвидовых гибридов эворонской полёвки и полёвки Максимовича. Однако была обнаружена значительная разница в степени мейотических аномалий между самками и самцами межвидовых гибридов этой группы в соответствии с правилом Холдейна.

По результатам гистологического анализа и тестовых скрещиваний самцы межпопуляционных гибридов эворонской полёвки фертильны, тогда как самцы межвидовых гибридов трёх близкородственных видов полёвок рода *Alexandromys* стерильны с остановкой мейоза в начале профазы I. Выраженность мейотических нарушений у проанализированных гибридов полёвок возрастала с увеличением степени хромосомной дивергенции. Асинапсис аутосом и повышенная частота асинапсиса половых хромосом, по-видимому, являлись основной причиной мейотического ареста и апоптоза сперматоцитов у всех исследуемых гибридов F1.

Данная работа была выполнена при поддержке грантов Министерства науки и Высшего образования РФ № 0259–2021–0011 и № 2019–0546 (FSUS-2020–0040).

Карельская берёза: экологическая форма берёзы повислой или самостоятельный вид?

Болондинский В. К.

Институт леса Карельского научного центра
Российской академии наук

В последние десятилетия преобладает мнение (Новицкая, 2008), что карельская берёза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, 1984) является экологической формой берёзы повислой (*Betula pendula* Roth var. *Pendula*). У многих исследователей отсутствует уверенность в её генетическом происхождении и наследственной основе её биологических особенностей. В то же время ряд признаков карельской берёзы — анатомические свойства древесины, чётко выраженный полиморфизм по форме роста и типу поверхности, дизъюнктивный ареал и ряд других — соответствуют общепринятым критериям вида (Ветчинникова, Титов, 2019). Однако наследование узорчатой текстуры древесины происходит далеко не всегда и зависит от целого ряда факторов. Наши исследования дают дополнительные данные для решения этой проблемы.

В 2010–2018 гг. исследовался рост и CO₂-газообмен саженцев карельской берёзы и берёзы повислой, а также берёзы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh., 1789) в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания. Исследования проводились на двух участках на окраине г. Петрозаводска. На первом участке двухлетние саженцы карельской берёзы, берёзы повислой и берёзы пушистой, выращенные из семян, полученных с помощью контролируемого опыления, были высажены на поле (20×80 м) с размещением 1,5 м между рядами и 1,5 м в ряду. Помимо контрольного сектора имелись площади с внесением разных доз азотного удобрения.

На втором участке несколько саженцев карельской берёзы выращивались другим нетрадиционным способом. Между деревьями, отстоявшими друг от друга на расстоянии 2,2–2,4 м были сооружены контейнеры (1м×1м×1м), заполненные разлагающейся органической массой (корой, опилками, дёрном и т.д.). На гниющие органические остатки насыпался 10–12 см слой компостной смеси с песком, в которую высаживалась рассада овощных культур. После обильного полива и внесения удобрений контейнеры накрывались полиэтиленом. В начале фенофазы интенсивного роста побегов (первая декада июля) полиэтилен снимался, и контейнеры регулярно поливались с внесением минеральных удобрений.

В первые годы эксперимента растения на первом участке не испытывали недостатка почвенной влаги. Устьичные ограничения фотосинтеза имели место только в кратковременные засушливые периоды. Как показали предыдущие исследования, водный потенциал побегов (Ψ) берёзы в такие периоды может достигать величин $-1,5$ МПа (Сазонова др., 2012). При таких значениях на некоторых видах берёзы может происходить кавитация и частичная эмболия — закупорка проводящих сосудов газом (Sperry, Rockman, 1993). Далее закрываются устьица, значительно снижается фотосинтез, прекращается рост побегов, Ψ начинает увеличиваться и включаются механизмы для быстрого выхода из этого состояния. Такая частичная кратковременная эмболия проявляется в период засухи у многих древесных растений (Martin-StPaul et al., 2017).

Нами не обнаружено достоверной разницы средних величин фотосинтеза у карельской берёзы и берёзы повислой как для всего диапазона $\PhiАР$ ($p=0,97$), так и для более узкого интервала ($1400-2100$ $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$). Использовался массив более 1500 наблюдений (Болондинский, Виликайнен, 2018). Средние величины фотосинтеза в контрольном секторе при $\PhiАР > 1400$ $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ у берёзы пушистой и берёзы повислой значимо различались ($p=0,0327$). Как подчёркивают Крамер и Козловский (1983) и ряд других авторов, фотосинтетическая способность значительно различается даже у видов одного рода. Если принять это положение, полученный результат косвенно подтверждает, что мы имеем дело с одним и тем же видом.

Внесение удобрений способствовало увеличению количества деревьев с узорчатой древесиной, хотя выход таких экземпляров был крайне мал — 5–7%. На других площадях с более высокой влажностью почвы таких берёз было ещё меньше. С увеличением возраста деревьев эта величина постепенно увеличивалась. Подавляющее большинство карельских берёз без видимых признаков узорчатости росли с такой же скоростью, как и берёзы повислые.

Иную картину мы наблюдали на втором участке. Корни саженцев через 4 года после посадки в ограниченном пространстве контейнеров образовали сплошную каркасную сеть. Их сухая масса в единице объёма более чем в 8 раз превосходила массу корней в грунте. Несмотря на то, что объём контейнеров составлял лишь малую часть от объёма корнеобитаемой зоны дерева в фоновой зоне, общая масса корней в грунте была сравнима с массой корней в органическом материале.

В период интенсивного апикального роста (июль) влажность почвы была высокой только в поверхностном слое контейнеров. В глубине количество доступной влаги неуклонно уменьшалось. Водный потенциал

побегов в жаркие дни опускался до величин, при которых возможна эмболия проводящих сосудов. По всей вероятности, в первые годы она носила обратимый характер, так как рост верхушечных побегов был практически таким же, как у контрольных растений. В дальнейшем выход из эмболии сильно замедлялся, и верхушечные побеги переставали расти. Процессы восстановления водных тяжей энергозатратны. Уже на второй год после посадки саженцев началось заметное наращивание коры, что приводило к уменьшению количества *ФАР*, достигающей ксилемы (Болондинский, Виликайнен, 2021). В некоторых работах показано, что хлоропласты в ксилеме играют роль поставщика энергии (*АТФ*) для процессов, связанных с восстановлением водных тяжей, прерванных в результате эмболии [Schmitz et al., 2012]. Не исключено, что отсутствие хлоропластов в ксилеме ствола у 6-летних деревьев замедляло процессы восстановления.

После прекращения или сильного замедления роста главного побега происходило перераспределение потоков сахаров: с нижних ветвей они устремлялись не к верхушечным побегам, а шли по стволу в нисходящем направлении. В результате наблюдалось существенное возрастание содержания сахарозы во флоэме, что может быть причиной изменения программы развития клеток в камбиальной зоне (Галибина и др., 2015). Происходило аномальное увеличение объёма запасающей паренхимы, сахароза оттекала в периферийные слои коры, что мы и наблюдали на наших объектах. Толщина коры ствола была уже на четвёртый год в несколько раз больше, чем у контрольных деревьев. К 5–6 году все растения имели признаки короткоствольной формы карельской берёзы. На первом участке, по всей вероятности, какая-то часть саженцев карельской берёзы была также уязвима к эмболии.

Таким образом, при определённых условиях выращивания, а именно когда растения становятся уязвимыми для эмболии, получаем практически полный выход деревьев со всеми признаками карельской берёзы. Результаты нашего эксперимента дают дополнительные данные для утверждения, что карельская берёза обладает видовым статусом.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Вторичный контакт ледниковых линий гольцов рода *Salvelinus* в Северо-Восточной Азии

Бондарь Е. И.^{1,2}, Олейник А. Г.¹, Кухлевский А. Д.¹,
Скурихина Л. А.¹, Батищева Н. М.¹

¹Национальный научный центр морской биологии
им. А. В. Жирмунского Дальневосточного
отделения РАН, Владивосток

²Дальневосточный федеральный университет,
Владивосток

Географические области пересечения ареалов эволюционных линий, появляющиеся в результате вторичного контакта изолированных в разных ледниковых рефугиумах популяций, обозначают как контактные зоны (Swenson, Howard, 2005). Во время многочисленных ледниковых и межледниковых периодов возникали так называемые «потревоженные места обитания», в которых изменения окружающей среды предоставляли огромные возможности для вторичного контакта между первоначально изолированными популяциями или таксонами (Shafer et al., 2010). Географическое положение существующих контактных зон гольцов рода *Salvelinus* (Brunner et al., 2001; Moore et al., 2015; Олейник и др., 2017) по обеим сторонам Тихого океана хорошо вписывается в общую схему распространения зон естественной гибридизации у лососевых рыб (Taylor, 2004), связанных с образованием ледниковых щитов в плейстоцене (Lindsey, McPhail, 1986; Pielou, 1991). В эту зону попадают и популяции гольцов из арктических районов Северо-Восточной Азии. Однако наши знания об этих контактных зонах недостаточны. Здесь известны небольшие, изолированные друг от друга популяции гольцов с неясной таксономической принадлежностью, которые могут представлять интерес для изучения формирования биоразнообразия, механизмов дифференциации и эволюции видов. Но уникальные арктические популяции гольцов до сих пор мало изучены, и поэтому взаимоотношения многих озёрных гольцов остаются нерешёнными. Одной из причин, хотя и не единственной, является многовариантность последствий вторичного контакта, который включает несколько возможных результатов — от строгой репродуктивной изоляции до полного объединения генофондов в области совместного обитания (Schluter, 2001; Taylor, 2004). Из наиболее интересных результатов вторичного контакта можно выделить фиксацию исторической интрогрессивной гибридизации в регионах, где

один из участвующих таксонов в настоящее время не обитает. В этом случае географическая протяжённость гибридных зон является единственной основой для изучения границ распространения видов и реконструкции их исторических ареалов.

Полученные новые данные позволили уточнить распространение трёх филогенетических линий гольцов рода *Salvelinus* в Северо-Восточной Азии. Анализ генетической изменчивости с использованием митохондриальной ДНК (мтДНК) и микросателлитных локусов ядерной ДНК (мсДНК) подтвердил широкое историческое расселение Арктической группы *Salvelinus taranetzi sensu* по побережью Охотского моря (Олейник и др., 2015). Нас особенно интересовали молекулярные оценки возможных источников колонизации этой пространственно сложной системы. Уникальное расположение озёр на водоразделе двух океанических бассейнов позволяло предполагать несколько источников. На основе комплексного подхода тестировались гипотезы о принадлежности озёрных гольцов к: (1) Арктической группе *Salvelinus taranetzi*; (2) Берингийской группе северной мальмы *Salvelinus malma malma*; (3) Атлантической группе *Salvelinus alpinus*. Использование мультилокусных маркеров с разной скоростью эволюции (мтДНК vs. мсДНК) позволяет разрешить часть противоречий, особенно связанных с интрогрессией мтДНК через видовые барьеры.

Сравнительный анализ показателей генетической дифференциации и дивергенции для аллопатричных и симпатричных популяций гольцов свидетельствует, что на материковом побережье Охотского моря (Охотоморье) вторично контактировали предковые Берингийская и Арктическая линии гольцов. Мы продемонстрировали вторичный контакт и прошлую гибридизацию между двумя ледниковыми линиями в озере Гранд с полной фиксацией интрогрессированной мтДНК. Важно подчеркнуть, что интрогрессивная гибридизация не приводит к изменениям морфологических, экологических и этологических характеристик соответствующих видов гольцов. Результаты свидетельствуют об одном из наиболее интересных последствий вторичного контакта, возникшего при фиксации исторической интрогрессивной гибридизации в регионах, где в настоящее время не представлен один из участвующих таксонов. В качестве вероятной причины фиксации чужеродного митохондриального генома нами предложено рассматривать эффект основателя или генетический дрейф после гибридизации.

Согласно полученным данным, граница ареала Арктической линии в Азии смещается к югу от оконечности полуострова Камчатка и, следовательно, совпадает с южной границей ареала Берингийской линии и границей

позднего висконсинского оледенения. Выживание гольцов в водоёмах во время последнего ледникового максимума (LGM) представляется маловероятным, так как условия для заселения рек Охотского побережья и западной территории Камчатского полуострова возникли только после окончания ледникового периода. Ранее было высказано предположение (Есин, Маркевич, 2017), что совокупность морфологических и меристических признаков может косвенно свидетельствовать о независимом происхождении камчатских и охотоморских озёрных гольцов. Тем не менее, генетическое сходство (при наличии хоминга и отсутствии анадромной стадии развития у озёрных гольцов), наблюдаемое между изолированными популяциями этих географических регионов, вероятно, связано с колонизацией из общих источников, а не с современным потоком генов.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований, проект № 20-04-00205.

Реконструированная филогения щиповок рода *Sabanejewia* (Actinopteri: Cobitidae)

Васильева Е. Д.¹, Соловьева Е. Н.¹, Васильев В. П.²

¹Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Зоологический музей, Москва

²Институт проблем экологии и эволюции
РАН — ИПЭЭ РАН, Москва

Изучены филогенетические отношения щиповок рода *Sabanejewia* (Actinopteri: Cypriniformes) на основании изменчивости митохондриального гена цитохрома *b* (n=95) и ядерного гена RAG-1 (n=46) на расширенном наборе данных, впервые включающем виды *S. caspia* и *S. aralensis*, а также восточноевропейские и азиатские популяции ранее исследованных видов. Показано, что каспийский эндемик *S. caspia*, обитающий в водах Италии *S. larvata* и дунайский вид *S. romanica* представляют собой три сильно различающиеся линии мтДНК, независимо и последовательно ответвляющиеся ранее остальных клад. Однако *S. caspia* и *S. larvata* объединены в общую кладу на филогенетическом дереве, построенном на основе изменчивости RAG-1 (хотя и с низкой поддержкой), что соответствует кариологическому сходству этих видов. Глубокая генетическая дивергенция и наблюдаемые морфологические отличия *S. caspia* и *S. larvata* от других известных видов рода *Sabanejewia* свидетельствуют в пользу их таксономического обособления в ранге особого подрода.

В пределах дунайско-балканского комплекса видов и дискуссионных форм *Sabanejewia*, выделенного ранее (Perdices et al., 2003), настоящий анализ выявил монофилетическую линию мтДНК *S. vallahica*, обнаруживающую высокую поддержку. Смешанный состав других линий этого комплекса, по-видимому, связан с неразработанной системой диагностических признаков, что приводит к неправильной идентификации особей, участвующих в филогенетическом анализе. *S. baltica*, ранее считавшийся монофилетической линией, распространённой в бассейнах Чёрного (Днестр, Днепр, Дон) и Балтийского (Висла и Одра) морей, согласно полученным данным, представлен двумя дифференцированными филогенетическими группами. Первая группа включает особей из бассейна Балтийского моря и системы Днестра и соответствует *S. baltica* s. stricto; ко второй группе относятся особи из бассейна Дона, которых следует считать новым криптическим видом *Sabanejewia*. *S. kubanica*, *S. caucasica* и *S. aralensis* выделяются как отдельные

монофилетические субклады мтДНК, что подтверждает их видовой статус; *S. aurata* определяется как полифилетическая группа. Относительно низкая дивергенция последовательностей всех линий мтДНК в группе *S. baltica* — *S. aurata* — *S. caucasica* — *S. aralensis* указывает на их недавнюю генетическую гомогенизацию во время расселения рыб в северные районы из южных рефугиумов в плейстоцене, сопровождавшуюся слиянием основателей, что привело к потере аллелей.

Межвидовые отношения у партеногенетических и обоеполых видов скальных ящериц из рода *Darevskia*

Галоян Э. А.^{1,2}, Сопилко Н. Г.^{1,2},
Ковалева А. В.², Аракелян М. С.³

¹Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

²Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва

³Ереванский государственный университет,
Ереван, Республика Армения

С тех пор как стало понятно, что большинство партеногенетических видов позвоночных имеет гибридное происхождение (Schon et al., 2009), вопрос сетчатого видообразования попал под пристальное внимание эволюционных биологов. Одним из самых ярких примеров такого видообразования были и остаются рептилии и, в частности, скальные ящерицы из рода *Darevskia*, обитающие на Кавказе, среди которых встречается 7 однополых видов (Даревский, 1967). За последние годы была проделана огромная работа по выяснению филогенетических связей внутри этой группы и для каждого однополого вида определены родительские формы. В частности, было показано, что все отцовские виды происходят из клады «rudis», а материнские — из клады «caucasica» (Fu et al., 2000; Murphy, 2000), дивергенция между которыми произошла более 15 млн лет назад (Murtskvaladze et al., 2020).

Чтобы ответить на вопрос о возможности и последствиях гибридизации современных видов скальных ящериц, мы начали изучение межвидовых отношений.

Ранее было показано, что межвидовые гибриды регулярно встречаются в местах соприкосновения ареалов партеногенетических и обоеполых видов. Например, между однополыми видами *D. armeniaca* или *D. unisexualis* и отцовскими видами *D. valentini* (Danielyan et al., 2008). Одним из таких примеров стала популяция в окрестностях села Кучак, где были обнаружены многочисленные триплоидные и редкие тетраплоидные гибриды (Danielyan et al., 2008), а партеногенетические самки несут следы спаривания (Carretero et al., 2018). В 2013 году мы изучали взаимоотношения между самками партеногенетических видов в этой популяции и самцами родительского

вида. Мы установили, что если самок обоеполого вида на порядок меньше, чем самок партеногенетических видов, самцы ящерицы Валентина взаимодействуют с самками *D. armeniaca* и *D. unisexualis* как социальными и сексуальными партнёрами, и репертуар при взаимоотношениях с ними ни в чём не уступает репертуару с самками своего вида (Галоян, 2013).

В другой популяции в окрестностях села Мец Сепасар, где встречаются партеногенетический вид *D. armeniaca* и обоеполый вид *D. valentini*, количество самок однополого и обоеполого вида одинаково: самцы предпочитают спариваться с самками своего вида, а о доли гибридов в популяции пока ничего не понятно.

В случае сосуществования двух и более обоеполых видов мы установили отсутствие гибридизации между ними в двух зонах синтопии. Наблюдения за *D. raddei* и *D. potschinskii* в условиях синтопии в северной части Арцаха показали, что в репродуктивный сезон, когда самцы обоих видов проявляют половое поведение, они не делают попыток спаривания с самками не своего вида, хотя их участки перекрываются и особи регулярно взаимодействуют друг с другом, не прибегая к межвидовой агрессии (Galoyan et al., 2019), а у обоих видов отсутствуют следы интрогрессии генов (Galoyan et al., 2020). В дальнейшем мы решили проверить, насколько филогенетическая близость может определять вероятность спаривания с особями другого вида. Для этого мы провели аналогичную работу по наблюдению за тремя видами: *D. rudis*, *D. caucasica*, *D. derjugini* в Северной Грузии. Оказалось, что в условиях синтопии эти виды также не образуют гибридов. Самцы разных видов не агрессивны друг по отношению к другу в репродуктивный сезон и не проявляют интереса к самкам не своего вида.

Чтобы убедиться, что межвидовое спаривание в принципе возможно, мы отловили разные виды скальных ящериц в природе и перезимовали их в искусственных условиях, предварительно разделив по видам и полу. Это привело к тому, что самцы спаривались с самками не своего вида, о чём можно было свидетельствовать из наблюдений и соответствующих следов на телах самок и по генетическим данным полученного потомства. Помимо известных из природы гибридов между партеногенетическими и обоеполыми родительскими видами (*D. valentini*, обоеполый вид) и *D. armeniaca*, *D. unisexualis* (партеногенетические виды) нам удалось получить потомство в таких парах как *D. raddei* и *D. valentini*, *D. armeniaca*; *D. potschinskii* и *D. valentini*; *D. rudis* и *D. valentini*. Все это свидетельствует о том, что при правильных условиях зимовки, когда у самцов и самок запускается репродуктивный цикл, оплодотворение возможно. Таким образом,

депривация половых партнёров своего вида приводит к тому, что самцы начинают воспринимать самок других видов как своих. Это могло возникнуть в эпоху оледенения, когда ареалы видов сместились (Freitas et al., 2017) и виды попали в субоптимальные условия, где самцам пришлось интегрироваться в популяции других видов.

Роль рек как географических барьеров в генетической дифференциации сусликов Евразии (род *Spermophilus*)

Ермаков О. А.¹, Симонов Е. П.², Луконина С. А.¹,
Иванова А. Д.³, Титов С. В.¹

¹Пензенский государственный университет,
кафедра зоологии и экологии, Пенза

²Тюменский государственный университет, лаборатория
экологической генетики и метагеномики, Тюмень

³Институт молекулярной биологии
им. В. А. Энгельгардта РАН, Москва

Физико-географические барьеры, в том числе русла крупных рек, являются одними из основных факторов изоляции популяций, приводящей к их генетической дифференциации и последующему формообразованию (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Известны многие примеры изолирующего воздействия рек на териофауну, которое находит своё отражение в филогенетической структуре вида (Brant, Orti, 2003; Cullingham et al., 2008; Barton, Wisely, 2012). Изучение роли географических факторов в процессе видообразования удобно проводить на видах с большим ареалом, что позволяет оценить вклад географических барьеров и расстояний между популяциями во внутривидовую дифференциацию.

В современной трактовке род *Spermophilus* является эндемиком Палеарктики, в его составе выделяют от 10 до 14 видов (Helgen et al., 2009; Павлинов, Хляп, 2012; Kryštufek, Vohralik, 2012). Важной особенностью палеарктических сусликов является наличие видов с протяжёнными ареалами, разделёнными географическими барьерами — крупными реками, текущими в меридиональном направлении: малый суслик (*S. pygmaeus*) — реки Дон, Волга, Урал, крапчатый суслик (*S. suslicus*) — Днестр, Днепр, Дон и краснощёкий суслик (*S. erythrogenys*) — Иртыш, Обь. Глубокая дивергенция между аллопатрическими группами популяций каждого из видов позволили их рассматривать как отдельные виды или виды в составе видовых комплексов (Загороднюк, Федорченко, 1995; Павлинов, Хляп, 2012). По данным анализа митохондриальных маркеров (C-region, COI, cyt b) показан значительный уровень генетических различий между «западными» и «восточными» популяциями *S. pygmaeus*, *S. suslicus*, *S. erythrogenys* (Ермаков и др., 2006, 2018; Брандлер и др., 2015; Ermakov et al., 2015; Matrosova et al., 2016, 2019).

Для объективного выяснения вопросов филогении сусликов, как и других групп организмов, необходимо комбинирование митохондриальных и ядерных данных. Однако анализ пяти ядерных маркеров (i6 p53, i13 bcr, i5 HoxB, ex1 IRBP, ex11 BRCA1; всего 2737 п.н.) показал их слабый филогенетический сигнал, значимый конфликт топологий производимых деревьев и несоответствие филогений, построенных по двум наборам совместимых ядерных маркеров. Полученные противоречия митохондриальных и ядерных филогений свидетельствует о малой информативности отдельных ядерных маркеров для рассматриваемой таксономической группы и перспективности использования полногеномных методов.

В данной работе при помощи высокопроизводительного секвенирования (NGS) предпринята попытка оценить уровень дивергенции малых и краснощёких сусликов и роли в этом процессе крупных рек как географических барьеров. Для приготовления библиотек применялся метод MIGseq (multiplexed ISSR genotyping by sequencing) (Suyama, Matsuki, 2015), основанный на мультиплексной полимеразной цепной реакции с ISSR-праймерами, используемыми для анализа полиморфных участков ДНК между микросателлитами.

Исследованы 40 экз. малого суслика, собранные в 16 локалитетах — от Днепра на западе до Казахского мелкосопочника на востоке. Из западной и восточной частей ареала взято приблизительно равное количество образцов (18 и 22) и локалитетов (7 и 9), включая 2 образца малого горного суслика *S. p. musicus*. Выборка краснощёких сусликов составила 24 экз., из которых 13 экз. из 7 локалитетов, расположенных на левобережье Оби, и 11 экз. из 2 локалитетов — на правобережье.

Геномный анализ подтвердил изолирующую роль крупных рек, приведшую к значительным генетическим различиям форм, обитающих на разных берегах. Анализ главных компонент выявил, что все выборки кластеризовались согласно их географическому расположению. Как малые, так и краснощёкие суслики дифференцируются на два кластера — западный и восточный, границей между которыми являются Волга для *S. rugtaeius* и Обь для *S. erythrogenys*, при этом ось первой компоненты объясняет более 40% дисперсии в каждом случае. Обнаружены высокие значения индекса фиксации (F_{ST}), подразумевающие значительную степень дифференциации между выборками разных берегов, — 0,41 для малого и 0,49 для краснощёкого сусликов. Между выборками, расположенными на одном берегу, значения F_{ST} были ниже — в пределах 0,1–0,2. Среди выборок каждого из видов наиболее обособленными (F_{ST} 0,37–0,43) оказались горные популяции — кавказский *S. p. musicus* и западно-алтайский *S. erythrogenys*.

Работа поддержана грантом РНФ № 22–24–00913.

Тенденции в эволюции митохондриального генома у млекопитающих горных тропиков

Комарова В. А., Костин Д. С., Лавренченко Л. А.

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Горные тропики представляют идеальные полигоны для исследований механизмов адаптивной эволюции, поскольку на данных территориях особенно ярко выражены процессы физиологической адаптации видов к относительно «узким» участкам высотного градиента (Janzen, 1967). Млекопитающие, населяющие высокогорья, вынуждены приспосабливаться к условиям с гипобарической гипоксией и пониженной температурой окружающей среды (Storz et al., 2010). Адаптация к таким условиям требует определённых физиологических перестроек организма (Garvin et al., 2014). Одним из возможных путей подобной адаптации служит модификация системы окислительного фосфорилирования (OXPHOS), ответственной за выработку тепла и энергии в организме (Gershoni et al., 2009). Поскольку значительная часть белков этой системы кодируется генами мтДНК, именно там можно ожидать наличие следов положительного отбора.

Данная работа посвящена поиску следов отбора в последовательностях митохондриальных генов белков OXPHOS, замены в которых имеют возможное функциональное значение для адаптации к обитанию в условиях гипотермии и гипоксии. Рассмотрены возможные параллели в эволюции соответствующих молекулярных структур среди групп грызунов, населяющих сходные местообитания единого высотного градиента природных условий. Модельной группой для исследования послужили 9 видов крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l., широко распространённых на территории Эфиопского нагорья и населяющих экологически различающиеся биотопы от пояса вечнозелёного горного тропического леса (*L. chrysopus*) до афро-альпийских местообитаний (*L. melanonyx*). Для четырёх представителей данного комплекса (*L. melanonyx*, *L. chrysopus*, *L. simensis*, *L. menageshae*) нами были собраны полные митохондриальные геномы с использованием NOVOplasty 4.3.1 на основе коротких прочтений, полученных в результате секвенирования на платформе Illumina. Аннотация полученных последовательностей была выполнена с использованием программы MitoZ. На основе полученных митогеномных последовательностей был выполнен подбор праймеров

и последующее секвенирование последовательностей трёх белок-кодирующих генов (ND4, ND5, CYTB) для репрезентативной выборки из 20 экземпляров *Lophuromys*, принадлежащих к 9 видам и 12 основным митохондриальным линиям (Komarova et al., 2021).

Принимая во внимание тот факт, что положительный отбор зачастую действует точно на отдельные аминокислотные позиции и его сигнал может быть скрыт при вычислении усреднённого значения w для всей последовательности гена, мы применили ряд методов для поиска следов положительного отбора в отдельных кодон-позициях или ветвях филогенетических деревьев: MEME, aBSREL и FUBAR, реализованных на сервере DataMonkey, а также TreeSAAP.

Анализ поиска следов эпизодического положительного отбора в отдельных аминокислотных позициях (MEME) обнаружил десять позиций, испытывающих действие отбора, во всех трёх исследуемых нами генах. При этом, анализ поиска следов эпизодического действия отбора в отдельных ветвях (aBSREL) обнаружил два случая, в которых давление отбора значительно отличается по своей степени от остальных ветвей дерева: в последовательности гена ND4 у одного из представителей линии *L. brevicaudus* и в последовательности гена ND5 у линии, ведущей к населяющему низкие высоты виду *L. chrysopus*. Подход FUBAR выявил общее для всей группы давление отбора, действующее на три позиции в гене ND5. Результаты TreeSAAP для всех исследованных генов показали 92 значимые радикальные аминокислотные замены, довольно равномерно распределённые по филогенетическому дереву.

Предварительные результаты дают основание предполагать, что, по всей видимости, адаптивная радиация *Lophuromys* и специализация отдельных видов к обитанию в условиях афро-альпийских высокогорий не сопровождалась значительными модификациями белок-кодирующих последовательностей митохондриального генома, а представляли собой постепенное накопление несинонимичных мутаций во всех ветвях. Примечательным представляется обнаружение следов отбора в линии, населяющей лесные местообитания на низких высотах (*L. chrysopus*). Это несколько противоречит результатам, полученным недавно для другой группы эфиопских грызунов — узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys* (Bartáková et al., 2021). В этой работе авторам удалось показать преобладание отбора в ветвях, ведущих к видам, населяющим высокогорья. Можно предположить, что наблюдаемое несоответствие между группами, сходным образом заселяющих местообитания в пределах единого высотного градиента, связано с тем, что

ведущие ночной образ жизни *Stenocephalemys* в большей степени вынуждены адаптироваться к условиям гипотермии, чем ведущие дневной образ жизни *Lophuromys*. Данная гипотеза хорошо согласуется с результатами исследования по изучению теплоизоляции у отдельных видов эфиопских *Lophuromys* и *Stenocephalemys* (Ивлев, Лавренченко, 2016), в котором авторам удалось показать резкое снижение теплоизоляции волосяного покрова у обитателя афро-альпийского пояса *L. melanopus* по сравнению с *L. brevicaudus* и *L. chrysopus*, обитающими на более низких высотах.

Несмотря на то что представленные результаты носят предварительный характер (работа продолжается как в направлении увеличения выборки *Lophuromys*, так и в направлении добавления данных по остальным белок-кодирующим последовательностям митохондриального генома), уже сейчас можно заключить, что процесс адаптации к сходным экологическим условиям может иметь различные пути реализации среди разных групп грызунов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 20–34–90032-Аспиранты и 19–54–26003 Чехия-а).

Ящерица Линдгольма *Darevskia lindholmi*: скрытое разнообразие в изолированной горной системе

Луконина С. А.¹, Кукушкин О. В.^{2,3}, Ермаков О. А.¹

¹Пензенский государственный университет,
кафедра зоологии и экологии, Пенза

²Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского —
природный заповедник РАН — филиал ФИЦ

«Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН»,
отдел изучения биоразнообразия и экологического
мониторинга, Феодосия

³Зоологический институт РАН, лаборатория герпетологии,
Санкт-Петербург

Ящерица Линдгольма *Darevskia lindholmi* (Szczerbak, 1962) — небольших размеров ящерица, распространённая на большей части территории Горного Крыма (Szczerbak, 1966; Kukushkin et al., 2021 a). Единственный эндемик видового ранга в герпетофауне Крыма и единственный представитель западноазиатского рода *Darevskia*, ареал которого целиком располагается в Европе (Darevsky, 1967; MacCulloch et al., 2000; Doronin et al., 2013). Предполагаемая древность ареала, разнообразие условий существования, длительное изолированное существование вида в условиях климатических осцилляций плейстоцена делают этот вид перспективным объектом для изучения (Szczerbak, 1966; Doronin, 2012; Kukushkin et al., 2021 a).

Ранее на основе анализа гена цитохрома b (*cyt b*) в составе *D. lindholmi* обнаружено три дифференцированные митохондриальные линии: «Общая», населяющая большую часть Горного Крыма от Севастополя до Феодосии, «Юго-западная», встречающаяся только на юго-западном побережье в пределах территории Севастополя и «Центральная», занимающая срединную часть Крымских гор и делящая западную и восточную части ареала «Общей» линии на два изолированных участка приблизительно равной величины (Kukushkin et al., 2021 b).

В настоящей работе мы расширили выборку и количество молекулярно-генетических маркеров, включив в анализ фрагмент гена первой субъединицы цитохром оксидазы (COI) мтДНК и интрон 7 гена β -фибриноген (β fib) ядерной ДНК. Всего изучена 421 проба из 108 локалитетов. Из этого числа 283 образца из 75 локалитетов отнесены к «Общей» линии, 42 образца из

12 локалитетов — к «Юго-Западной», 96 проб из 24 пунктов ареала принадлежат к «Центральной» линии. Только в трёх локалитетах выявлено совместное обитание «Центральной» и «Общей» линий, в одном — «Общей» и «Юго-Западной».

Для «Центральной» линии характерны низкие показатели генетического разнообразия и отсутствие выраженной филогеографической структуры. «Юго-Западная» и «Общая» линии имеют слабый уровень генетических отличий (p -distance) — 1,1% (сyt b) и 0,7% (COI). Напротив, «Центральная» линия характеризуется высоким уровнем отличий от двух других — в среднем 4,1% (сyt b) и 2,1% (COI), что близко к значениям видовых отличий в комплексе *Darevskia (saxicola)*.

Существование в Крыму трех генетических линий скальных ящериц подтверждается данными анализа маркера яДНК. В последовательностях гена βfib обнаружены две позиции замен, специфичных для каждой линии. Географическое распределение аллелей ядерного маркера оказалось во многом схоже с таковым для митохондриального. При этом наибольшее разнообразие аллелей ядерного маркера сосредоточено в юго-западной части ареала. Гетерозиготные «гибридные» экземпляры обнаружены в 24% локалитетов, расположенных вблизи зон контакта ареалов форм.

Также наблюдались отличия по ряду признаков внешней морфологии и экологическим предпочтениям. Многие особи «Центральной» линии имеют крупный центральновисочный щиток, контактирующий швом с верхневисочным — признак, не встречающийся у других линий, у представителей которых форма и размеры центральновисочного щитка сильно варьируют, причём у значительной части особей он редуцирован или отсутствует. *D. lindholmi* может быть охарактеризована как сравнительно мезофильный вид ящериц, однако населяет широкий спектр биотопов с весьма различными климатическими параметрами (Kukushkin et al., 2021 a, 2021 b). При высоком сходстве экологических предпочтений, области распространения митохондриальных линий обособлены практически полностью. «Центральная» линия приурочена к наиболее влажному и лесистому участку Горного Крыма; её ареал включает локалитеты в северном предгорье, наиболее высокой части Главной гряды, а также на Южном берегу. В целом ареал «Центральной» линии имеет вид широкой полосы, ориентированной в направлении север — юг, при том что западная граница области её распространения проходит восточнее Симферополя и Ялты, в то время как восточная граница — западнее Белогорска и нагорья Караби-Яйла. «Общая» линия занимает остальную часть ареала вида. Распространение «Юго-западной»

линии узко локализовано и ограничивается наиболее теплообеспеченным и аридным участком крайнего юго-запада Крымского полуострова.

Дифференциация «Центральной» линии по митохондриальным и ядерному маркерам, наряду с ее морфологическим своеобразием и изолированностью ареала, позволяет предполагать, что данная общность может быть отдельным таксоном (вероятно, подвидового ранга). Дивергенция эволюционных линий соотносится с ранним плейстоценом. Так, дивергенция *D. lindholmi* от представителей комплекса *Darevskia (saxicola)*, обитающих на Кавказе, оценивается приблизительно в 2,1 млн лет. «Центральная» линия обособилась около 1,8 млн лет назад. Разделение «Юго-Западной» и «Общей» линий произошло порядка 0,5 млн лет назад (Kukushkin et al., 2021 b). С позиций изучения процесса видообразования длительное сосуществование в ограниченной по площади «островной» горной системе двух близкородственных таксонов Lacertidae представляет значительный интерес. Полученные данные будут иметь ценность при проведении таксономической ревизии комплекса *Darevskia (saxicola)* и способствовать лучшему пониманию палеогеографических обстановок позднего плиоцена — раннего плейстоцена в Крымско-Кавказском регионе (Kukushkin et al., 2021 b).

Работа О. К. выполнена в рамках тем Госзаданий 121032300023–7 и 122031100282–2.

Расселение соболя *Martes zibellina* (L.) севера Среднесибирского плоскогорья в экосистемы тундры

Онохов А. А., Филимонов П. А., Каштанов С. Н.

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва

Центральную часть ареала соболя *Martes zibellina* (L.) представляет Среднесибирское плоскогорье, где исторически сформировались самые крупные очаги соболя. В последние десятилетия на Среднесибирском плоскогорье отмечаются рост численности соболя и повышенная миграционная активность животных, что может быть следствием благоприятных климатических факторов, значительно улучшивших кормовую базу вида. Настоящая работа является первым исследованием генетической структуры популяций соболя севера Среднесибирского плоскогорья, где не проводилось широкомасштабных интродукционных работ, а вид восстановил свою численность за счёт сохранившихся очагов нативной формы. В ходе работы было исследовано 10 выборок вида *Martes zibellina* L., собранных на территории, расположенной между 60° и 72° с.ш. Территория сбора биологического материала включала северную часть Среднесибирского плоскогорья, правобережные притоки реки Лена и бассейны рек Яна и Колыма. Для проведения сравнительного анализа с северными выборками, в анализ были включены три выборки из центральной части ареала. Генетическая структура популяций соболя исследовалась по данным изменчивости шестнадцати микросателлитных локусов.

Наиболее важные результаты настоящего исследования — это вывод о том, что популяционные выборки, как находящиеся на Среднесибирском плоскогорье, так и правом берегу реки Лена, не подверглись перестройке генетической структуры под действием миграционных потоков и значимо генетически дифференцированы. Проведённый нами филогенетический анализ указывает на существование на исследуемом ареале трёх кластеров, определяющим фактором создания которых являются ландшафтные препятствия и географические расстояния между популяциями. В настоящее время вид находится в стадии расселения, за последние годы соболь глубоко проник в зону тундры. Появление зверьков далеко за пределами типичных мест обитания может свидетельствовать об активном освоении новых территорий, что подтверждает благополучное состояние северных притундровых популяций вида.

В-хромосомы и кариотипическая изменчивость узкочерепных полёвок подрода *Stenocranius*

Павлова С. В.¹, Ковальская Ю. М.¹, Куксин А. Н.²,
Двояшов И. А.³, Петрова Т. В.³

¹Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

²Тувинский институт комплексного освоения
природных ресурсов СО РАН, Кызыл

³Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Среди представителей подсемейства Arvicolinae (Rodentia: Cricetidae) подрод *Stenocranius* является одной из таксономически проблемных групп. Ещё недавно единственным представителем подрода считалась узкочерепная полевка *Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779, однако секвенирование митохондриального (мт) гена цитохрома b показал, что вид сильно генетически дифференцирован и представлен четырьмя основными мт линиями А, В, С и D (Petrova *et al.* 2015). Позже линия D, распространенная в Юго-Восточном Забайкалье, была обособлена в отдельный вид *L. raddei* Poljakov, 1881 (Petrova *et al.* 2016). Ареалы линий А, В и С разделены географическими барьерами, однако между ними существуют коридоры пригодных местообитаний. Тем не менее, следы гибридизации обнаружены пока только между линиями В и С на территории Тувы (Petrova *et al.* 2021).

По литературным данным известно, что в разных частях ареала вида кариотип узкочерепной полёвки характеризуется стабильным $2n=36$ (Feduk 1970; Орлов и др. 1978; Ляпунова 1982; Ковальская 1989) и лишь в популяциях из Хангая (Центральная Монголия) был обнаружен хромосомный полиморфизм ($2n=36-40$).

В задачи настоящей работы входило получить новые данные о кариотипической изменчивости полёвок подрода *Stenocranius* из неисследованных ранее регионов Южной Сибири и Юго-Восточного Забайкалья. Всего кариотипы проанализированы у 17 особей, отловленных на территории Новосибирской области и Республики Алтай (линия А, $N=4$), в Туве (линия А, $N=1$; линия В, $N=6$ и линия С, $N=5$) и в Забайкалье (*L. raddei*, $N=1$).

Цитогенетический анализ показал довольно высокую степень внутривидовой кариотипической изменчивости. Рутинное и дифференциальное окрашивание препаратов хромосом выявило пять вариантов кариотипов $2n=36, 37, 38, 39, 40$ и 41 . На основе C-banding показано, что изменчивость кариотипов обусловлена различным числом дополнительных

В-хромосом, представляющих собой разнообразные по величине мелкие С-positive акроцентрики. Y-хромосома также является полностью С-positive, но почти вдвое больше самой крупной В-хромосомы. С-гетерохроматин выявлен в прицентромерных регионах всех аутосом и X-хромосомы.

В кариотипе самца *L. raddei* не выявлено дополнительных хромосом, $2n=36$.

При описании хромосомного полиморфизма в популяциях из Хангая упомянутые выше авторы предложили объяснить это явление высокой сейсмической активностью в данном регионе. По нашим молекулярно-генетическим данным на этой территории распространена мт линия В, а все остальные проанализированные в тех работах особи со стабильным $2n=36$ принадлежат мт линии А.

При включении в анализ выборки из Южной Сибири (трех линий *L. gregalis*) картина коренным образом меняется. Доля 36-хромосомных кариотипов в исследованной нами выборке *L. gregalis* составляет лишь 35%, при этом $2n=37$ выявлено у одной особи, $2n=38$ у трёх, $2n=39$ у трех, $2n=40$ у двух и $2n=41$ также у одной особи. Интересно, что у одной из пяти кариотипированных особей мт линии А также обнаружены дополнительные В-хромосомы ($2n=39$).

Таким образом, можно предварительно заключить, что популяции узкочерепных полевок Южной Сибири, особенно мт линий В и С, характеризуются довольно высокой степенью хромосомного полиморфизма, обусловленного наличием дополнительных В-хромосом.

Работа поддержана грантом Российского научного фонда № 22-24-00513.

Популяционная структура альпийского рододендрона северо-восточной Азии

Полежаева М. А.¹, Тихонова Н. А.², Марчук Е. А.³,
Модоров М. В.¹, Ранюк М. Н.¹, Семириков В. Л.¹

¹Институт экологии растений и животных
Уральского отделения РАН, Екатеринбург

²Институт леса им. В. Н. Сукачева
Сибирского отделения РАН, Красноярск

³Ботанический сад-институт Дальневосточного
отделения РАН, Владивосток

Общепринятым считается, что территория Восточной Азии была свободна ото льда в течение всего плейстоцена, однако на большей части региона господствовал криоаридный климат с низкими годовыми температурами. Очевидно, что холодостойкая флора сохранялась здесь, сокращая и расширяя свой ареал в зависимости от климатических флуктуаций. Биогеография горной флоры данного региона до сих пор остаётся мало изученной.

В настоящей работе представлено исследование генетической изменчивости типичного представителя горной флоры Восточной Азии — высокогорного кустарника рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*). Для анализа 21 выборки из естественной среды обитания на протяжении всего ареала использовали 18 микросателлитных локусов ядерной ДНК. Филогенетический анализ выявил три основных генетических кластера: Сибирский, Северо-Восточный и Северный Тихоокеанский регион. Последний включает в себя популяции Камчатки, юга Дальнего Востока России, Японии и Китая, этот кластер наиболее изменчив и обособился раньше всех от Сибирского и Северо-Восточного.

Моделирование экологических ниш с помощью программы MAXENT предполагает расширение ареала вида в периоды похолодания и сокращения в периоды потепления. Совместно с демографическим анализом генетическая дифференциация трёх генетических кластеров датируется периодом, предшествующим последнему ледниковому максимуму (18–20 тыс. лет назад). Генетическая структура рододендрона золотистого схожа с картиной, полученной по таким холодоустойчивым видам, как лиственница сибирская (*Larix sibirica*) и можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*), и поддерживает гипотезу выживания этих видов в высоких широтах, а не их расселение *de novo* с юга.

Работа поддержана проектом РФФИ № 20-04-00417

**Генетические особенности кидаса —
межвидового гибрида соболя *Martes zibellina*
и лесной куницы *Martes martes***

Ранюк М. Н., Модоров М. В., Монахов В. Г.

*Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург*

Соболь *Martes zibellina* и лесная куница *M. martes* — два близкородственных вида рода *Martes*. Современный ареал лесной куницы занимает практически всю территорию Европы, тогда как ареал соболя в основном расположен в Азии. На территории Урала и Западной Сибири, где ареалы этих двух видов перекрываются, встречаются гибриды соболя и лесной куницы — кидасы.

Несмотря на то что соболь и лесная куница имеют выраженные фенотипические различия между собой, широкий диапазон морфологической изменчивости у этих видов может приводить к ошибкам в видовой идентификации особей, особенно у животных, обитающих в зоне трансгрессии ареалов. Ещё большие затруднения вызывает определение кидасов, так как в симпатрических популяциях часть животных, морфологически определяемых как соболь или лесная куница, могут являться гибридами этих видов, тогда как часть особей, по морфологическим признакам определяемых как гибриды, могут оказаться представителями одного из видов.

В данном исследовании мы провели генетический анализ популяций соболя и лесной куницы из зоны трансгрессии ареалов. Используемый мультиплекс из 11 микросателлитных локусов позволяет дифференцировать соболей и лесных куниц и идентифицировать их гибридов — кидасов. Предполагаемые гибриды были выявлены только в зоне трансгрессии ареалов, встречаемость межвидовых гибридов составила около 4%.

Биотопические предпочтения и продолжительность жизни птиц в гибридной популяции обыкновенной и белошапочной овсянок

Рубцов А. С.

Государственный Дарвиновский музей, Москва

Взаимоотношения обыкновенной и белошапочной овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucosephalos*) представляют собой достаточно редкий случай массовой гибридизации в широкой зоне симпатрии, простирающейся на 2,5 тысячи километров от Уральских гор до оз. Байкал и продолжающей расширяться в настоящее время. С целью выявления возможных механизмов пре- и посткопуляционной изоляции у этих видов с 2008 по 2019 гг. проводили мониторинг гибридной популяции на модельной территории в горном Алтае. Выбранная популяция — единственное место в обширной зоне вторичного контакта двух видов овсянок, где наблюдается максимальный уровень гибридизации при сохранении значительной доли птиц с фенотипами обоих родительских видов в примерно равных соотношениях.

Родительские виды имеют яркие отличия в брачной окраске самцов. Для обыкновенной овсянки характерно ярко-жёлтое оперение и отсутствие каштанового цвета в оперении головы. У белошапочной овсянки каштановые горло и бровь, белые ушные перья и шапочка, а жёлтый цвет полностью отсутствует. У гибридов эти два признака комбинируются независимо друг от друга, и каждый имеет плавную количественную изменчивость. В итоге чётко выделяются два фенотипических класса гибридов. «Жёлтые гибриды» имеют жёлтое оперение и каштановые горло и бровь, у «белых гибридов» наблюдается значительная редукция как жёлтого цвета в оперении тела, так и площади каштанового поля на голове (в предельном случае как жёлтый, так и каштановый цвета полностью отсутствуют). Самки родительских видов хорошо различаются по наличию/отсутствию жёлтого цвета в оперении. Гибридными считали самок, имеющих жёлтый оттенок в оперении, но доля таких птиц была существенно меньше, чем доля фенотипических гибридов среди самцов. Далее в тексте, где производится сравнение разных фенотипических классов особей, приводятся данные только по самцам, за исключением фенотипического состава брачных пар.

За период наблюдений доля фенотипических гибридов на модельной территории увеличилась с 32 до 58%. На основе имеющихся данных сложно

судить, является ли это случайной флуктуацией фенотипического состава, или же на Алтае мы наблюдаем направленный процесс постепенного нарастания гибридизации. В то же время эти данные хорошо согласуются с общей динамикой гибридизации изучаемых видов: в конце XIX века зона вторичного контакта была локализована между северо-западными предгорьями Алтая на западе и Кузнецким Алатау на востоке; на протяжении всего XX века зона контакта расширялась в обоих направлениях, а в центральной её части происходило увеличение доли фенотипических гибридов, сопровождающееся сокращением численности белошапочной овсянки вплоть до полного её исчезновения (Панов и др., 2003; Рубцов, Тарасов, 2017).

Несмотря на постепенное нарастание гибридизации, в модельной популяции сохраняются механизмы прекопуляционной изоляции, что выражается в положительной ассортативности спаривания и частичной биотопической сегрегации. Белошапочная овсянка более ксерофильна и предпочитает занимать участки на вершинах холмов, в разреженных листовенничных рощицах, граничащих с остепненными участками. Обыкновенная овсянка охотнее занимает более увлажнённые участки в пойме реки и у подножия холмов с более густой травянистой растительностью лугового типа. Доля конспецифичных брачных пар и пар «гибрид-гибрид» в 1,5–2 раза больше значений, ожидаемых при случайном выборе полового партнёра ($n = 68$, $p < 0,01$).

Гибриды наравне с особями родительских фенотипов участвуют в размножении и успешно выводят птенцов: фенотипический состав птиц, встреченных с кормом, не отличается от фенотипического состава популяции в целом. При этом у гибридов снижена продолжительность жизни: доля фенотипически чистых птиц, встреченных на модельной территории в течение трёх и более лет, составляет 43% ($n = 37$), а среди фенотипических гибридов таких птиц в 2 раза меньше (21%; $n = 52$), различия статистически достоверны (критерий «хи-квадрат», $p = 0,02$). Причём эта закономерность характерна также для птиц с фенотипами родительских видов, но имеющих при этом слабовыраженные признаки, указывающие на их гибридное происхождение. Для обыкновенной овсянки это короткие рыжие «усы» по бокам горла, для белошапочной — жёлтый оттенок на сгибе крыла. Доля птиц, встреченных на протяжении трёх и более лет среди данного фенотипического класса, составляет 10% ($n = 20$), различия с классом фенотипически чистых особей статистически достоверны ($p = 0,01$).

**Современные данные по гибридизации
крапчатого *Spermophilus suslicus* (Güld.)
и большого *Spermophilus major* (Pall.)
сусликов в зоне симпатрии**

Титов С. В.¹, Симаков М. Д.¹, Чернышова О. В.¹,
Кузьмин А. А.²

¹Пензенский государственный университет, Пенза

²Пензенский государственный технологический
университет, Пенза

Исследования гибридных зон и гибридных популяций животных в пространстве и времени является одной из актуальных задач эволюционной биологии (Hewitt, 1988, 2001; Barton, 1989). Применение в исследованиях гибридных зон и популяций молекулярно-генетических маркеров позволяет точно выявить гибридное происхождение особи, а также проследить её дальнейшую популяционную судьбу (Рысков, 1999; Queller, 1993; Sunnucks, 2000; Funk, 2003). Такие исследования, прежде всего, актуальны для понимания механизма и последствий процесса естественной межвидовой гибридизации (Harrison, 1990; Barton, 2001; Howard, 2003).

Несмотря на успешное изучение современных гибридных зон сусликов (Rodentia, Sciuridae, *Spermophilus*) в Поволжье, слежение за зонами контакта и гибридными популяциями остаётся перспективной научной задачей исследований межвидовой гибридизации (Кузьмин, 2009; Титов, 2009; Титов и др., 2015). Целью исследования было изучение современного состояния зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов в Поволжье и выявление межвидовых гибридов в контактных поселениях по комплексу молекулярно-генетических маркеров и по параметрам акустических сигналов.

На территории Ульяновской области обследовано 35 поселений большого суслика, 27 — крапчатого, 6 — совместных (характеризующихся разобщением видов по микростациям), 3 — смешанных (без разобщения) поселений и 1 бывшее гибридное поселение в Чувашской республике. В контактных поселениях (n=9) отловлено и помечено 217 особей обоих видов и возможных межвидовых гибридов. Молекулярно-генетические исследования проводили с целью точного определения видовой принадлежности отловленных в контактных поселениях особей и выявления гибридов по 5 маркерам (D-loop, Нох b5, p53, ZfX, SmcY).

Исследование зоны симпатрии большого и крапчатого суслика показало, что по состоянию на 2021 год она претерпела значительные количественные

и структурные перестройки. Из 72 обнаруженных в ней поселений 62 (86%) являются одновидовыми (*S.major* — 35, 48.5%; *S.suslicus* — 27, 37.5%) и 10 — контактными (14%). Среди последних 6 оказались совместными с разобщением видов по микростациям биотопа местообитания (8%), а 4 — по своей пространственной структуре являлись смешанными без разобщения видов (6%). В целом, отмечается значительная фрагментация ареалов родительских видов и заметная метапопуляционная их структуры. Высокая миграционная активность большого суслика и постепенное восстановление поселений крапчатого суслика после депрессии численности в сохранившихся биотопах местообитаний большого суслика и степного сурка (*Marmota bobak* Müll.) создаёт предпосылки для увеличения доли контактных поселений. Это становится ещё более очевидным при сравнении современных данных с данными за 1999 и 2011 год. По состоянию на 1999 г. в зоне симпатрии большого и крапчатого сусликов было известно 3 контактных поселения (1.6%) из 182 обнаруженных (Титов, 1999). В 2011 году в зоне вторичного контакта были зарегистрированы 56 (95%) одновидовых и 3 (5%) совместных поселений (Кузьмин, 2009; Титов, 2009). Существовавшее более 30 лет (1990–2013 гг.) гибридное (во временной динамике от 75 до 29% гибридных особей) поселение «Цивильск» (Чувашская республика, Цивильский р-н, пос. Молодёжный) по итогам обследования зоны симпатрии в 2019 году прекратило своё существование. Вследствие прекращения выпаса скота деградированный биотоп, в котором располагалось это поселение, в 2019 году был распахан под поле зерновых культур.

Анализ генетической структуры 10 современных контактных поселений большого и крапчатого сусликов показал, что в 6 совместных поселениях обнаружены только особи контактирующих видов (m: m/s: s,%): «Анненково» (n=13) — 62:0:38, «Бестужевка» (n=18) — 89:0:11, «Загоскино» (n=9) — 67:0:33, «Каргино» (n=11) — 82:0:18, «Смышляевка» (n=12) — 75:0:25 и «Студенец» (n=5) — 60:0:40. В большинстве смешанных поселений зарегистрированы гибридные особи: «Журавлиха» (n=5) — 40:0:60, «Карлинское» (n=160) — 64:2:34, «Гимово» (n=4) — 25:75:0 и «Пасека» (n=12) — 67:17:16. При этом заметна связь состава контактных поселений и численности особей в них с фактами обнаружения в них гибридных особей. В случае депрессивной численности или полного отсутствия одного из контактирующих видов (поселения «Пасека» и «Гимово») доля гибридных особей достигает высоких значений (до 75%). Кроме того, даже при высокой численности контактирующих видов в условиях отсутствия между ними микростационального разобщения в поселении могут быть зарегистрированы гибридные особи, являющиеся результатами случайной гибридизации.

Результаты исследований современного состояния зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов в Поволжье свидетельствуют о значительных перестройках её структуры. Несмотря на то что единственное гибридное поселение этих видов исчезло после более чем тридцатилетнего существования, степень контактности видов в зоне значительно увеличилась (с 5 до 14% по количеству смешанных и совместных поселений). Вследствие постепенного восстановления крапчатым сусликом численности и числа локальных поселений, в зоне симпатрического обитания его с большим сусликом возникают новые точки межвидовых контактов. При условии низкой численности и состояния половой депривации, в контактных поселениях создаются условия для межвидового скрещивания.

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 22-24-00108.

**Сравнительный анализ транскриптомов
двух сестринских видов рыб рода
Dinogunellus (Actinopterygii: Zoarcales),
обитающих в симпатрии**

Туранов С. В.

*Национальный научный центр морской биологии
им. А. В. Жирмунского ДВО РАН,
Дальрыбвтуз, Владивосток*

Длительное сосуществование близких видов на одной территории, как правило, обусловлено частичным либо полным расхождением экологических ниш, что обеспечивается наличием либо приобретением соответствующих морфофизиологических адаптаций. В ряде случаев приобретение таких адаптаций сопряжено с формированием репродуктивной изоляции между экологическими группировками в условиях симпатрии. Потенциальными представителями такого типа видообразования могут быть виды в составе рода *Dinogunellus* Herzenstein 1890 (*D. grigorjewi* Herzenstein, 1890 и *D. nozawae* Jordan & Snyder, 1902) семейства стихеевые (Zoarcales, Stichaeidae). Эти виды эндемичны для шельфовой зоны Жёлтого, Японского и южной части Охотского морей. Обладая глубокой взаимной дивергенцией на уровне морфологии, они в то же время показывают весьма низкие взаимные отличия на уровне изменчивости молекулярно-генетических маркеров, а расхождение линий датируется 0.2–0.9 млн лет. Для изучения возможных механизмов морфо-физиологических адаптаций в ходе взаимной дивергенции данных видов было решено провести секвенирование их транскриптомов и получить предварительные оценки различий между видами на уровне экспрессии генома. Для каждого вида подготовлена выборка из двух половозрелых экземпляров (самка и самец). Суммарная РНК выделена из тканей рыб (скелетные мышцы, мозг, печень, сердце) с использованием набора ExtractRNA (Евроген). Транскриптомы секвенированы в компании Novogene на платформе Illumina (2x150). Суммарная РНК разных типов тканей от каждого образца была нормализована и смешана непосредственно перед секвенированием. De-novo сборка транскриптомов осуществлена с использованием Trinity (N50–2471). Функциональная аннотация генов выполнена с помощью нескольких баз данных (Nr, Nt, Pfam, KOG, Swiss-Prot и KEGG). Оценка уровня экспрессии генов выполнена в RSEM, дифференциальный анализ экспрессии для биологических повторностей проведен в DESeq2.

Предварительные результаты анализа указывают на значимый уровень различий между сестринскими видами, проявляющийся в первую очередь в разном уровне экспрессии участков, вовлечённых в процессы трансляции и биогенеза рибосомальных субъединиц, а также маркеров устойчивости к нескольким патогенным организмам. В настоящее время проводится анализ различий транскриптомов на нуклеотидном уровне.

**Характеристики гибридных зон
между полувидами обыкновенной полёвки
Microtus arvalis и *M. obscurus*, и филогенетическими
линиями *M. arvalis*: сочетания генетических
маркеров и клинальный анализ**

Черепанова Е. В., Громов А. Р., Костин Д. С.,
Миронова Т. А., Лавренченко Л. А.

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

При вторичном контакте между формами, ранее дивергировавшими в условиях изоляции, иногда образуются гибридные зоны. Основные факторы, определяющие характеристики гибридной зоны (далее по тексту — ГЗ), это молекулярно-генетические, кариологические и этологические различия между контактирующими формами, а также ландшафтно-экологические условия данного региона. Чтобы определить роль различных факторов в формировании ГЗ у форм комплекса *Microtus arvalis* s. lato, был проведён сравнительный анализ ГЗ между полувидами *M. arvalis* и *M. obscurus* и филогенетическими линиями *M. arvalis* s. str.: North-Eastern, Central и North-Western. *M. arvalis* и *M. obscurus* различаются по нуклеотидным заменам в митохондриальном гене цитохрома b (CYTB), наличию повтора типа B2 Mm2 в ядерном гене *P53* и замене 1 п.н. в интроне 11 гена *SMCY* (Hanes et al., 2003; Лавренченко и др., 2009).

ГЗ между *M. arvalis* (линия North-Eastern, Hanes et al., 2003) и *M. obscurus* (линия Sino-Russian, Tougaard et al., 2013; Сибиряков и др., 2018) была изучена на её отдельных участках в Нижегородской, Владимирской, Липецкой и Воронежской обл. На Нижегородском, Владимирском и Воронежском участке распространены рекомбинантные сочетания *CYTB*A-*P53*O и *CYTB*O-*P53*A, что свидетельствует об активном процессе гибридизации. Генотипы *CYTB*A-*P53*O (на трёх участках ГЗ — 187) встречаются чаще, чем *CYTB*O-*P53*A (60). Эти данные согласуются с результатами клинального анализа маркеров *CYTB* и *P53*: центр клины *CYTB* смещён относительно центра *P53* в сторону *M. obscurus*. Смещение центра клины *CYTB* относительно центра аутосомных маркеров связано с тем, что самцы *M. obscurus* (более активные, чем самцы *M. arvalis*) распространяются на территорию *M. arvalis*, а локализация центра клины *CYTB* маркирует место первичного контакта полувидов. Ширина клины *SMCY* на Нижегородском участке ГЗ — 0,98 км,

на Владимирском — 1,4 км, на Воронежском — 2 км. Расстояние между центрами клин *CYTB* и *P53* и ширина клины *CYTB* на разных участках ГЗ неодинаковы: на Нижегородском участке — 1 км и 24 км, на Владимирском — 8 и 46 км, и на Воронежском — 7 и 45 км. Корреляции между этими параметрами трёх ГЗ и их предполагаемым возрастом (Воронежская ГЗ предположительно возникла раньше, чем Нижегородская и Владимирская ГЗ) не было обнаружено.

В Липецкой ГЗ обнаружены только генотипы *CYTB*O-*P53*A, ширина клины *CYTB* — 1 км, ширина клины *SMCY* 0,5 км; центры всех клин почти совпадают. Эти особенности ГЗ объясняются ограничением процесса гибридизации на Липецком участке, обусловленным её локализацией вдоль р. Воронеж. Гетерозиготы по гену *P53* распространены во Владимирской ГЗ (их частота составляет 0,23), встречаются в Липецкой ГЗ (две особи, частота 0,01) и отсутствуют в Нижегородской и Воронежской ГЗ. Вероятно, на Воронежском и Нижегородском участках ГЗ встречаются аллели некоего гена, при взаимодействии которых с аллелями гена *P53* приспособленность гетерозигот *P53*A/O снижается, что приводит к их элиминации из популяций.

Филогенетические линии *M. arvalis*: North-Western, North-Eastern и Central дифференцируются по митохондриальным гаплотипам *CYTB*, микросателлитным локусам и SNP в интроне 11 гена *SMCY*. Линии North-Eastern и Central оказались ближе друг к другу чем North-Western и Central (Hanes et al. 2003; Sutter et al., 2013; Beysard, Heckel 2014). В гибридной зоне между линиями N-Eastern и Central, изученной на участке в Баварии, ширина клин *CYTB* и ядерных маркеров почти одинакова (23 и 29 км) и центры клин совпадают. Такие характеристики клин свидетельствуют о том, что репродуктивная изоляция между этими близкими линиями ещё не сформировалась. При более значительном уровне дивергенции между *M. arvalis* и *M. obscurus*, ширина клины *CYTB* в ГЗ между ними больше, чем в ГЗ между North-Eastern — Central. Этот факт, как и вышеупомянутые различающиеся характеристики ГЗ на её отдельных участках, можно объяснить следующим образом. В связи с чередованием благоприятных (разнотравные луговые экосистемы) и неблагоприятных (заболоченные участки, экосистемы с преобладанием злаков) участков, через которые проходит ГЗ *M. arvalis* — *M. obscurus*, полёвки селятся на небольших разрозненных участках с пригодными биотопами, что и приводит к увеличению ширины этой зоны.

В ГЗ North-Western — Central на участке Юра-1 ширина клины *CYTB* составляет 28 км, а её центр смещён относительно центра клины аутосом

в сторону линии Central на 10 км. Смещение центра клины объясняется ассортативностью скрещиваний, а также тем, что ГЗ проходит через долину со множеством препятствий: река, озёра и болота (Beysard, Heckel 2014). Ширина клины SMCY — 1,7 км, что сопоставимо с шириной этой клины на Нижегородском, Владимирском и Воронежском участках ГЗ *M. arvalis* и *M. obscurus*. Узость клины SMCY отражает процесс отбора против гибридных самцов в соответствии с правилом Холдейна (1922). На участке Юра-1 полёвки селятся неравномерно, и этим обстоятельством объясняется большая ширина клины СУТВ по сравнению с ГЗ на Липецком участке, где ГЗ стабилизирована вдоль водной преграды.

Таким образом, в случае полувидов *M. arvalis* — *M. obscurus* и филогенетических линий North-Eastern, North-Western и Central роль экологического фактора в формировании ГЗ (физические преграды, к которым предположительно можно отнести присутствие непригодных для полёвок участков), оказалась значительнее, чем влияние степени генетической дивергенции между контактирующими формами.

Работа выполнена в рамках проекта РНФ № 22–24–00324.

Видообразование и дестабилизирующий отбор (на примере среднеюрских остракод *Lophocythere*)

Шурупова Я. А.^{1,2}

¹Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва

²Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

В раннекембрийском веке остракоды рода *Lophocythere* начали осваивать Среднерусское море, куда попали вместе с трансгрессией из морей Западной Европы. В этом палеобассейне они развивались на протяжении всего кембрийского века и исчезли в начале оxfordского века (Tesakova, 2003, 2017; Franz et al., 2009; Shurupova, Tesakova, 2018).

Из нижнекембрийских отложений (Михайловский рудник, Курская область) изучено 535 экземпляров карапаксов остракод, среди которых были определены виды: *L. tuberculatus* sp. nov. (215 экз.), *L. karpinskyi* (47 экз.), *L. interrupta* (52 экз.), *L. ex gr. scabra* (195 экз.) и *Lophocythere «mosaicum»* (26 экз.). Из средне- и верхнекембрийских отложений (разрез Михайлов-цемент, Рязанская область) было исследовано 4470 экземпляров, среди которых виды: *L. karpinskyi* (362 экз.), *L. bucki* (3309 экз.), *L. acrolophos* (798 экз.) и *L. tuberculatus* sp. nov. (1 экз.).

Установлено, что в раннекембрийское время наблюдается дестабилизация морфологических признаков остракод и высокое видовое разнообразие. В позднекембрийское — фиксируется более низкое разнообразие и стабилизация адаптивной нормы.

Помимо *L. tuberculatus*, *L. interrupta*, *L. karpinskyi*, *L. ex gr. scabra*, к раннекембрийским видам этого рода принадлежит *Lophocythere mosaicum*, створки которого не удалось отнести ни к одному из перечисленных видов, из-за мозаичного сочетания признаков: на одних экземплярах скульптура раковины сочетает признаки видов *L. ex gr. scabra*, *L. bucki* и *L. karpinskyi*, на других — *L. ex gr. scabra* и *L. tuberculatus*. Также отмечается изменчивость замка раковины у *L. tuberculatus* — разное количество зубчиков и ямко-групп в желобке. Появление подобной мозаичности, по-видимому, связано со становлением рода лофоцитер в Среднерусском море. Расселение в новом палеобассейне (освоение ниш) проходило под действием дестабилизирующего отбора и сопровождалось сменой адаптивной нормы, что и проявилось в высокой морфологической изменчивости.

Таким образом, в раннекелловейском веке на начальных этапах эволюции лофоцитер Среднерусского моря они отличались высокой изменчивостью морфологии створок и видовым разнообразием, прежде всего из-за наличия переходных форм. Их можно условно разделить на две группы: с изменчивой скульптурой раковины и с изменчивым замком. К средне-позднекелловейскому веку видовые признаки у лофоцитер стабилизируются — встречаются представители четырёх видов с ограниченным набором признаков, что, вероятно, указывает на закрепление адаптивной нормы вследствие стабилизирующего отбора. Поскольку виды обильны на протяжении всего келловейского века, можно считать, что эти остракоды успешно освоились в новом палеобассейне.

Эффект дестабилизации морфологических признаков при смене вектора отбора, что происходит и при освоении видом новых территорий, был впервые описан в экспериментах Дмитрия Константиновича Беляева (Беляев, 1979). Подтверждается этот эффект и на палеонтологическом материале.

Работа выполнена при поддержке РФФ 22-14-00258.

Криптические виды хвостатых земноводных (Amphibia: Urodela, seu Caudata): история изучения и разнообразие

Щенников А. Ю.

Национальный исследовательский Томский
государственный университет, кафедра зоологии
позвоночных и экологии, Томск

Существование криптических видов в природе имеет важное значение, поскольку указывает на возможное наличие ранее неизвестных, особых процессов видообразования, которые встречаются только у видов-двойников. Криптические виды имеются во всех классах животных: у птиц, млекопитающих, земноводных, пресмыкающихся, моллюсков, паукообразных, наиболее часто у насекомых и т.д. Наиболее изученными и уже ставшими классическими примерами видов-двойников являются два вида плодовых мушек из рода *Drosophila* и группа малярийных комаров *Anopheles maculipennis*. Среди земноводных криптические виды чаще встречаются в отряде бесхвостых земноводных (Anura), при этом в большинстве случаев различия проявляются в характере звуковой сигнализации.

Эволюция земноводных является довольно разнообразным и интересным для изучения процессом. Представители этого класса демонстрируют не только огромное кариологическое разнообразие, но и существование различных механизмов полиплоидизации — как среди Anura, так и среди представителей Urodela. Отряд Хвостатых земноводных (Urodela, seu Caudata) является вторым по количеству видов среди всех отрядов класса Amphibia и включает в себя девять семейств, которые сильно варьируют по своим морфологическим, экологическим и кариологическим признакам. Эволюция этой группы является поводом для многочисленных дискуссий, так как метод морфологического анализа и различные молекулярные методы дают разные результаты.

На территории России встречаются разнообразные криптические виды земноводных, наиболее изученными случаями среди представителей отряда Urodela являются два вида рода *Salamandrella* (Hynobiidae) и два подвида комплекса *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) (Salamandridae).

Род Сибирские углозубы (*Salamandrella Dybowskii*, 1870) включает в себя два вида-двойника: *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 и *Salamandrella tridactyla* Nikolsky, 1905, имеющих парапатрическое распространение

и образующих зону гибридизации на границе соприкосновения ареалов. Долгое время *S. tridactyla* считался подвигом *S. keyserlingii* на основании ряда различий по морфологическим признакам, средней плодовитости и разницей в размерах генома, однако анализ гена цитохрома *b* в мтДНК, проведённый Д. И. Берманом с соавторами в 2005 году, показал, что это самостоятельные виды. В более поздних работах (2008, 2010, 2018) эти выводы были подтверждены анализом яДНК-маркеров, в частности ядерного гена RAG2, исследование которого увеличило время дивергенции этих сестринских видов до 21 млн лет.

Обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris*) является обычным для европейской части страны видом, в котором выделяют до семи подвидов. Большую часть ареала вида занимает номинативный подвид *Lissotriton vulgaris vulgaris* (Linnaeus 1758), остальные имеют небольшие ареалы в южных частях Европы. Впервые различия между морфологически схожими и имеющими явную аллопатрию номинативным и кавказским *L. v. lantzi* (Wolterstorff, 1914) подвидами заметил А. А. Беляев. В 1979 г. он выпустил работу, в которой описал различия в элементах брачного поведения самцов этих подвидов. В дальнейшем исследование этого случая продолжили Л. Я. Боркин и С. Н. Литвинчук с соавторами. В своей статье 2004 г. они сравнили размеры генома двух криптических форм и обнаружили, что эти подвиды не только хорошо различаются по количеству яДНК, но и полученные значения не перекрываются между собой. При этом *L. v. vulgaris* характеризуется меньшим геномом (в среднем 56.7 пг), а *L. v. lantzi* — большим (в среднем 62.8 пг). Аллозимный анализ показал, что различия между этими подвидами практически равны различиям на видовом уровне. Стоит отметить, что вопрос систематики комплекса подвидов *L. vulgaris* до сих пор остаётся малоизученным, поэтому можно ожидать, что при более тщательном изучении этого вида существующая картина может сильно измениться.

Если говорить про случаи криптического видообразования за пределами Евразийского континента, то здесь мы наблюдаем прогресс в изучении генетики и филогеографии видов рода *Ambystoma* Tschudi, 1838 монотипического семейства Ambystomatidae. В 1993 г. и 1995 г. появились работы Эрика Рутмана, в которых он с коллегами проводил анализ мтДНК особей комплекса *A. tigrinum* Green, 1825. Эти работы положили начало изучению генетической обособленности и дивергенции популяций амбистом, целей было несколько: проверка эффективности методов кладистического анализа и построение первичной филогеографии данной группы. Годом позже Г. Б. Шеффер и М. Л. МакНайт провели аналогичную работу, увеличив

размеры выборок и включив туда калифорнийскую тигровую амбистому — *A. californiense* Gray, 1853, которая географически изолирована от остальных видов и, как выяснилось, генетически значительно обособлена. В 2004 г. Г. Б. Шеффер с соавторами продолжил изучение *A. californiense*, ограничившись анализом популяций только этого вида. В результате учёные обнаружили, что из шести проанализированных выборок две имеют достаточно оснований для выделения криптических видов в комплексе *A. californiense*, так как они изолированы от других и имеют статистически значимые различия по последовательностям мтДНК.

Помимо разобранных выше случаев, существуют 39 потенциальных видов комплекса *Batrachoseps attenuatus* Eschscholtz, 1833 (2007, 2014) и виды комплекса *Plethodon glutinosus* (Green, 1818) из семейства Plethodontidae. Все перечисленные группы объединяет то, что они распространены в северном полушарии, многие активно гибридизируются в зонах контакта. Вероятно, обособление ряда криптических видов хвостатых земноводных связано с эпохами оледенений, однако эта гипотеза нуждается в проверке.

Мы глубоко убеждены, что детальное изучение случаев криптического видообразования внутри отряда Urodela не только расширит понимание протекания эволюционных процессов, но и поставит новые вопросы в рамках давно существующей проблемы вида и видообразования.

Эволюция поведения

Изменчивость сроков миграций летне-осеннего периода у славки-завирушки (*Sylvia curruca*) в юго-восточном Приладожье

Банникова Ю. М.¹, Рымкевич Т. А.^{2,3}

¹Федеральный исследовательский центр «Кольский научный центр»
Российской академии наук, Апатиты

²Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург

³Нижне-Свирский государственный природный заповедник,
Лодейное Поле

Миграции занимают важное место в системе адаптации птиц к среде обитания. Их сроки контролируются сочетанием эндогенного ритма и реакцией на внешние факторы среды. У дальних мигрантов, к которым относится славка-завирушка, в контроле годового цикла ведущую роль играет эндогенный ритм, сроки сезонных явлений значительно более постоянные и меньше зависят от внешних условий, чем при других формах миграционной активности. Главные вопросы, на выяснение которых нацелено данное исследование: имеется ли связь между фенологическими особенностями весны — начала лета, когда происходит прилёт вида, и сроками летне-осенних миграционных перемещений у славок-завирушек первого года жизни, а также наблюдается ли на фоне общих процессов потепления климата долговременный тренд изменений этих сроков в Приладожье?

Работа выполнена по данным отлова и прижизненного обследования славки-завирушки на Ладожской орнитологической станции (ЛОС; 60° 41' с.ш., 32° 57' в.д.), полученным в период с 1970 по 2016 гг. Отловы на ЛОС на протяжении всех лет исследований велись большими стационарными ловушками в мониторинговом режиме, с весны до поздней осени. В летне-осенний период в годовом цикле первогодков два периода миграционной активности. Ювенальная миграция (дисперсия молодняка) наступает сразу после приобретения молодыми самостоятельности, послелиночная (осенняя) миграция — после того, как завершается физиологическое состояние линьки. Для выяснения, в какой из этих миграционных периодов поймана каждая особь, использовалось подробное описание её оперения. Ранее было показано, что признаками ювенальной миграции у этого вида

является начало постювенальной линьки (1–4 стадии), а послелиночной миграции — конечные этапы линьки (5–6 стадии) или её полное завершение; а также то, что в ювенальной миграции участвуют только Приладожские птицы, а в послелиночной — как отлетающие на зимовку местные особи, так и пролётные славки (Носков и др., 2020). Для анализа сроков миграции использованы даты отлова 5, 20, 50, 80 и 95% птиц (процентили), пойманных в каждый из этих сезонов миграционных перемещений.

В исследование вошли данные лишь за те годы, в которые численность отловленных птиц была достаточна для статистического анализа: о 851 особи, участвующей в ювенальной миграции (39 из 47 лет), и 4079 особях, совершающих послелиночную миграцию (46 из 47 лет).

Погодные характеристики были получены из ближайших к ЛОС стационарных точек мониторинга (Свирица и Лодейное поле).

Статистическая обработка велась в программе Statistica 10.

На отобранных данных проведён анализ:

- межгодовой изменчивости сроков ювенальной и послелиночной миграций первоодков;
- межгодовой изменчивости погодных условий весеннего пролёта вида в Приладожье (средние температуры за май и первую половину июня) и тенденций изменения этих условий за годы исследований;
- связи сроков обеих миграций с погодными особенностями во время весенней миграции взрослых птиц;
- тенденций долговременных изменений сроков обеих миграций.

Анализ данных дал следующие результаты:

Ювенальную миграцию за 39 лет регистрировали между 7.07 и 18.09. Межгодовая изменчивость её сроков оказалась значительной. 50-й процентиль (медиана) варьировал между 23.07 и 19.08 ($M = 31.07$; $SD = 6.2$). Изменчивость показателей сроков увеличивалась к концу миграции.

Послелиночная миграция за 46 лет отмечена между 14.07 и 2.10. Медиана варьировала между 4.08 и 2.09 ($M = 16.08$; $SD = 6.0$). Наибольшая изменчивость показателей сроков была во второй половине миграции.

За 46 лет наблюдений средняя температура мая варьировала от 5.9° до 13.7° ($M=10.1^\circ$, $SD=1.8^\circ$). Выявлена достоверная тенденция к потеплению в районе исследования ($R_{sp} = 0.36$), но при этом полиномиальный тренд продемонстрировал минимальную температуру в начале 1970-х и 2000-х гг., подъём в середине 1980-х и превышение максимальной температуры 1980-х гг. только в середине 2010-х. В течение всего периода имела место большая изменчивость между каждыми тремя последующими годами с разницей

средних за май температур до 6.3° при максимальных различиях за все годы в 7.8° , коэффициент вариации составил 54%. Для средних температур первой половины июня не было обнаружено статистически значимых трендов, указывающих на увеличение или уменьшение температур. Средняя температура варьировала на протяжении 46 лет от 9.3° до 20.1° ($M = 14.4^{\circ}$, $SD = 2.3^{\circ}$).

Выявлена статистически значимая отрицательная связь между температурой мая и началом ювенальной миграции (для 5-го перцентиля $R_{sp} = -0.55$).

Выявлена статистически значимая отрицательная связь сроков послелиночной (осенней) миграции как с погодными условиями мая (для 5-го перцентиля $R_{sp} = -0.54$; 20-го $R_{sp} = -0.44$; 50-го $R_{sp} = -0.46$; 80-го $R_{sp} = -0.32$), так и с температурами первой половины июня (для 20-го перцентиля $R_{sp} = -0.30$; 50-го $R_{sp} = -0.36$).

Не было обнаружено никаких значимых трендов в ряду исследуемых лет ни для ювенальной, ни для послелиночной миграции. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между годом и перцентилями указывали на недостоверную слабую как отрицательную, так и положительную тенденции.

Таким образом, у первогодков славки-завирушки обнаружены выраженная межгодовая изменчивость сроков ювенальной и послелиночной миграций и их связь с погодными условиями весенней миграции вида. Изученные особенности годового цикла славки-завирушки в Приладожье позволяют объяснить причину этой связи. В ранние весны взрослые прилетают и размножаются в более ранние сроки. Молодые птицы приступают к линьке и ювенальной миграции в практически неизменном наследственно фиксированном возрасте. Окончание линьки и соответственно начало послелиночной миграции смещается под влиянием фотопериодической реакции у поздно родившихся птиц на ранний возраст. Однако такое смещение происходит не более чем на 7 дней, и доля таких особей в популяции крайне мала.

Отсутствие долговременного тренда сроков обеих миграций — при выявленном потеплении в весеннее время в конце периода наблюдений — с нашей точки зрения, может быть связано с большой изменчивостью весенней погоды в смежные годы.

Повторяемость поведенческих реакций больших синиц *Parus major* L. при отлове

Березанцева М. С.¹, Поликарпова Д. Р.²

¹ Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург

² Российский государственный педагогический университет
им. А. И. Герцена, Санкт-Петербург

Больших синиц *Parus major* отлавливали с помощью автоматических ловушек и кольцевали на территории Летнего сада г. С.-Петербурга с 2019 по 2022 гг. Эмпирически были выделены четыре типа поведенческих реакций: 1 — птица при отлове не клюётся и не издаёт сигналы тревоги; 2 — птица при отлове клюётся, но не издаёт сигналов тревоги; 3 — птица при отлове клюётся и издаёт один тревожный сигнал; 4 — птица при отлове клюётся и издаёт сигналы тревоги. Анализ долей поведенческих реакций выявил преобладание второго типа. Распределение четырёх типов поведенческих реакций при первичном и повторном отлове статистически не различалось ($p = 0.1202$). Также не выявлено различий в распределении выделенных четырёх типов между самцами и самками при первом отлове. Однако при повторном отлове обнаружены значимые различия в распределении четырёх типов поведенческих реакций между полами: у самцов почти половину всех случаев составил второй тип, а у самок наиболее распространённым был четвёртый тип поведенческих реакций. Самки демонстрируют достоверное изменение соотношения типов поведенческих реакций при повторном отлове по сравнению с первичным ($p=0.0004$). У птиц первого года жизни распределение четырёх типов поведения при первичном и повторном отловах значимо не различалось. Большинство животных демонстрируют устойчивые индивидуальные поведенческие характеристики. Полученные результаты выявили определённую пластичность поведенческих реакций, на которые может влиять пол птицы и жизненный опыт.

Орудийная деятельность у приматов

Ванчатова М. А.

*Зелёные паломники, общественная организация,
Прага, Чехия*

Орудийная деятельность приматов, включая человекообразных обезьян, — горилл, шимпанзе, орангутанов и бонобо — изучалась на протяжении последних 40 лет в зоопарках Честер (Великобритания), Аппелдоорн и Арнхейм (Голландия), Прага, Двур Кралове, Усти над Лабом, Годонин, Либерец (Чешская Республика), а также в Институте физиологии АН СССР (Ленинград, Колтуши) и Институте экспериментальной патологии и терапии АМН СССР (Сухуми, Абхазия). В процессе наблюдения отмечался пол и возраст животных, тип предмета, который использовался в качестве орудия, тип поведения, с которым была связана орудийная деятельность, а также преимущество в использовании правой или левой руки при манипуляции с предметом. Наши исследования показали, что орудийная деятельность присутствует у всех изучаемых видов человекообразных обезьян. Наиболее разнообразной оказалась орудийная деятельность у шимпанзе.

Каталогизация отдельных спонтанных проявлений орудийной деятельности у всех видов человекообразных обезьян показала, что существует много общих элементов в использовании орудий как в лаборатории, так и в природе. Одновременно было доказано, что оснащение мест содержания обезьян и доступность различных предметов, подходящих для использования в качестве орудий, существенным образом влияет на проявления такого поведения. Например, защита деревьев, если они вообще есть в экспозиции, от человекообразных обезьян с помощью электрических пастухов или других барьеров приводит к тому, что животные не имеют возможности построить гнездо так, как они это делают в природе. Также было показано, что многие элементы орудийной деятельности представляют собой подражание подобному поведению у людей (орангутаны моют тряпкой окна и т.д.).

Анализ орудийной деятельности шимпанзе в неволе показал, что орудия включаются в различные типы поведения. Они используются в пищевом поведении, агрессии, играх, в комфортном и социальном поведении. Наиболее частым орудием, использованным шимпанзе, были ветки или палки. Довольно часто палка используется в качестве оружия. Шкала использования палок очень широка, далее в орудийном поведении используются субстрат или материя.

Эксперименты, направленные на использование орудия для достижения удалённой приманки, проводимые с детёнышами шимпанзе различного возраста, показали, что существует связь между развитием мозга и манипуляционной способностью руки у шимпанзе. Только начиная с возраста около 2 лет детёныши способны использовать простые орудия, и только в возрасте 3,5 года они способны изготавливать более сложные орудия. При этом большое значение имеет процесс обучения как методом проб и ошибок, так и подражанием поведению взрослых животных.

Анализируя разницу в использовании орудия для одинаковой цели мы отмечали различия в способе использования такого орудия. «Губка» для питья у шимпанзе в трёх различных зоопарках отличалась материалом, из которого она была сделана. В этом случае можно дискутировать об использовании термина «культура» в способе передачи техники между особями в различных группах шимпанзе и в разнообразии такого вида орудийной деятельности.

У всех изучаемых нами орангутанов, самцов и самок, четко преобладают две активности: строительство гнезда — из бумаги или картона, субстрата или материи, и укутывание, также с использованием бумаги и материи. У взрослых орангутанов орудийная деятельность более разнообразна. Иногда наблюдалось использование палки, например, для приближения объекта.

Наши исследования доказывают, что у орангутанов имеется очень специфическое орудийное поведение, когда значительно преобладает использование плоских объектов, а палки используются относительно редко, преимущественно взрослыми обезьянами. При этой активности обезьяны в основном пользуются двумя руками. В остальных случаях орангутаны чаще используют правую руку.

У горилл в Пражском зоопарке пластмассовые ящики, а позднее корзины стали так называемым универсальным орудием, так же как у шимпанзе палка. Возможно, в случае пражских горилл можно говорить о возникающей традиции, которая не имеет аналогов в природных условиях. С другой стороны, использование пластмассовых ящиков часто ритуализировано, например, при агрессивном поведении, когда они служат для разряжения агрессии или в качестве усилителя при стучании по груди.

У бонобо об использовании орудий как в природе, так и в неволе, известно меньше всего. Тем не менее и они употребляют орудия (палки). Часто также используют предметы в вольере (в данном случае древесную стружку) для смягчения твёрдой поверхности, когда сидят или лежат («подушки»). В зоопарке Штутгарта (Германия) мы наблюдали, как самка

бонобо изготавлила «губку» для питья из стружки так, как это описано или наблюдалось нами непосредственно у шимпанзе.

Выяснилось, что к сравнению орудийного поведения у человекообразных обезьян в разных условиях нужно подходить аккуратно. Хотя у каждого из исследованных видов существуют определённые особенности и тенденции, которые более и менее соответствуют исследованиям в природе, есть целый ряд факторов, которые могут значительно влиять на орудийную деятельность человекообразных обезьян в неволе. В наших условиях, например, регулярно происходило обогащение среды, которое могло означать почти монополизированное поведение около термитника у шимпанзе и манипуляционную активность с тряпками и бумагой у орангутанов, или манипуляцию с пластмассовыми ящиками у горилл. Таким образом могут формироваться определённые локальные традиции, такие как специфическое использование левой руки во время орудийной деятельности шимпанзе у термитника или очень разнообразная активность с пластмассовыми ящиками у горилл в Пражском зоопарке.

Анализ существующих теорий возникновения орудийной деятельности у приматов показывает, что, по нашему мнению, в эволюции орудийной деятельности значительную роль играло несколько факторов, и невозможно выделить только один из них (игра, агрессия, присутствие подходящих объектов в среде и т.д.). Некоторые из факторов были важны для изменения поведения и социального обучения, другие для улучшения манипуляционной способности руки и возможностей мозга.

Почти полное соответствие наших результатов, полученных при исследовании шимпанзе в неволе, с результатами исследований диких шимпанзе доказывают, что многие особенности орудийной деятельности проявляются у разных групп человекообразных обезьян вне зависимости от того, где они живут — в неволе или в природе.

**Оценка игрового поведения собак
некоторых аборигенных пород Вьетнама
при определении их пригодности
в качестве собак-детекторов**

Ганицкая Ю. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В.

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Значение игры в жизни всего живого так велико, что зоопсихологи даже выделили специфическую потребность животных — потребность в игре.

Одной из уникальных особенностей собак, возникшей в процессе эволюции, является их игровое взаимодействие с человеком. Игровое поведение — очень важная черта, укрепляющая социальные отношения между человеком и собакой. Современные программы обучения собак-детекторов полностью построены на использовании игрового поведения. Таким образом можно предположить, что этот признак учитывался в селекционных программах и дизайне скрещиваний среди разных пород европейских собак.

На территории Вьетнама описано несколько пород и породных групп аборигенных собак, отлично адаптированных к тропическому влажному климату. Породы и породные группы выводились путём стихийного отбора разными народностями Вьетнама. Основными функциями этих собак являлись охрана жилища и помощь на охоте (обнаружение дичи).

Особенностью аборигенных собак Вьетнама является то, что они существуют практически параллельно с человеком, их не принято дрессировать, они могут содержаться в клетках и использоваться в пищу. Вьетнамские собаки избегают тесного контакта с человеком, и играть с собаками во Вьетнаме не принято. Соответственно, опыта игры с человеком у аборигенных собак Вьетнама исторически не сложилось. Тем не менее, при отборе потенциальных собак-детекторов тестирование проводилось по следующим характеристикам: контактность, активность, игра, реакции на неожиданное появление незнакомого объекта и резкие звуки, так как ранее нами на собаках европейских пород (овчарки, лабрадоры, спаниели) было показано, что скорость успешной поисковой работы достоверно связана с такими индивидуальными поисковыми характеристиками (ИПХ) как высокая контактность, средняя активность и активная игра. Нашей задачей являлся выбор породы или породной группы, которая могла бы по своим ИПХ подойти для успешного обучения и применения в качестве

собак-детекторов. Было проведено тестирование собак двух аборигенных пород (хмонг куцехвостый, фукуок) **и одной породной группы** (занг сой). Для тестирования использовались 50 собак каждой породы, только кобели, в возрасте от 1 года до 3-х лет. Наиболее схожими с европейскими собаками по своим ИПХ оказались собаки породной группы занг сой. Таким образом, именно породная группа «занг сой» наиболее перспективна для использования в качестве собак-детекторов. Из трёх исследованных аборигенных пород собаки породной группы занг сой продемонстрировали самые высокие показатели игрового поведения. При разведении этих собак на базе питомника «Хоалак» щенкам при выращивании было предложено играть с человеком регулярно. Уже в первом поколении щенки начали играть с человеком и предметами. То есть способность к игре с человеком, вероятно, закладывается и при стихийном отборе и является преадаптацией, полученной в результате доместикации без отбора по данному конкретному признаку.

Для проведения экспериментального обучения было отобрано 10 собак, из первого и второго поколения особей, специально выращенных в питомнике «Хоалак» Тропцентра, которых обучили детекции мин по специально разработанным для этих собак методикам. Животных обучали детекции противопехотных мин и снарядов в течение полугода. Собаки, прошедшие обучение, успешно прошли итоговое тестирование и практические испытания по поиску мин на загрязнённых территориях Северного Вьетнама. Породная группа занг сой оказалась весьма перспективной для дальнейшего разведения и создания рабочей заводской породы.

Изменения в социальном поведении сайгака (*Saiga tatarica*) после репродуктивного коллапса популяции

Гилёв А. Н., Каренина К. А., Березина Е. А.

*Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра зоологии позвоночных, Санкт-Петербург*

В начале XXI века в России произошло катастрофическое падение численности сайгака *Saiga tatarica* (L., 1766), в том числе из-за неконтролируемой охоты с целью добычи рогов. На сегодняшний день несмотря на осуществляемые меры по охране этого вида численность популяции остаётся крайне низкой. Основной причиной резкого снижения численности сайгака и отсутствия признаков быстрого восстановления популяции принято считать репродуктивный коллапс, вызванный значительным дисбалансом в соотношении полов взрослых животных (Milner-Gulland et al., 2003; Арылова, 2008). Целенаправленное изъятие взрослых самцов в ходе браконьерской охоты, вероятно, привело к нарушению механизмов воспроизводства популяции. Изменились и другие характеристики вида. Например, значительная часть популяции вынужденно перешла к оседлому образу жизни на охраняемых территориях, тогда как раньше сайгаки совершали массовые сезонные миграции на значительные расстояния. Исчезновение целого ряда ключевых характеристик вида — массовости, высокого уровня конкуренции самцов в период гона, дальних миграций — не могло не оказать влияния на социальную структуру популяции и особенности внутривидовых взаимодействий (Каримова, Лущеккина, 2018; Karimova et al., 2021). Наше исследование направлено на изучение социального поведения сайгака в популяции, прошедшей через репродуктивный коллапс.

Исследование популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия ведётся в государственном природном заказнике «Степной» Астраханской области. Территория заказника является зоной воспроизводства и сохранения популяции сайгака, на которой минимизированы все виды антропогенного беспокойства, и ведётся постоянная охрана территории. Сайгаки держатся в заказнике в течение всего года, в нём и на прилегающих территориях проходят гон и отёл. В ходе сбора материала проводится регистрация поведения сайгаков из стационарных скрадков у водопоев и с вышки, а также на автомобильных маршрутах. Во время наблюдений, сопровождающихся фото- и видеосъёмкой, фиксируется размер и состав групп, расстояние между

особями и социальные взаимодействия. На данном этапе продолжающего исследования уже можно выделить некоторые особенности социального поведения сайгаков в исследуемой популяции.

Одним из базовых параметров социальной структуры является размер групп. Для сайгаков, обитателей открытых пространств, характерно формирование крупных агрегаций, которые снижают индивидуальные риски стать жертвой хищника, а также способствуют быстрому перемещению большого числа особей на значительные расстояния, что имеет большое значение при кочевом образе жизни. Результаты наших наблюдений за отдельные периоды 2019–2021 гг. показали, что типичный размер группы вне гона и отёла уменьшился приблизительно на 45% по сравнению с аналогичными периодами в 1950–1980-е гг., когда отмечался период высокой численности сайгака (Жирнов, 1998). Сходную тенденцию к снижению размеров групп относительно периодов более высокой численности подтверждает и более раннее исследование, основанное на результатах наблюдений в 2014–2016 гг. (Каримова, Луцкина, 2018). Уменьшение размеров групп может быть связано не только со снижением общей численности популяции, но и с переходом сайгака Северо-Западного Прикаспия к оседлому образу жизни (Karimova et al., 2020). Сезонные миграции являются одним из ключевых факторов, приводящих к формированию крупных агрегаций сайгаков (Жирнов, 1998). После перехода на оседлый образ жизни в пределах охраняемых природных территорий экорегиона Чёрные земли необходимость образования крупных группировок снизилась. В настоящее время, в отличие от периода высокой численности, не наблюдается формирование очень крупных стад (> 1000 особей) в период весенней и осенней миграции. При этом типичный размер гаремов в период гона (2020 и 2021 г.) значительно не изменился по сравнению с периодом высокой численности. Очевидно, размеры гаремов определяются другими, не связанными с миграционным поведением, факторами, и поэтому остались неизменны.

Другой особенностью современной популяции сайгака Северо-Западного Прикаспия является формирование крупных агрегаций особей (500–2000 особей) в летние месяцы у наиболее крупных и стабильных водопоев, защищённых от антропогенного беспокойства и скота. Ранее, в периоды высокой численности, для сайгака были не характерны массовые скопления в летнее время. Такая тенденция может объясняться как значительным снижением числа доступных сайгакам водопоев (из-за хозяйственного освоения территорий), так и повышением максимальных летних температур.

Нами также было отмечено образование крупных самцовых стад (500–800 особей) в конце периода гона в 2021 году. В период высокой численности для сайгаков Прикаспия были нетипичны большие группировки самцов зимой за исключением единичных случаев, связанных с выпадением глубокого снега (Жирнов, 1998). В период наблюдений в 2021 году снежный покров отсутствовал. Крупные агрегации взрослых самцов были отмечены сразу после окончания собственно гона в районе, в котором находится крупный разлив артезианской скважины, используемый сайгаками в качестве водопоя и солонца. Вероятно, скопление самцов в этом районе связано с ролью данного разлива в восстановлении истощённых гоним самцов (Каренина и Гилёв, 2022).

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 22–24–00403.

Оценка способности серых ворон решать Эзопов тест

Диффинэ Е. А., Смирнова А. А.,
Булгакова Л. Р., Чеплакова М. А.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, Москва*

Эзопов тест оценивает способность субъекта добывать приманку, плавающую вне пределов досягаемости на поверхности воды в узком цилиндре, путём помещения в него тонущих объектов для поднятия уровня воды. Субъектам предлагают выбрать между двумя цилиндрами, один из которых заполнен водой на $\frac{2}{3}$ (из него можно было добыть приманку, помещая тонущие объекты в воду), а другой — либо пустой, либо заполнен песком или водой на $\frac{1}{3}$. Решение подобных задач с первых проб может свидетельствовать о понимании структуры задачи. Если субъект не решает эту задачу с первых проб, он может обучиться её решению в ходе повторных предъявлений теста. Однако результаты обучения могут принципиально различаться: субъект может обучиться последовательности необходимых действий или же начать понимать структуру этой задачи. Метаанализ полученных на врановых птицах данных указывает на то, что эти птицы в большинстве случаев решали эти задачи не с первой пробы, а благодаря обучению в ходе повторных предъявлений теста (Hennefield et al., 2018). Остаётся неясным, обучались ли птицы при этом чему-то большему, чем предпочтение определённого цилиндра или объекта и повторению действий, приближающих приманку.

Целью работы было выяснить, могут ли серые вороны справиться с модифицированным вариантом Эзопова теста (с пятью типами цилиндров и двумя типами объектов) спонтанно и после обучения. Исследование проводили на 8-ми серых воронах. Птицам дали возможность ознакомиться со свойствами компонентов задачи сначала в жилом вольере (месяц), а затем в экспериментальной клетке (5 серий по 15 мин. каждая). Для этого к стенке вольера или экспериментальной клетки прикрепляли прозрачные пластиковые цилиндры, часть из которых была заполнена водой или песком либо доверху, либо на $\frac{1}{3}$, а некоторые были пустыми. Приманку в цилиндры не помещали. Перед цилиндрами размещали поддон с камнями и кусочками пробки. За весь месяц в цилиндрах были обнаружены только 4 кусочка пробки, а в экспериментальной клетке вороны не помещали в них никакие объекты.

Затем провели модифицированный нами вариант Эзопова теста, в котором птицам нужно было выбирать между пятью типами цилиндров (два были заполнены водой и песком до уровня, на полсантиметра ниже доступного воронам, т.е. примерно на $\frac{2}{3}$; два были заполнены водой и песком на $\frac{1}{2}$ и один был пустым) и двумя типами объектов (каменьями и кусочками пробки). В каждый из цилиндров помещали личинку мучного хрущака, привязанную к кусочку пробки. Ворона могла достать приманку, поместив 3–5 камней в цилиндр, заполненный водой на $\frac{2}{3}$. Ни одна из восьми ворон за 3 сессии не поместила в цилиндры никакие объекты.

Далее всех ворон обучали помещать тонущие объекты в цилиндр, заполненный водой на $\frac{2}{3}$ с приманкой. Четырёх птиц (Родя, Джо, Женья, Дятел) обучали помещать камень, а четырёх других (Шнобель, Глаз, Малышка, Клара) — гайку. Шесть ворон удалось обучить поднимать объекты с пола и помещать их в цилиндр за 17, 24, 51, 5, 15 и 23 пробы.

Для того чтобы получение приманки было ассоциировано со всеми типами цилиндров, а не только с заполненным водой на $\frac{2}{3}$, птицам дали возможность получить приманку из остальных четырёх типов цилиндров (их предъявляли одновременно). Для того чтобы приманка стала доступной, в нижней части трёх из них (заполненных водой и песком на $\frac{1}{2}$ и пустом) проделали отверстия, а в четвёртый цилиндр песок насыпали почти доверху. Провели столько проб, чтобы каждая из ворон получила приманку из каждого из этих четырёх типов цилиндров не меньшее число раз, чем ранее из цилиндра, заполненного водой на $\frac{2}{3}$. Анализ первых пяти проб этой серии показал, что две птицы (Родя и Дятел) помещали в эти цилиндры камни, хотя делать это для получения приманки не требовалось.

Далее вновь провели Эзопов тест с пятью типами цилиндров и двумя типами объектов. Ни одна из шести ворон за три десятиминутные тестовые сессии не добыла приманку. Отрицательный результат второго теста свидетельствует о том, что обучения с одним цилиндром и одним типом объектов оказалось недостаточным для того, чтобы вороны могли решить эту задачу в новой ситуации — с пятью цилиндрами, новым типом тонущего объекта и объектами, размещёнными не рядом с цилиндрами.

Следующие серии проводили с тремя воронами (Малышка, Глаз, Клара). Выясняли, смогут ли птицы справиться с тестом, если его упростить. Длительность каждой сессии увеличили до 20 минут. Камни и кусочки пробки поместили около цилиндров. Птицы не помещали в цилиндры никакие объекты. Затем камни заменили на гайки (объекты, которые были использованы при обучении), вновь разместив их около противоположной

стенки. Одна из птиц (Клара) добывала приманку из цилиндра, заполненного водой на $\frac{2}{3}$ в каждой из трёх 20-минутных сессий. Для двух других ворон задачу дополнительно упростили, поместив гайки и кусочки пробки около цилиндров. Ни одна из них и в этом случае не достала приманку. Таким образом, лишь одна из трёх ворон справилась с тестом с пятью цилиндрами, но только в том случае, когда ей предоставили знакомые объекты.

Далее мы выясняли, могут ли вороны справиться с Эзоповым тестом в новой ситуации (с пятью цилиндрами и новым типом объектов) после обучения с двумя новыми объектами. Для того чтобы получение приманки было ассоциировано со всеми типами цилиндров, а не только с использованным в ходе обучения, птицам вновь дали возможность получить приманку из остальных четырёх типов цилиндров. После этого вновь провели Эзопов тест с пятью цилиндрами и новым типом объектов (золотистыми цилиндрами), которые разместили около цилиндров. С тестом справилась две вороны из трёх.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ (проект № 20–015–00287А) в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121032500080–8) и при поддержке Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского университета «Мозг, когнитивные системы, искусственный интеллект».

Сравнительно-физиологические данные влияния абиотических факторов среды на поведение животных различного уровня филогенеза

Карпухина О. В.^{1,2}, Груздев Г. А.¹, Иноземцев А. Н.¹

*¹Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва*

*²Федеральный исследовательский центр химической физики
им. Н. Н. Семёнова РАН, Москва*

Сравнение между видами есть стандартный инструмент в физиологии животных для понимания того, как организмы функционируют и адаптируются к окружающей среде. Поведение играет ведущую роль в адаптации видов к антропогенным изменениям среды обитания. В настоящее время многие аспекты деятельности человека оказывают негативное воздействие на функционирование организмов. Такие абиотические факторы, как небезопасное применение наноматериалов, загрязнение среды различного рода ксенобиотиками и другие существенно влияют на способность организмов к выживанию и размножению.

Основной механизм негативного действия ксенобиотиков состоит в вызываемом ими окислительном стрессе из-за образования избыточного количества активных форм кислорода (АФК) и, как следствие, нарушения про- и антиоксидантного баланса в клетках живого организма. Система антиоксидантной защиты — консервативный биохимический механизм — защищает организмы от вредного воздействия АФК. Как беспозвоночные, так и позвоночные животные не способны изменять физические факторы окружающей среды, но у них существуют механизмы модуляции метаболических путей; изменение физиологии при смене экологических условий способствует выживанию. Антиоксидантная защита является одним из таких биохимических механизмов. При низкой концентрации АФК регулируют несколько физиологических процессов, тогда как при более высокой концентрации они токсичны для организмов, поскольку нарушают клеточные функции путём окисления биомолекул. Разнообразные антиоксидантные ферменты предотвращают каскад окислительных реакций, перехватывая и инактивируя реакционноспособные промежуточные продукты кислорода, замыкая цикл перекисного окисления липидов. Антиоксидантные ферменты играют решающую роль в борьбе с токсичностью кислорода, когда запасы

других антиоксидантных соединений в клетках недостаточны или истощены.

В нашей работе мы исследовали влияние как отдельных тяжелых металлов, так и их комбинаций на антиоксидантную защиту организмов разного уровня филогенеза: инфузорий *Paramecium caudatum*, рыб *Cyprinus carpio* и грызунов (*Rattus norvegicus f. domestica*; *Rattus norvegicus albus*).

Формирование адаптивных реакций у крыс с использованием стандартных методик («поведение в открытом поле», выработка условных реакций пассивного и активного избегания) на фоне действия солей свинца, кадмия, молибдена было нарушено, и дополнительно отмечалось более интенсивное угнетение условных рефлексов при сочетании действия, чем при воздействии солей отдельных металлов.

Нами также установлено, что влияние повсеместно распространённого ксенобиотика — свинца значительно нарушает исследовательское и пищевое поведение *Cyprinus carpio*. Большая часть исследований окислительного стресса у животных сосредоточена на токсикологических аспектах, таких как воздействие различных ксенобиотиков на активность антиоксидантных ферментов и на интенсивность перекисного окисления липидов. Эти параметры были предложены в качестве биомаркеров загрязняющих веществ. Изменение окислительно-восстановительного статуса в тканях жаберных мышц, печени и мозга *Cyprinus carpio*, которое определялось по увеличению активности антиоксидантного фермента каталазы и содержания супероксиддисмутазы, а также по возрастанию концентрации продуктов перекисного окисления липидов, свидетельствовало о развитии окислительного стресса.

Нами проведён анализ чувствительности одноклеточного организма *Paramecium caudatum* к соединениям тяжёлых металлов (исследовалось влияние Cu, Pb, Zn, Cd, Al, Co). Присутствие в среде определённой концентрации соли металла приводило к негативным последствиям для жизнедеятельности инфузории. Так, у этого свободноживущего водного организма наблюдалось нарушение двигательной активности ресничного аппарата, расстройство пищевого поведения, сбой процессов дыхания и клеточного цикла. Было определено, что под влиянием большого количества катионов металла происходил ряд морфологических изменений внутри клеток *Paramecium*, в том числе реорганизация структур цитоскелета, приводящая к гибели организма.

В настоящее время проводятся многочисленные исследования по оценке риска наночастиц (НЧ) для биоты; создаются условия безопасного использования наноматериалов. Инертные материалы могут стать реактивными,

иммуногенными или иным образом опасными для жизни, когда производятся в виде наночастиц. Нами исследовалось воздействие НЧ таких оксидов металлов, как медь CuO (20–60нм), цинк ZnO (40–80нм) и молибден MoO₃ (5–20нм) на клетки *Paramecium caudatum*, которое приводило к гибели клеток в результате развития окислительного стресса. Очевидно, что большая удельная поверхность НЧ увеличивает их каталитические, адсорбционные свойства и химическую реакционную способность; вследствие этого возможна интенсивная продукция активных форм кислорода и свободных радикалов, что далее приводит к повреждению биологических структур (нуклеиновые кислоты, липиды, белки).

В заключение следует подчеркнуть, что выбор индикаторного вида, например, как в наших исследованиях одноклеточного организма (*Paramecium caudatum*) либо многоклеточного (*Cuprinus* и *Rattus*), который филогенетически репрезентативен для других важных видов в экосистеме, подверженной риску абиотических факторов, может продемонстрировать, как вещество, попадающее в окружающую среду, изменяет множество параметров — от поведения до физиологических функций живого организма.

Исследования проводились в рамках научного проекта государственного задания МГУ им. М. В. Ломоносова (тема № 121032500080–8).

Влияние беспокойства от охоты на проявление зрительной латерализации у гусей

**Каськова К. А., Каренина К. А.,
Гилев А. Н., Зайнагутдинова Э. М.**

*Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург*

Проявления межполушарной асимметрии в поведении (поведенческой латерализации) известны не только у человека, но и у животных самых разных систематических групп (Rogers et al. 2013). При разнообразных типах поведения животные проявляют различия в предпочтении использовать стороны тела, в том числе осматривать объект одним из глаз. Для птиц ключевым является зрительный анализатор. В результате неравнозначность зрительного восприятия стимулов с правой и левой стороны (зрительная латерализация) может играть важную роль. Такая специализация на преимущественном использовании для наблюдений одного глаза и одного из полушарий мозга, дает возможность эффективнее обрабатывать информацию, быстрее реагировать на внешние стимулы, одновременно осуществлять разные виды деятельности, координировать поведение в стае, успешнее избегать опасности (MacNeilage et al. 2009; Leliveld et al. 2013; Forrester and Todd 2018). Для успешного размножения особей ключевое значение имеет взаимодействие брачных партнёров. Для видов, у которых пары сохраняются в течение года, эффективное взаимодействие партнёров важно не только в период размножения, но и при рутинных видах поведения в течение всего годового цикла, особенно при высоком уровне внутривидовой конкуренции, который встречается у стайных видов, в том числе у гусей. Для выживаемости особей исключительно важна их способность отслеживать опасность. Охота представляет для птиц не только прямую опасность, но и является фактором беспокойства, который существенно меняет поведение животных, например, птицы избегают источника опасности, не могут кормиться в буферных зонах возле фактора беспокойства, получают доступ к ограниченному количеству ресурсов (Bellebaum and Kruckenberg 2009), тратят меньше времени на кормёжку (Riddington et al. 1996), сильнее конкурируют за ресурсы, что напрямую влияет на успешность размножения и выживание (Mainguy et al. 2002; Feret et al. 2005).

В нашем исследовании мы сосредоточили усилия на изучении влияния беспокойства от охоты на проявления зрительной латерализации

при взаимодействии моногамных партнёров в парах белолобых гусей *Anser albifrons* во время кормёжки на миграционной остановке. Гуси — моногамные птицы, у которых оба партнёра весь год проводят вместе, в большинстве случаев на расстоянии не более 2 м друг от друга (Black, Owen 1988). На миграционных остановках гуси интенсивно кормятся для восполнения запасов, кормление занимает большую часть времени суток. При этом особи в паре перемещаются совместно, и одна особь, как правило, следует за другой. Мы отслеживали положение ведомой птицы слева или справа от ведущей, при этом ведомая птица должна следить за ведущей правым или левым глазом.

Исследования поведения проводились в 2018–2021 гг. на миграционной остановке в пос. Алексала (Карелия). В ходе исследования применялись два метода наблюдения. При сканирующих наблюдениях для каждой пары один раз фиксировалось положение особей в паре, а именно каким глазом ведомая птица следила за ведущей. В 2018–2019 гг. была проведена запись положений 643 пар белолобых гусей. При фокальных наблюдениях в 2021 г. проводилась видеозапись кормёжки пары птиц до момента её скрытия из поля наблюдения или перехода от кормёжки к другим типам поведения. При анализе видео мы фиксировали, сколько времени ведомая птица следила за ведущей левым и правым глазом. К настоящему моменту проанализированы видеозаписи поведения 60 пар белолобых гусей.

Сканирующие наблюдения выявили, что при отсутствии беспокойства гуси предпочитают при следовании за партнёром держать его в поле зрения левого глаза (биномиальный тест, $z = 5.08$, $p < 0.001$ в 2018 г. и $z = 5.83$, $p < 0.001$ в 2019 г.). В ситуации беспокойства от охоты данное предпочтение проявлялось в один год исследования ($z = 3.41$, $p < 0.001$ в 2018 г.) и не проявлялось в другой год ($z = 0.78$, $p = 0.435$ в 2019 г.). При фокальных наблюдениях существенной латерализации выявить не удалось ($p > 0.05$, одновыборочный критерий Вилкоксона). Также не было обнаружено значимого влияния фактора охоты и того, ведущей или ведомой в паре была фокальная особь, ни на направление латерализации (линейная регрессия: $r^2 = 0.05$, $p = 0.586$), ни на степень её выраженности (линейная регрессия: $r^2 = 0.02$, $p = 0.883$).

Применение разных методик позволяет сравнить их результативность. В нашем исследовании данные по принятиям положения выявляют латерализацию, а данные по времени, проведённому в латеральном положении, — нет. Это может быть связано с большой дисперсией продолжительности временных интервалов следования справа или слева. Аналогичный результат

был получен нами при изучении беспокойства гусей на воде в период линьки (Zaynagutdinova et al., 2020), когда фокальные наблюдения за поведением птиц с записью одного полного акта следования ведомой птицей за ведущей не позволили выявить различий в продолжительности периода следования слева или справа. Похожий результат был получен также при изучении кормления жеребят: анализ частотного распределения позволил выявить наличие латерализации на индивидуальном уровне, а анализ продолжительности акта сосания не выявил различий (Komárková, Bartošová 2013).

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 22–24–00346 «Зрительная латерализация в моногамных отношениях птиц как индикатор антропогенного беспокойства»).

Исследование когнитивных способностей серых ворон при помощи нового типа протоорудийных задач

Кубенко К. Н., Смирнова А. А.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра высшей нервной деятельности, Москва*

Протоорудийными называют задачи, в которых орудие заранее совмещено с приманкой или прикреплено к ней. Такие виды задач наряду с орудийными задачами часто используют для исследования наглядно-действенного мышления животных и детей. В наиболее часто используемом варианте таких задач субъекту предъявляют на выбор две верёвки, к одной из которых прикреплена приманка. Врановые и попугаеобразные, в отличие от птиц с менее развитым мозгом и хищных млекопитающих, даже в сложных вариантах таких задач, в которых приманку размещают рядом с концом «пустой» нити, достоверно чаще выбирают нить, соединённую с приманкой, уже в первых 10–30 пробах. Это может свидетельствовать о понимании ими структуры этой задачи.

Особый тип протоорудийной задачи (подтягивание приманки при помощи выскальзывающей верёвки) используют в тестах, оценивающих способность животных к кооперации. В таких тестах для того, чтобы добыть приманку, надо одновременно с партнёром потянуть за оба конца веревки, пропущенной через петли на подносе с кормушками. Если же за верёвку тянет одно животное, то она выскальзывает из петель, и приманка остаётся недоступной. Перед тестом на кооперацию каждое животное обучают подтягивать поднос за два конца верёвки, но чему именно они при этом обучаются, на сегодняшний день остаётся неизвестным. При обсуждении результатов этих тестов возникает вопрос не только о преднамеренности кооперации, но и о понимании животными структуры этой протоорудийной задачи.

В связи с этим целью нашей работы было разработать комплекс протоорудийных задач на подтягивание приманки при помощи выскальзывающей нити и оценить способность серых ворон понимать их структуру.

Вначале мы отбирали ворон, которые могут справиться со сложным вариантом задачи на подтягивание приманки при помощи верёвки. Семи птицам вначале предъявляли одну верёвку с приманкой. После того как они 10 раз подтянули приманку, им предъявили две параллельные верёвки

(расположенные перпендикулярно переднему краю клетки), к одной из которых была привязана приманка. После того как птицы не менее 9 раз в 10 последовательных пробах выбирали верёвку с приманкой, им предлагали усложненный вариант этой задачи, в которой две верёвки располагали под углом 45° к переднему краю клетки таким образом, что приманка оказывалась напротив конца пустой верёвки. Пять из семи ворон справились с третьей задачей менее чем за 100 проб: для достижения критерия обученности им потребовалось 24, 44, 73, 77 и 79 проб.

Далее с этими пятью воронами провели первый тест на подтягивание приманки при помощи выскальзывающей верёвки с ограничителем. Приманку помещали в кормушку, которая была прикреплена к подносу. Через две петли на переднем крае подноса была пропущена верёвка, концы которой располагали параллельно друг другу. Рядом с одним из концов был привязан объект (ограничитель), который не давал верёвке выскользнуть из петель, но только в том случае, если птица тянула за другой конец верёвки. Для уменьшения влияния обучения на результат теста в каждой из 30 тестовых проб использовали новый объект (пуговицы, бусины и т.п.), который размещали на расстоянии 12 см, или 18 см от конца веревки. Ни одна из пяти птиц с этой задачей не справилась — доля выборов «правильного» конца верёвки не отличалась ($p > 0.05$) от случайного уровня (50%).

Поэтому далее мы обучали ворон решению этой задачи. Ограничителем служил завязанный на верёвке узел. Для достижения критерия обученности (9 успешных проб из 10 последовательных) птицам потребовалось 18, 38, 70, 80 и 95 проб. Далее с этими пятью птицами повторно провели тест с 30 типами ограничителей. Две вороны из пяти справились с этим тестом: доля правильных решений составила 70% ($n=30$; $p=0.08$) и 83.3% ($n=30$; $p=0.00003$).

Положительный результат в таком тесте не обязательно свидетельствует о понимании структуры задачи. Птицы могли обучиться выбирать конец верёвки без ограничителя, не понимая его роли и не отслеживая перемещение верёвки в петлях. Для оценки понимания птицами структуры задачи на подтягивание приманки при помощи выскальзывающей верёвки с тремя птицами был проведён тест с верёвкой без ограничителя — напротив птицы размещали два конца верёвки, пропущенной через крепежи в подносе. Добыть приманку в этой задаче можно было, только потянув за оба конца верёвки одновременно. Этот тест провели с тремя птицами, и ни одна из них с задачей не справилась — они тянули за один из концов верёвки, при этом верёвка выскальзывала из крепежа. С оставшимися двумя воронами работа продолжается в настоящее время.

Разработанный нами новый комплекс протоорудийных задач позволяет более точно оценить вклад обучения и мышления в решение подобных задач. Он может быть использован для сравнительного исследования наглядно-действенного мышления детей и животных разных видов. Кроме того, он позволит точнее оценить механизм решения задач на кооперацию.

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121032500080–8) и при поддержке Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского университета «Мозг, когнитивные системы, искусственный интеллект».

Применение метода сжатия данных для оценки сходства поведенческих паттернов разных видов грызунов и анализа возможных путей эволюции их охотничьего поведения

Левенец Я. В.¹, Новиковская А. А.¹,
Пантелеева С. Н.^{1,2}, Резникова Ж. И.^{1,3}

*¹Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН, Новосибирск*

*²Новосибирский государственный университет,
кафедра общей биологии и экологии ФЕН, Новосибирск*

*³Новосибирский государственный университет,
кафедра сравнительной психологии ИМПЗ, Новосибирск*

Поведенческие реакции животных изменчивы и пластичны, однако стереотипные последовательности действий служат критерием для различения видов часто столь же надёжным, как и морфологические признаки (Lorenz, 1950; Moon-Fanelli, 2011). Следует отметить, что поведенческие характеристики демонстрируют меньшую силу филогенетического сигнала, чем морфологические и молекулярно-генетические характеристики (Blomberg et al., 2003). Поэтому одной из основных проблем сравнительного изучения поведения животных является поиск надёжного инструмента для оценки сходства и различия моделей поведения внутри более или менее близкородственных таксонов. Классификация однотипных поведенческих последовательностей у разных видов может помочь выявить взаимосвязь между пластичностью поведения и эволюционными процессами.

Факультативное охотничье поведение у грызунов является хорошей моделью для сравнительного филогенетического анализа (Reznikova et al., 2017, 2022). Мы применили метод сжатия данных (Ryabko et al., 2013) для анализа охотничьего поведения разных видов грызунов, представленного в виде «текстов», в которых элементы поведения закодированы буквами. Метод сжатия данных основан на способности программ-архиваторов находить закономерности в любом «тексте» и делать это в рамках формального статистического анализа. Под закономерностями мы понимаем любую характеристику текста, которая делает его более предсказуемым, например, частоту появления букв и их последовательностей. Наблюдения показали, что способы охоты могут различаться у разных видов. Это касается порядка поведенческих элементов, а также характера начала атаки у разных видов (Reznikova et al., 2019).

Это означает, что, хотя разные виды грызунов демонстрируют одинаковую предсказуемость переходов между элементами внутри последовательностей, они, возможно, обладают разной структурой охотничьего поведения. Таким образом, возникла необходимость в новом инструменте для оценки различий между структурными особенностями этологических «текстов».

Новый метод, предназначенный для оценки гомогенности текстов и построения классификаций (Ryabko et al., 2017) отличается от других методов тем, что он в рамках математической статистики позволяет классифицировать поведенческие последовательности у разных видов, оценивая структурные характеристики этограмм в попарных сравнениях. В нашем случае такой подход позволяет количественно оценить степень структурного сходства поведенческих последовательностей у разных видов. Мы применили этот метод для оценки структурных различий между охотничьим поведением у девяти видов мелких млекопитающих с различными экологическими характеристиками и разными типами диеты. Для этого регистрировали охотничье поведение по отношению к подвижной добыче (мраморным тараканам) у восьми видов грызунов: 81 особи серой крысы *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769), 26 – полевой мыши *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), 53 – тувинской *Alticola tuvinicus* (Ognev, 1950) и 46 – узкочерепной полёвок *Lasiopodomys gregalis* (Pallas, 1779), 30 особей хомячков джунгарского *Phodopus sungorus* (Pallas, 1773), 19 – Кэмпбелла *P. campbelli* (Thomas, 1905), 13 – монгольского *Allocricetulus curtatus* (Allen, 1925) и 8 – Эверсманна *Al. evermanni* (Brandt, 1859); а также 11 особей обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Linnaeus, 1758) как эталона хищника. Полученные последовательности букв, кодирующих элементы поведения, сохранялись в отдельные для каждого вида текстовые файлы. Была проверена гипотеза о том, генерируются ли поведенческие последовательности разных видов как «тексты» одним источником или разными. Основная идея подхода состоит в том, чтобы объединить фрагменты поведенческой последовательности одного вида («текст X») с фрагментами другого («текст Y»), а затем сжать объединённые последовательности архиватором. Текстовые файлы, содержащие похожие последовательности, будут сжаты лучше. Таким образом, можно судить о степени структурного сходства поведения на уровне целостных поведенческих паттернов. На основе коэффициентов ассоциации, полученных при попарных сравнениях, мы построили новую классификацию типов охотничьего поведения грызунов.

Применение нового подхода позволило дать ответ на вопрос о различиях между структурными характеристиками охотничьего поведения

у исследованной группы видов (точный критерий Фишера, уровень значимости 0,05). В частности мы обнаружили, что поведенческие последовательности у обыкновенной бурозубки и тувинской полёвки отличаются между собой и от всех других видов. Отдельное положение насекомоядного — бурозубки — тривиальный результат. Однако то, что растительноядные тувинские полёвки, для которых ранее был показан высокий уровень успешности охоты (Panteleeva et al., 2020), демонстрируют отличную от других видов грызунов структуру охотничьего стереотипа, было обнаружено впервые. Особый интерес представляет отнесение четырёх видов хомячков в один кластер вместе с серой крысой. То, что все виды хомячков имеют черты сходства, подтверждает валидность метода. При этом именно поведенческие последовательности у серой крысы, монгольского хомячка и хомячка Эверсмана оказались наиболее сходны. Хотя хомячки и крысы филогенетически не близки, этот результат, возможно, связан с особыми способностями этих трёх видов манипулировать передними лапами при взаимодействии с добычей. Сходство между этими видами было ранее описано на поведенческом уровне (Levenets et al., 2019; Reznikova et al., 2019), однако только теперь мы находим количественное подтверждение этому. Таким образом, метод оценки гомогенности может служить полезным инструментом для сравнительного эволюционного анализа поведения.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (20-04-00072) и Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2021-2025 гг., проект № 122011800268-1.

Вокализация самок глухой кукушки в период миграции — эволюционный «груз» или прогрессивный признак?

Мещерягина С. Г.¹, Опаев А. С.²

¹*Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург*

²*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Вокализации самок у большинства видов Cuculiformes малоизучены (Payne 2005; Erritzøe et al. 2012). Для паразитических кукушек известно, что самки палеарктических видов производят во время репродуктивного сезона высокочастотные булькающие крики, в целом схожие по структуре между видами, но различающиеся по временным и частотным параметрам (Kim et al. 2017a). В репертуаре самок есть и другие типы акустических сигналов, но их структура и функциональное значение практически не изучены (Cramp 1985). В последнее время с особым интересом рассматриваются различные функции брачных криков, специфичных для пола (York and Davies 2017; Moskát et al. 2018; Tryjanowski et al. 2018; Xia et al. 2019; Deng et al. 2019b; Moskát and Hauber 2019, 2021, 2022; Esposito et al., 2021). При этом, в сущности, отсутствуют какие-либо исследования вокального поведения кукушек в период миграции. По-видимому, такой подход основывается на мнении, что видам, мигрирующим поодиночке (как, например, кукушки) и не защищающим участок на миграционной остановке, акустические коммуникации как будто и не нужны.

Нами сравнительно недавно описаны крики самок глухой кукушки (*Cuculus optatus* Gould 1845), которые (1) отличаются от её обычных вокализаций — булькающего крика, и напоминают рекламные песни самцов, (2) воспроизводятся только в период миграционной активности, на протяжении всей жизни начиная с первого года, (3) весьма редко фиксируются в природе (Meshcheryagina, Опаев 2021).

Возможное функциональное значение этой разновидности вокализации самок пока не находит правдоподобных объяснений. Мы предположили, что подобный самцу крик не может играть какой-либо роли в дистанционном поведении, так как он не используется в репродуктивный период, когда индивидуальные участки монополизированы больше всего. По этой же причине такие вокальные сигналы не могут быть применены для индивидуального

распознавания, и к тому же они встречаются лишь у небольшой части особей. Поскольку самцов обычно привлекают рекламные крики незнакомых конкурентов (Moskát et al. 2017, 2018), возможно, что и вне сезона размножения они способны проявлять интерес к подобной вокализации.

Возникает вопрос — это (1) некий эволюционный «груз», атавизм, или же (2) новый «молодой» («прогрессивный») признак. Предположение (1) выглядит логичным, поскольку у многих тропических кукушек вокализации самок сходны с криками самцов, а используются такие звуки чаще непаразитическими видами при дуэтном и хоровом пении (Tobias et al. 2016; Brumm and Goymann 2017). С другой стороны, в пользу предположения (2) говорит то, что эта необычная вокализация может способствовать либо взаимодействиям между разнополыми особями до размножения, либо собиранию отдыхающих групп в местах остановок («переклички»). Хотя обычно кукушки встречаются в одиночку на миграциях, известно, что они могут мигрировать рыхлыми группами, а иногда и коллективно кормиться на зимовках и в местах остановок (Cramp 1985; Payne 2005; Erritzøe et al. 2012).

Отряд Cuculiformes включает 63 вида облигатных и 2 вида факультативных гнездовых паразитов птиц, остальные 83 вида самостоятельно воспитывают потомство (Erritzøe et al. 2012; Gill et al. 2020). Предполагается, что гнездовой паразитизм может играть определённую роль в эволюции голоса у кукушек. Так, было показано, что среди представителей подсемейства Cuculinae межвидовые различия рекламных песен самцов больше у непаразитических видов, тогда как паразитические виды имели тенденцию к более простым и низкочастотным крикам (Kim et al. 2017). Одновременно с этим прослеживается связь между характером вокализации (хоровое и/или дуэтное пение / встречные ответные крики / отсутствие перекличек, дуэтов и хоров) и типом размножения (паразит / не паразит). Дуэты и хоры встречаются существенно чаще у непаразитических кукушек (45% от числа видов непаразитов по сравнению с 13% у паразитов), тогда как «переклички» характерны только для некоторых паразитических видов.

Чтобы ответить на поставленный вопрос, мы провели филогенетический анализ и реконструировали анцестральное состояние для двух признаков у представителей Cuculiformes — стратегии размножения и уровня участия самок в совместных с самцом вокализациях. Филогенетические деревья были построены с применением ресурса birdtree.org для 131 вида кукушек (50 гнездовые паразиты и 81 самостоятельно воспитывающие потомство, включая 2 вида факультативных паразитов). Данные об особенностях размножения и вокального поведения были взяты из справочной литературы

(Payne 2005; Erritzøe et al. 2012). Кроме того, для палеарктических кукушек использовали результаты собственных полевых наблюдений.

Оказалось, что общий предковый вид всех кукушек, скорее всего, (1) не был гнездовым паразитом (с вероятностью 99.9%) и (2) не имел перекличек/дуэтов/хоров (с вероятностью 88.2%). В процессе эволюции у многих непаразитических кукушек возникли дуэты и хоры, а у некоторых паразитических — переклички из специфичных для пола криков. Это обстоятельство отвергает гипотезу о том, что подобные самцу звуки самок глухой кукушки — атавизм, унаследованный от предка, у которого самки вокализировали наподобие самцов, участвуя с ними в дуэтах. Возможно, этот «молодой» признак того же порядка, что и «переклички». Ведь не исключено, что если мы видим некое редкое явление/признак/т.д., не имеющее очевидного функционального значения, то это может быть не атавизм, а наоборот, «возникновение» нового свойства, которое в дальнейшем может стать (или уже стало) для чего-то нужным.

Индивидуальные способности к пространственному обучению у птенцов озёрной чайки

Минина М. А.¹, Друзяка А. В.^{1,2}

*¹Институт систематики и экологии животных
СО РАН, Новосибирск*

*²Новосибирский государственный университет,
Новосибирск*

Индивидуальность животных, проявляющаяся в процессах сбора, обработки и использования информации, может играть важную адаптивную роль как на уровне особи, так и на уровне популяции. Когнитивные характеристики детёнышей потенциально очень пластичны и могут претерпевать значительные изменения при переходе к самостоятельному образу жизни или при вступлении в репродуктивный возраст. Поэтому изучение изменчивости и индивидуальной устойчивости когнитивных характеристик, в том числе на ранних стадиях онтогенеза, — актуальная задача эволюционной биологии. Птенцы колониальных чайковых птиц — удачный объект для изучения когнитивных способностей. Благодаря полувыводковому типу развития они достаточно рано обретают многие качества, присущие взрослым животным: свободу перемещений и возможность принятия самостоятельных решений, от которых может зависеть их выживание. Это позволяет предполагать у птенцов чаек высокую межиндивидуальную изменчивость как поведенческих, так и когнитивных характеристик. В качестве «сферы применения» когнитивных способностей нелётных чайчат в первую очередь стоит рассмотреть ситуации, где приходится ориентироваться в пространстве. При появлении в колонии хищника, птенцы прячутся в укрытиях, а после того, как угроза миновала — возвращаются на свои гнёзда, по пути рискуя стать жертвами внутривидовой агрессии. Известно, что для ориентирования птенцы чаек используют знакомые визуальные и звуковые стимулы. Однако мало известно о том, как скоро всё увиденное и услышанное птенцом становится полезной информацией, помогающей быстро и безошибочно найти родное гнездо или укрытие, и как сильно чайчата могут отличаться друг от друга по способностям к пространственному обучению.

Цель нашей работы — описать изменчивость способностей к пространственному обучению у свободноживущих птенцов озёрной чайки.

Задачи:

1) Обучить птенцов выходить из лабиринта, ориентируясь на определённые визуальные стимулы (жёлтые квадраты), подобрать критерий обучения и оценку обучаемости.

2) Оценить связь между обучаемостью и ранее известной устойчивой поведенческой характеристикой: реакцией птенцов на стрессирующую ситуацию.

3) Оценить межиндивидуальную изменчивость, а также временную и контекстную индивидуальную устойчивость обучаемости.

Предварительный этап работы, включавший частичное решение задач 1 и 2, мы проводили в 2021 году в колонии озёрной чайки в пойме реки Карасук, в Карасукском районе Новосибирской области. Из колонии, насчитывающей около 70 пар, было выбрано 20 гнёзд. Для облегчения отловов птенцов, на стадии насиживания гнёзда огородили плавучими загородками. Все птенцы были помечены алюминиевыми кольцами с индивидуальными номерами. Восемь птенцов было выбрано для проведения поведенческих экспериментов. В возрасте 13–17 дней каждый из них проходил оценку реакции на стрессирующую ситуацию в тесте «Закрытое поле». Стресс вызывала изоляция от привычного социального окружения. Установка для проведения теста, удалённая от колонии на расстояние 50 м, представляла собой огороженную акваторию 2х2 м с «островом» в центре. Птенца помещали на воду, рядом с «островом». Птенец некоторое время стремился выйти из установки и вернуться на родное гнездо, затем выбирался на сушу и, как правило, оставался там до конца эксперимента. Время, затраченное на попытки вернуться домой, мы использовали как оценку активности птенцов в стрессирующей ситуации. Ранее мы показали, что время выхода на сушу в тесте «Закрытое поле» — индивидуально устойчивая характеристика птенцов в возрасте от 13 дней. Через 1–2 дня после теста «Закрытое поле», с каждым из восьми птенцов проводили серию из пяти обучающих тестов в установке «лабиринт». Лабиринт располагался на воде так, что птенцы были вынуждены плавать в нём. От центрального отсека, куда птенец помещался в начале эксперимента, отходили 4 одинаковых извилистых коридора, один из которых имел выход в загородку с участком суши, на котором располагалась кормушка с едой. Остальные коридоры заканчивались тупиками. Коридор, ведущий к выходу, был маркирован жёлтыми квадратами. Чтобы исключить привыкание к внешним ориентирам, положение выхода относительно сторон света произвольно меняли от теста к тесту. Шестой, контрольный, тест, проводился так же, как остальные, но без маркировки.

Время, затраченное птенцами на прохождение лабиринта, уменьшалось от первого теста к пятому ($F(1,21) = 5.437$; $p=0.030$; $\beta = -0.434$). Время, затраченное на прохождение лабиринта после обучения, но без маркировки, не отличалось от времени первичного прохождения лабиринта с маркировкой ($F(1,30) = 0.000$; $p=0.999$). Индивидуальный наклон линейной связи между длиной пути в лабиринте и номером теста отрицательно коррелировал с активностью в «Закрытом поле» ($R = -0.793$, $p=0.019$). Другими словами, активные птенцы обучались быстрее.

Наш метод позволяет обучать птенцов озёрной чайки использованию визуальных ориентиров в поисках выхода из лабиринта. Связь обучаемости птенцов с одной из устойчивых поведенческих характеристик — реакцией на стресс, можно расценивать как предпосылку высокой межиндивидуальной изменчивости выбранной когнитивной характеристики. На следующем, более масштабном, этапе работы, запланированном на май-июнь 2022 года, мы увеличим количество обучающих прогонов до 8–10. Это даст возможность использовать выход из лабиринта по кратчайшему маркированному пути в течение двух последовательных тестов как критерий обучения. В результате мы получим более надёжную количественную оценку обучаемости птенцов и сможем оценить межиндивидуальную изменчивость, а также временную и контекстную индивидуальную устойчивость этой когнитивной характеристики.

**Термобиологические предпосылки
возникновения социальности у рептилий
на примере ящериц рода
Darevskia (Reptilia: Lacertidae)**

Николаев О. Д.¹, Ирышков Е. С.¹, Галоян Э. А.²

*¹Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва*

*²Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Социальность у позвоночных животных, в основном у птиц и млекопитающих, возникала многократно (Emlen, Wrege, 1988; Gilbert, 2009; Zitterbard et al., 2011). Среди рептилий также известны примеры социальности, связанной с защитой от хищников (Lanham, 2001), поиском пищи (Dinetz, 2017), образованием семейных групп (Davis et al., 2010), а также терморегуляцией (Shan et al., 2003). Кооперация для поддержания оптимальной температуры тела известна у многих животных (Gilbert, 2009), но может быть особенно важна для эктотермов, поскольку они не могут поддерживать температуру тела за счёт метаболических процессов.

Наша работа направлена на проверку гипотезы о роли терморегуляционного поведения в эволюции социальности рептилий на примере ящериц рода *Darevskia*. В процессе изучения данных ящериц было неоднократно замечено, что особи во время баскинга могут долгое время лежать совместно в физическом контакте (Галоян, 2010). Мы полагаем, что группирование может позволить ящерицам не перегреваться до состояния теплового шока, а при недостатке тепла эффективнее сохранять оптимальную температуру тела и дольше поддерживать суточную активность, чем одиночные особи. Мы предположили, что исследуемые ящерицы могут кооперироваться для поддержания температуры тела близкой к оптимуму. Если эта гипотеза верна, можно ожидать, что ящерицы в группах будут остывать медленнее, чем одиночные особи, а группы будут формироваться чаще и окажутся более устойчивыми при температурах окружающей среды, далёких от оптимальных.

Для проверки гипотезы в лабораторных условиях мы сравнили температуры тела одиночных и кооперирующихся ящериц во время остывания. В течение 40–90 минут после выключения ламп накаливания в террариумах измеряли температуру поверхности тела ящериц и температуру субстрата

тепловизором, температуру воздуха на высоте 1 см над субстратом — термопарой, фиксировали число особей в группе. Было выявлено, что остывающие вместе ящерицы сохраняли температуру эффективнее, чем одиночные (GLM, bootstrapping, биномиальный тест, $p < 0.001$). Таким образом, мы полагаем, что совместное остывание может быть одной из возможных причин возникновения социальности у рептилий.

**Охота скальных полёвок
на подвижных насекомых
как поведенческая адаптация**

Новиковская А. А.^{1,2}, Пантелеева С. Н.^{1,3}, Левенец Я. В.¹,
Резникова Ж. И.^{1,3}, Литвинов Ю. Н.¹, Лопатина Н. В.¹

¹Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН, Новосибирск

²Новосибирский государственный педагогический университет,
кафедра биологии и экологии, Новосибирск

³Новосибирский национальный исследовательский
государственный университет, кафедра
сравнительной психологии, Новосибирск

Скальные полёвки *Alticola* — эндемичный род грызунов, распространённый в горно-степных ландшафтах Центральной и Северо-Восточной Азии. Ареал многих видов и подвигов фрагментирован, а поведение изучено слабо. Эти зверьки заселяют регионы со скудной растительностью, а их приуроченность к специфическим элементам ландшафта — разрушенным останцам, скальным выходам и россыпям камней, — ограничивает возможность расширения их ареала. Поэтому по мере голоценового сокращения площади горных степей ареал скальных полёвок значительно уменьшился, и в настоящее время они заселяют лишь немногочисленные рефугиумы (Абрамов и др., 2022).

Ограниченная среда обитания со скудными пищевыми ресурсами привела к ряду физиологических и поведенческих адаптаций скальных полёвок; последние связаны с пространственной организацией популяций, социальным поведением и способами добывания корма. В отличие от эвритопных видов грызунов, стенотопные скальные полёвки живут немногочисленными колониями, поддерживая стабильно низкую численность своих популяций, отличаются невысокими темпами размножения и поздним половым созреванием (Абрамов и др., 2022). Поскольку вегетативный сезон в местах обитания полёвок недолгий, зверьки сразу после появления свежей растительности начинают интенсивно запасать зелёный корм, при этом детёныши проявляют такое поведение, начиная с возраста 30–35 дней (Лопатина и др., 2017). Помимо растительности, скальные полёвки, видимо, запасают и животные корма: в запасах ольхонской полёвки неоднократно обнаруживали хитин жуков и прямокрылых (Литвинов,

1982). До недавнего времени не было ни прямых свидетельств запасаания полёвками беспозвоночных, ни данных об их поведении по отношению к потенциальной добыче.

Проведённые нами лабораторные эксперименты показали, что скальные полёвки трёх видов — ольхонская *A. olchonensis* (104 особи), плоскочерепная *A. strelzowi* (52 особи) и тувинская *A. tuvinicus* (52 особи), — способны эффективно охотиться на подвижных беспозвоночных. По частоте проявляемого охотничьего поведения (в среднем охотились 72,8% зверьков) скальные полёвки существенно не различались и при этом оказались удивительно успешными охотниками. По сравнению с ранее исследованной зеленоядной узкочерепной полёвкой (*Lasiopodomys gregalis*), успешность охот которой составляла 27%, успешность охоты скальных полёвок намного выше и сходна с показателями охоты всеядных грызунов (например, серой крысы — 61,9%) и специализированного насекомоядного — обыкновенной бурозубки (62,3%) (Пантелеева и др., 2020; Reznikova et al., 2019). Наиболее успешным охотником оказалась ольхонская полёвка (75,4% успешных охот); у тувинской и плоскочерепной полёвок эти показатели составляют 52,2% и 58,8% соответственно. У части животных, не имевших ранее опыта охоты, охотничье поведение проявлялось полностью при первом предъявлении добычи и далее не совершенствовалось, что указывает на его врождённый характер.

Были зафиксированы множественные попытки охотящихся полёвок «складировать» пойманных насекомых, относя их в угол арены, опуская на пол и «прикапывая» там; ранее ни у одного из видов грызунов такое поведение отмечено не было. Наиболее часто «складировали» насекомых тувинские полёвки (13 из 52 протестированных животных), у ольхонских и плоскочерепных полёвок отмечены лишь единичные случаи. «Складирование» можно рассматривать как элемент запасающего поведения, не относящийся к охоте и «вклинивающийся» в охотничий стереотип, причём это «вклинивание» носит в значительной степени видоспецифический характер.

Проведённые эксперименты показали, что, в сравнении с ранее исследованными видами грызунов, зеленоядные скальные полёвки стоят в ряду наиболее успешных охотников на подвижных насекомых. Их поведение можно сравнить с поведением специализированных хищных грызунов, таких как кузнечиковые хомячки рода *Onychomys* (Langley, 2021). При этом, в отличие от хищных хомячков, обладающих рядом морфологических и физиологических адаптаций к охоте (Rowe et al., 2013), скальные полёвки проявляют адаптации поведенческие. Можно предположить, что обитание

в засушливых биотопах со скудной растительностью привело к возникновению эффективного охотничьего поведения, позволяющего зверькам использовать насекомых как дополнительный пищевой ресурс.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (20–04–00072) и Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2021–2025 гг. (грант 122011800268–1).

Фрагментирование поведенческих паттернов как один из возможных механизмов эволюции поведения

Пантелеева С. Н.^{1,2}, Резникова Ж. И.^{1,2},
Левенец Я. В.¹, Новиковская А. А.^{1,3}

¹Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН, Новосибирск

²Новосибирский национальный исследовательский
государственный университет, Новосибирск

³Новосибирский государственный педагогический
университет, Новосибирск

Поведение многих видов животных представляет собой комбинацию поведенческих моделей, основанных как на врождённых паттернах, так и на гибких, включающих когнитивные составляющие. Охотничье поведение сочетает разные компоненты, некоторые из которых могут включать обучение. Наши недавние исследования выявили факультативное охотничье поведение по отношению к живым насекомым у зеленоядных и зерноядных грызунов, которое по эффективности и лаконичности оказалось сопоставимым с охотой специализированного насекомоядного хищника — обыкновенной бурозубки (Reznikova et al., 2019, 2022; Panteleeva et al., 2020). На основе экспериментальной модели взаимодействия грызунов с добычей мы исследуем соотношение гибких и фиксированных фрагментов врождённых паттернов у грызунов и их возможную роль в эволюции видоспецифического охотничьего поведения.

Эксперименты проводились в лаборатории на девяти видах грызунов с различным типом питания и образом жизни. Использованы 61 монгольская песчанка *Meriones unguiculatus*, 21 жирнохвостая песчанка *Pachyuromys duprasi*, 22 восточноевропейские полёвки *Microtus levis*, 46 узкочерепных полёвок *Lasiopodomys gregalis*, 28 джунгарских хомячков *Phodopus sungorus*, 19 хомячков Кэмпбелла *Ph. Campbelli* и три вида скальных полёвок рода *Alticola*: 52 тувинские полёвки *A. tuvinicus*, 104 ольхонские полёвки *A. olchonensis*, 52 плоскочерепные полёвки *A. Strelzowi*. Каждого зверька помещали на пластиковую арену (30×30×35 см) индивидуально, с интервалами между сеансами 1–2 дня. Количество тестирований каждого животного варьировало от 3 до 10 у разных видов и зависело от степени выраженности охотничьего поведения. В каждом опыте добыча (мраморный таракан

Nauphoeta cinerea) помещалась на арену через 5 мин. после грызуна. Если животное охотилось, ему последовательно давали ещё двух насекомых. В случаях неудачной охоты наблюдение длилось 10 минут. Всего было получено 3374 видеозаписи охотничьего поведения грызунов общей продолжительностью 381 час. Обработку видео проводили с замедлением в 5–25 раз в программе Observer XT 12.5 (Noldus Information Technology). Мы исследовали внутривидовую изменчивость охотничьего поведения грызунов по следующим признакам: 1) выраженность и степень успешности охотничьего поведения; 2) способ начала атаки: захват добычи зубами или лапами; 3) количество неудачных попыток нападения на добычу до её поимки.

Проявление охотничьего поведения у разных видов варьировало: от 33,3% «охотников» у джунгарских хомяков до 67,3% у тувинских полевок и 95,2% у жирнохвостых песчанок. У некоторых особей первая охота заканчивалась поимкой добычи, т.е. они сразу демонстрировали охотничье поведение в полном объёме: от 8% у восточноевропейской полевки и 11% у хомячка Кэмпбелла до 80% у ольхонской полёвки. Способы взаимодействия с добычей также различались. Мы обнаружили два способа, которыми животные начинают атаку: укус и захват лапами. Полёвки вели себя наиболее консервативно, начиная с укуса, и лишь изредка пытались (безуспешно) схватить насекомое передними лапами. Наибольшую вариабельность в способах начала атак в успешных и неуспешных охотах демонстрировали песчанки и хомячки: они атаковали насекомых и зубами, и лапами. При этом песчанки хватали добычу лапами значительно чаще (в 89% случаев монгольская и 87% жирнохвостая), чем хомячки (в 32% и 68% случаев для хомячка Кэмпбелла и джунгарского соответственно). При этом у хомячков атаки, начинающиеся с захвата лапами, но не включающие действия зубами, всегда неудачны.

Выявлена существенная изменчивость числа неудачных атак, предшествующих захвату добычи. У 63% особей монгольских и 33% жирнохвостых песчанок первая атака уже была успешной. Песчанки могли атаковать добычу и тут же схватить её; остальные виды допускали хотя бы одну неудачную атаку перед успешной. Эта особенность объясняется тем, что песчанки могут ловить добычу только лапами без помощи челюстей, тогда как полёвкам и хомячкам необходимо выполнять два действия — хватать насекомое зубами и лапами. Вероятность неудачи в этом случае выше, чем при использовании только одного действия.

Таким образом, полёвки демонстрируют более примитивную схему охотничьего паттерна: приближение к потенциальной жертве, её укус,

а затем захват и манипулирование. У песчанок и хомячков «подвижным» фрагментом охотничьего стереотипа оказалась пара элементов «захват зубами» и «захват лапами». Мы предполагаем, что в основе дивергенции и специализации хищнического поведения грызунов может лежать естественная фрагментация исходных схем охоты, т.е. утрата или рекомбинация тех или иных элементов поведения.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (20-04-00072) и Программ ФНИ государственных академий наук на 2021–2030 гг. (грант 122011800268–1)

Селекция мышей на успешность решения теста на «неисчезаемость»

Перепёлкина О. В., Полетаева И. И.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, Москва*

Экспериментальные свидетельства генетического контроля процессов пластичности ЦНС многочисленны. В частности, есть примеры успешной селекции лабораторных грызунов на высокие и низкие показатели обучаемости, однако селекционных экспериментов на высокие и низкие индексы решения животными элементарных логических задач, не требующих предварительного научения, практически не проводилось. Ранее нами была сделана попытка селекции мышей генетически гетерогенной популяции на успешность решения теста на экстраполяцию направления движения стимула, исчезнувшего из поля зрения. В первых поколениях этого селекционного эксперимента доля успешных решений теста повысилась по сравнению с исходным уровнем, однако позднее, начиная с F8, ответ на отбор стал неустойчивым. В то же время мыши селектированной линии тех же поколений успешно решали более простой по своей структуре тест на поиск входа в укрытие (puzzle-box), причём мыши селектированной линии решали его достоверно более успешно, чем контроль. На основе популяции мышей этой селектированной линии была начата селекция на успешность решения теста puzzle-box (является тестом на неисчезаемость, object permanence), с выведением, соответственно, линии «плюс», и на не-успех решения этого теста (линия «минус»). Тест построен на «оборонительной мотивации» животного — его стремления уйти в тёмное, комфортное отделение экспериментальной камеры из её ярко освещённой части через углубленный в пол «лаз». Использовали укороченный вариант теста puzzle-box, предложенного ранее М. Голсуорси. В первой пробе теста лаз открыт для прохода, а в следующих — блокирован либо стружкой, насыпанной вровень с полом, либо «пробкой» (из картона и пластика), которую мышь может вытащить. Критериями отбора в «плюс» направлении было быстрое решение теста, когда вход в лаз был закрыт пробкой, а критерием для отбора в «минус» направлении было не-решение двух этапов теста с пробкой. Результат селекции на успех и не-успех решения теста был чётко выражен на протяжении 5 поколений, причём мыши «плюс» линии были более успешными и в тесте на гипонеофагию (реакция на новую пищу в новой обстановке). Были

также выявлены межлинейные различия в доле мышей, обнаруживших более короткий латентный период (ЛП) решения этапа второго предъявления «пробки» по сравнению с ЛП при первом её предъявлении, что трактуется как более чётко выраженное проявление краткосрочной памяти в решении теста. В ходе решения этапов теста с «пробкой» специально фиксировались реакции животных — попытки проникнуть в тёмное отделение камеры, когда мыши пытались сдвигать или приподнимать пробку. У мышей линии «плюс» такие попытки в большинстве случаев кончались отодвиганием пробки или выниманием её из лаза, тогда как у мышей «минус» линии эти попытки в большей части случаев были безуспешными. Иными словами, можно предположить, что мышам обеих линий (ведущих происхождение от мышей линии, селектированной на решение теста на экстраполяцию) присуще улавливание правила «неисчезаемости», но реализация решения такого теста выражена у них по-разному. Это заставляет предположить, что результатом селекции явились межлинейные различия в «исполнительной функции», т.е. в способности животных успешно реализовать решение задачи.

Работа поддержана грантом РФФИ № 20–015–00287, Госпрограммой Московского государственного университета № No.121032500080–8 и Междисциплинарной научной и образовательной школой Московского университета «Мозг, когнитивные системы и искусственный интеллект».

Неофилия как возможная поведенческая адаптация, позволяющая расширять пищевой спектр: экспериментальные исследования на примере когтистой песчанки (*Meriones unguiculatus*)

Петрова Е. М.¹, Пантелеева С. Н.^{1,2},
Новиковская А. А.^{1,3}, Резникова Ж. И.^{1,2}

¹Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН, Новосибирск

²Новосибирский национальный исследовательский государственный
университет, Новосибирск

³Новосибирский государственный педагогический университет,
кафедра биологии и экологии, Новосибирск

Неофилия и, напротив, неophobia определяются тем, в какой степени животные предпочитают стимулы различной новизны. Тесты неотических предпочтений позволяют оценивать, как животное реагирует на пространственные изменения и новые объекты. Реакция на новизну, наряду с решением элементарных логических задач и способностью к научению основана на свойстве пластичности ЦНС (Перепелкина и др., 2019). Интерес или стремление к новизне могут быть связаны со способностью животных замечать мельчайшие изменения в окружающей среде (Reznikova et al., 2019) и адаптироваться к меняющимся условиям. Есть предположение, что неофилия связана с когнитивными способностями (Lee, Thornton, 2021). Изменчивость охотничьего поведения у грызунов с разными типами питания является хорошей моделью для исследования разнообразия поведенческих адаптаций (Reznikova et al., 2019, 2022). Мы проверяли гипотезу о связи между охотничьим поведением и неофилией у когтистой песчанки *Meriones unguiculatus*.

На первом этапе мы выявляли изменчивость охотничьего поведения с помощью экспериментальной схемы, ставшей стандартной (Левенец и др., 2016; Reznikova et al., 2019). Животных (6 ♀, 2 ♂) по одному помещали в прозрачную пластиковую арену размером 30×30×35 см. В качестве подвижной добычи предлагали нимф мраморного таракана (*Nauphoeta cinerea*) со средней длиной тела 2 см. Поведение зверьков на арене фиксировали с помощью видеокамеры Sony Handycam DCR-SR68. С каждой особью сделали по 10 тестов, в которых отмечали количество охот (когда

животное замечало и преследовало добычу) и количество успешных охот (когда животное повреждало или поедало добычу).

Все 8 животных за время эксперимента охотились хотя бы один раз, но как количество охот (от 1 до 10 за 10 тестов), так и доля успешных охот существенно варьировали. В основном те, кто охотился часто, были более успешными охотниками, но, например, один самец охотился лишь 4 раза, и 3 из них были успешны. На основании полученных данных мы выявили более и менее успешных охотников, и это дало возможность оценить связь между неофилией и охотничьей деятельностью.

Тесты неотических предпочтений проводили в Т-образном лабиринте. Стартовая камера была отделена от рукавов непрозрачной перегородкой. В рукавах лабиринта размещали контрастные чёрно-белые изображения геометрических фигур, форм, животных, узоров и т.д. В одном рукаве изображение не менялось в течение всей серии тестов, и оно считалось знакомым. В другом рукаве в каждом тесте было новое изображение. На привыкание к арене песчанкам давалось по 5 минут, в это время животное находилось в стартовой камере, отделённой от рукавов лабиринта перегородкой. Затем перегородку убирали, и выбором считали «заход» в рукав. Если песчанка отказывалась выбирать, тест прекращали спустя 10 минут. С каждой особью проводили по 2–3 теста в день, ежедневно или через день в течение шести недель. Всего было проведено 2 серии тестов. В первой серии одна и та же, знакомая для животного картинка, располагалась в левом рукаве, а в правом изображение каждый раз меняли. Во второй серии тестов знакомое изображение размещали в правом рукаве, а новое изображение всегда было слева. Вторая серия тестов была необходима, чтобы исключить выбор по принципу «справа–слева», не зависящий от того, знакомое или новое изображение находится в рукаве. Перед каждым тестом лабиринт поворачивали на 90° по часовой стрелке, чтобы исключить использование зверьками внешних ориентиров. В ходе исследования были обнаружены 2 особи с явно выраженным предпочтением правой или левой стороны. Они были исключены из исследования.

В каждой серии с каждой песчанкой было сделано примерно по 30 тестов. В результате мы отметили умеренную вариабельность отношения к новизне исследуемых животных: были как особи, значительно чаще выбирающие новое изображение, так и те, которые предпочитали знакомое. Иногда зверьки и вовсе отказывались от выбора. Но часть животных выбирала знакомое и новое изображение с одинаковой частотой. Доля выборов нового (от всех выборов) варьировала от 0,4 до 0,67.

Мы выявили значимую положительную корреляцию между параметрами «доля выборов нового» и «доля успешных охот»: коэффициент корреляции Пирсона (r) = 0,9, что при объёме выборки $n = 6$ больше критического значения ($r_{\text{крит}} = 0,81$). Эти результаты, хотя и полученные пока на ограниченном материале, позволяют предполагать, что неофилия чаще проявляется у хороших охотников и может рассматриваться как одна из поведенческих адаптаций, позволяющая песчанкам расширять спектр питания.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (20-04-00072) и Программ ФНИ государственных академий наук на 2021–2030 гг. (грант 122011800268–1).

Потенциал элиминации особей для управления популяциями бурого медведя

Пучковский С. В.

Удмуртский государственный университет, Ижевск

Известно, что охота на бурого медведя (*Ursus arctos*) проводится избирательно, вследствие чего некоторые характеристики в промысловой пробе и в популяциях могут заметно различаться. Однако нет достаточной ясности в ответе на вопрос: могут ли изменённые вследствие охоты количественные показатели со временем стать нормой для последующих поколений эксплуатируемых популяций? Цель сообщения — обсуждение примеров элиминации особей и её значения для будущих состояний популяций на основе материалов, полученных в результате охоты и вынужденного отстрела, проводимых в популяциях бурого медведя.

По соотношению полов при рождении и его возрастной динамике медведи подобны большинству других млекопитающих (Теплов, 1954; Большаков, Кубанцев, 1984; Бекетов, 2002). Самцы бурого медведя значительно преобладают в промысловой пробе (Кривохижин, Дунишенко, 1987; Данилов, 2017), их регистрируется больше в гонных группах (Смирнов, 2017; Пучковский, 2018); среди отстрелянных шатунов отмечаются почти исключительно взрослые самцы (Медведи..., 1993; Смирнов, 2017; Пучковский и др., 2019). В составе расселяющихся молодых особей обычно тоже преобладают самцы (Kojola et al., 2003; Вайсфельд и др., 2008; Groff et al., 2020). Широкое распространение спортивной охоты, где целью является добыча крупного трофея, ведёт, как правило, к избирательному отстрелу самцов. На ООПТ или в популяциях с другим (чем в России) режимом эксплуатации может складываться иная ситуация. Вот результаты мониторинга возрождающейся в Альпах Северной Италии популяции бурого медведя (Groff et al., 2020), в которой с 2002 по 2019 гг. численность взрослых особей возросла с 8 до 66. Охоты на медведей этой популяции не было, во всех возрастных группах численно преобладали самки. Наиболее очевидная причина возрастания доли самок — выселение молодых самцов, что было установлено методом дистанционного слежения. В Швеции численность бурого медведя во второй половине прошлого столетия возросла, практикуется охота, по существующим в стране правилам её избирательность по полу сравнительно невелика (Frank et al., 2017). Так, в промысловой пробе за 1990–2015 гг. лишь незначительно преобладают самцы (0,55:0,45).

Итак, в популяциях бурого медведя количественное соотношение полов может быть отличаться в разных ситуациях. Однако в каждом новом поколении воспроизводится типичное для популяции, примерно равное соотношение полов, что обусловлено хромосомным определением пола, свойственным млекопитающим (Орлов, Булатова, 1983). Элиминация, осуществляемая с преимущественным добыванием самцов, не приводит к сдвигу во вторичном соотношении полов в популяциях бурого медведя.

Следствием избирательной охоты является некоторое омоложение и снижение весовых показателей эксплуатируемых популяций (Миддендорф, 1851). Аналогичные факты были отмечены многими авторами. В популяциях бурого медведя, эксплуатируемых в режиме интенсивного отстрела, особей с явными признаками старения может не быть вовсе (Glenn, 1980; Krofel et al., 2012). Высказано опасение, что элиминация трофейно наиболее ценных особей бурого медведя может проявиться в ухудшении генофонда популяций (Смирнов, 2017; Степаненко, 2020). Однако материалы по трофейной охоте на бурого медведя, культивируемой на Камчатке, пока не дают оснований для таких предположений, которые нуждаются в подтверждении с использованием генетических методов (Валенцев и др., 2006; Филь, 2006). Из обзорных публикаций также следует, что в популяциях бурого медведя, обитающих в Европе (в пределах России и за рубежом), отмечавшееся прежде омоложение и измельчание особей оказалось при снижении пресса охоты обратимым (Пажетнов, 1990; Данилов, 2017; Пучковский, 2021).

Отстрел шатунов есть вынужденная мера по обеспечению безопасности населения (Формозов, 1976; Смирнов, 2017), представляющая собой часть регулирующего отстрела. Такие звери, как правило, не ложатся в берлоги и обречены на неизбежную гибель, среди них преобладают самцы. Шатуны уже никому не передадут своих генов и ни с кем не поделятся навыками из своего жизненного опыта, поэтому для популяций бурого медведя отстрел шатунов ни селективного, ни обучающего значения иметь не может. И в случае гибели шатунов по естественным причинам, и при их отстреле информация на тему «как нужно относиться к человеку» не будет распространяться в популяции: ни с помощью наследственности, ни через обучение. Избавление от шатунов в конкретный год ничего не прибавит к усилению реакции страха перед человеком в последующих поколениях бурого медведя местных популяций (Пучковский, 2021).

Охота на берлоге рекомендуется некоторыми авторами (Пажетнов, 2016; Смирнов, 2017) как средство поддержания у бурого медведя страха перед человеком. Обращаю внимание на высокую результативность хорошо

организованной охоты на берлоге (Ширинский-Шихматов, 1900; Зырянов, 2006; Пажетнов, 2016) и сошлюсь на мнение А. С. Северцова и А. В. Шубкиной (2014): «Низкая успешность охоты сочетается с очень высокой избирательностью». Цитируемые авторы пришли к такому выводу в результате исследований успешности охоты с борзыми и отстрелом сайгака (*Saiga tatarica*) и зайца русака (*Lepus europeus*). В. С. Пажетнов (2016) считает, что наиболее высокий уровень беспокойства зверя человеком, в сравнении с преследованием в другие сезоны, имеет именно охота на берлоге, что и способно формировать (поддерживать), по мысли автора рекомендации, высокий уровень страха у медведей. Оценивать селективное значение можно, только сравнивая выживших и не выживших зверей. Отстреляны на берлоге будут вполне благополучные медведи; на мой взгляд, такая «селекция» лишит этих зверей возможности оставить именно своё потомство тоже с задатками благополучия. Полагаю, что охоты с меньшей успешностью отстрела (на овсах, на приваде и др.) окажутся полезнее для управления поведением медведей (Пучковский, 2021).

Человек-скотовод уже многие сотни лет был вынужден противостоять крупным хищникам, которые могут наносить ущерб — иногда очень значительный — животноводству. Практика истребления крупных хищников, которые убивали домашних животных (скотинники), вполне себя оправдывала (Воронцов, 2001; Чашухин, 2012; Кудактин, 2015). Управляемый отстрел конфликтных медведей широко применяется во многих странах мира. Об избирательном отстреле медведей-скотинников (чаще это взрослые самцы) пишут авторы публикаций о популяциях разных регионов России (Медведи..., 1993). Сообщается о двух эпизодах успешной элиминации скотинников в Туруханском районе Красноярского края (Завацкий, 1993, с. 259–260). После отстрела нападения на скот прекратились на несколько лет, по прошествии которых скотинники вновь стали появляться, то есть результат кратковременного воздействия на популяцию обнаружил обратимость.

Роль «личности» в эусоциальных сообществах

Резникова Ж. И.

*Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН (ИСиЭЖ СО РАН), Новосибирск
Новосибирский государственный университет*

«Личность» (personality) в эволюционной биологии и этологии — это поведенческий фенотип: сохранение у особей устойчивого сочетания таких свойств как смелость, подвижность, агрессивность, исследовательская активность, когнитивные способности. Мета-анализ обширной литературы показал, что 10% вариабельности поведенческих элементов приходится на долю проявлений индивидуальности (Bell et al., 2009). Исследованию personality у животных посвящено множество работ, выполненных на большом разнообразии таксонов. Интересным направлением является исследование проявления поведенческого синдрома у социальных видов — в сообществах (Croft et al. 2009; Weinstein and Capitanio, 2012) и колониях (Groothuis, Trillmich, 2011; Минина, 2018). Особое место среди общественных животных занимают эусоциальные виды и семи-социальные, характеризующиеся совместным выращиванием потомства и разделением репродуктивных функций между размножающейся «элитой» и не размножающимися помощниками. У эусоциальных видов такое разделение является необратимым и основано на кастовой структуре сообщества, у семи-социальных видов оно менее жёсткое. У позвоночных животных проявление personality изучено у некоторых семи-социальных видов, например, у сурикат (Pacheco, 2017), но эусоциальные позвоночные, такие как голые землекопы, насколько мне известно, не исследованы в этом плане.

У общественных насекомых исследования поведения особей в сообществах проводились, главным образом, на примере перепончатокрылых, и лишь единичные работы посвящены термитам (Turner, 2011). Множество работ посвящено персональным свойствам, проявляющимся на уровне семьи как результирующей действий членов сообщества. «Личностные» качества индивидуумов до сих пор почти не изучались. Эти свойства особенно ярко проявляются в контексте решения важной жизненной задачи — поиска и транспортировки пищи. У медоносных пчёл, с их «языком танца», функции разведчиц являются временными и являются прерогативой особей с определённым сочетанием поведенческих черт (Ratnieks and Shackleton,

2015). То же относится к большинству видов муравьёв, и в докладе представляется новая классификация типов фуражировки, основанная на индивидуальных свойствах разведчиков (обзор: Reznikova, 2020). У многих видов разведчик, обнаружив источник пищи, оставляет на пути к гнезду пахучий след и направляет по нему фуражиров. Каждый может участвовать в фуражировке и как разведчик, и как мобилизуемый. Значительно меньшее число видов обладает системой мобилизации, опирающейся на взаимодействие лидеров и небольших «временных коллективов». Свойствами лидеров обладают лишь особи, имеющие склонность к такой деятельности, но их роль не постоянна. Система, основанная на действиях «интеллектуальной элиты» — лидеров-разведчиков, была описана впервые и проявляется лишь у высоко социальных видов, в частности, у рыжих лесных муравьёв (Reznikova, 2021). Эта система основана на глубокой когнитивной специализации особей в семье. Разведчики взаимодействуют с постоянными по составу рабочими группами фуражиров и передают им точную информацию о координатах цели. Об эффективности сложной системы коммуникации и когнитивной специализации в семьях рыжих лесных муравьёв говорит биологический прогресс *Formica s.str.*: они распространены во всей бореальной зоне и являются одной из самых многочисленных групп наземных насекомых.

Кооперация беременных самок живородящих ящериц *Zootoca vivipara*

Сопилко Н. Г.^{1,2}, Галоян Э. А.^{1,2}

¹Биологический факультет МГУ
им. М. В. Ломоносова, Москва

²Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

Некоторые ящерицы и змеи размножаются яйцеживорождением: развитие зародышей в таком случае полностью происходит в половых путях самки. Живорождение независимо возникало у рептилий более сотни раз. (Pyron & Burbrink, 2014) Считается, что такой вид размножения является адаптацией к холодному климату: самка контролирует терморегуляцию своей кладки, до нужного срока удерживая её в половых путях. Эффективное нагревание кладки ускоряет процесс развития эмбрионов, поэтому живорождение получает преимущество в холодном климате. (Shine & Bull, 1979). Однако постоянное нахождение самки на открытых солнечных участках сопряжено с опасностью быть пойманной хищником. Обезопасить себя самки могут, объединившись в группы — так проще вовремя заметить хищника и скрыться от него.

Согласно теории эгоистичного гена, отбор поддерживает группы, состоящие из родственников (Fisher, 1937). Несмотря на широкое распространение живорождения у рептилий, до сих пор мало что известно про достоверность такого предположения: есть небольшое количество работ, посвящённых групповому нагреванию. Например, группирование беременных самок по степени родства показана для рода *Crotalus* (Clark R. W. et al., 2012). Чтобы найти более убедительные доказательства, необходимо исследовать этот вопрос на других живородящих видах рептилий, например, на живородящей ящерице *Zootoca vivipara*.

За полевые сезоны 2020 и 2022 гг. собран материал о структуре и частоте образования самками *Z. vivipara* групп для совместного нагрева. По нашим данным, самки группируются только в период инкубации, а состав их групп постоянен. Это единственное время в году, когда особи живородящей ящерицы хоть как-то кооперируют друг с другом: весной у самок маленькие, неперекрывающиеся друг с другом индивидуальные участки (1–3 м²), а самцы обходят огромные площади (до 50 м²) в поисках самок. После сезона размножения ящерицы продолжают вести одиночный образ

жизни, и только в момент инкубации яиц самки выходят на постоянные места баскинга, объединяясь в небольшие группы. После родов самки уходят в траву и более не встречаются друг с другом.

Раннее возмужание и инфантильность у жеребцов одичавших лошадей

Спасская Н. Н.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Научно-исследовательский
Зоологический музей, Москва*

Популяция одичавших лошадей о. Водный (Государственный природный биосферный заповедник «Ростовский») формирует естественную социальную структуру без антропогенного вмешательства в этот процесс. По результатам исследований в 2010–2021 гг. были собраны сведения о 84 жеребцах популяции, судьба 67 из них отслеживалась с момента их рождения.

Взросление жеребцов, помимо полового созревания, включает два важных события: а) расселение из семейной группы и переход в группу холостяков; б) образование собственной семейной группы.

Причиной расселения из семейной группы принято считать устранение конкуренции между гаремным жеребцом и подростками жеребчиками, которые начинают активную демонстрацию полового поведения. Обычно расселение происходит на втором-третьем году жизни. В исследованной популяции этот процесс был зарегистрирован для 65 жеребцов. В среднем возраст расселения составил 2,5 года: в 2 и в 3 года ушли из семьи 36 и 21 особей (соответственно 55,4% и 32,3%), 6 особей — в 4 года (9,3%) и по одному животному в 1 год и в 5 лет (по 1,5%). Таким образом, диапазон индивидуального возраста расселения оказался растянутым (1–5 лет). Подавляющее большинство животных уходило без каких-либо агрессивных реакций со стороны взрослых членов группы. Целенаправленное стремление гаремного жеребца выгнать молодого из группы наблюдалось редко: несколько раз это относилось к «задержавшимся» 4–5-летним; в одном случае — когда 2-летний жеребчик после временного пребывания в холостяцкой группе вернулся в семью. Выявление факторов, которые могли повлиять на значительный разброс в индивидуальном возрасте расселяющихся молодых жеребцов, показало следующее.

Более ранний уход из семьи мог быть спровоцирован распадом гаремной группы. Таких ситуаций в исследованной популяции было зафиксировано 8. Действительно, из таких групп жеребчики уходили в более раннем возрасте (в среднем в 2 года), чем из стабильных и длительно

существующих групп (в среднем в 2,6 лет), но различия оказываются не достоверны (использовали t-критерий).

Размер социальной группы не влияет на возраст расселения, хотя жеребчики 3–5 лет чаще расселяются из более крупных групп (10–15 особей), однако корреляционные связи были крайне слабыми (здесь и далее использовали коэффициент корреляции Кенделла). В ряде гаремов расселение происходило несколько позже, чем в среднем по популяции: в группе 10м4 в среднем в 2,7 лет ($n=3$), в 10м11 — в 2,8 ($n=6$), 10м3–2,9 ($n=8$), в 10м1 — в 3,4 ($n=7$). При этом время существования этих групп, индивидуальный возраст и иерархический статус гаремных жеребцов были сходными.

На возраст расселения жеребчиков, как оказалось, не влияет наличие в семейной группе компаньонов для игр — сверстников, особей на 1 год старше или младше, возраст и, соответственно, в определённой степени иерархический ранг матери. Корреляция была положительная и крайне слабая только с наличием младших жеребят у матери в момент расселения. При гибели матери или смене ею социальной группы до момента расселения жеребчика возраст его ухода незначительно отличался от общепопуляционного (в среднем 2,2 года).

Было зафиксировано 8 случаев, когда из семейных групп фактически одновременно уходили по 2–4 жеребчика: 4 пары и тройка были одного возраста; пара, тройка и четвёрка животных были разного возраста (максимум 3-х смежных лет). Групповой уход оказался положительно, но крайне слабо скоррелирован с возрастом расселения, с количеством сверстников и старших партнёров по играм.

Интересно, что с 2012 г. по 2015 г. средний возраст ушедших жеребчиков постепенно рос (с 2 лет до 3,2 лет), а в 2016–2021 гг. колебался в пределах 2,3–2,4 года (исключение составил только 2019 г. — 2 года). Вероятным кажется влияние на эту динамику мероприятий по регуляции численности.

Второе важное событие — когда жеребец теряет статус холостяка и становится гаремным. После периода физического возмужания и обучения в холостяцкой группе жеребцы могут создать собственную семью либо самостоятельно, либо в составе смешанной (многосамцовой) группы.

За период 2012–2021 гг. всего 37 жеребцов участвовали в образовании новых социальных групп. 24 жеребца возглавили гаремные группы в возрасте от 4 до 11 лет (в среднем в 6,1 лет), двое из них делали такие попытки два и три раза. 20 жеребцов принимали участие в образовании смешанных групп (2014–2018 гг.), их возраст в среднем был 3,9 лет (диапазон 2–5 лет), а восемь из них впоследствии стали главами гаремных групп. Различия

между возрастaми жеребцов при образовании гаремных и смешанных групп достоверны.

Только два раза 4-летние холостяки рискнули самостоятельно образовать гаремную группу, но их семейное счастье не сложилось. Из семи 5-летних жеребцов, которые добились успеха, только у одного это получилось с первого раза, у троих перед этим уже был опыт пребывания в смешанной группе, а ещё трое свои гаремы смогли удержать лишь непродолжительное время (от нескольких месяцев до года). Таким образом, сила и опыт для таких предприятий появляются у животных примерно к 6 годам. Именно этим, видимо, и объясняется, что в более раннем возрасте в попытках отбить кобыл объединяют свои усилия часто несколько холостяков.

Количество жеребцов в смешанных группах составляло 2 ($n=6$), 4 ($n=1$) и 6 ($n=1$) особей. Пары жеребцов были чаще одинакового возраста или погодками, в более многочисленных группах только один жеребец был 5-летним, а остальные — младше (2–4 года). Образование смешанных групп происходило обычно так: холостяки отбивали из гаремных групп одну и несколько кобыл с потомством или без (4 случая присоединения холостяков к уже существующей гаремной группе с превращением её в смешанную здесь не учитывались). Смешанные группы, как правило, не столь стабильные образования, как гаремные, и через 1–1,5 года они распадалась естественным образом.

Какой-то четкой динамики в изменении возраста жеребцов при образовании ими социальных групп по годам не прослеживается. Только в 2018 г. этот показатель для смешанных групп оказался чуть ниже, чем в предыдущие годы (3,5 года вместо 4–4,5), но это объясняется наличием нескольких «малолетних» жеребцов в одной из групп.

На основе описанного выше, подчеркнём, что уход жеребцов из семейной группы и образование ими собственного гарема происходят в разном возрасте. Это процессы, как выяснилось, слабо зависят от внешних факторов и подвержены значительной индивидуальной изменчивости: можно выделить как рано созревших, так и более инфантильных животных. При этом не выявлено связи между возрастом расселения и возрастом, когда жеребцы образуют семейную группу. Период пребывания в холостяцкой группе оказывается чрезвычайно важным для жеребца: здесь происходит его возмужание и накопление социального опыта, которые впоследствии обеспечивают ему успешность руководства семейной группой и конкурентноспособность в межгрупповой иерархии.

Воздействие стресса на изменение поведения

Трапезов О. В.^{1,2}, Некрасова М. А.^{1,3},
Степанова М. А.^{1,3}, Сысоева Е. А.³

¹Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

²Новосибирский государственный университет,
Институт философии и права, Новосибирск

³Новосибирский государственный аграрный университет,
Новосибирск

Стрессу, его физиологическим механизмам и последствиям посвящена огромная литература. Однако до сих пор ещё не исследованы эволюционно-генетические аспекты этой проблемы. Между тем, мы с уверенностью можем говорить о том, что они значительны. Усиление давления стресса, как показывают специальные исследования на животных, ведёт к значительной дифференциации генетических параметров популяции, то есть к тому, что в этих условиях резко возрастает доля наследственного разнообразия в отношении целого ряда важных признаков, не проявляющихся в нормальных условиях существования животных. Это означает, что стресс как бы обнажает скрытые до того (то есть в условиях нормы) пласты наследственной изменчивости и включает в сферу действия отбора признаки и функции, наследственное разнообразие которых ранее маскировалось действием средовых факторов (Беляев, 1979). В настоящем сообщении излагаются некоторые материалы экспериментальных исследований роли стресса в генетической дифференциации американских норок (*Nevison vison*), когда стрессирующим агентом являются экстремальные кормовые условия.

Разные генотипы норок — гомозиготные по мутациям окраски (*a/a; h/h; a/a p/p*), стандарт (+/+), гетерозиготные по мутациям окраски (*a/+; h/+; a/+ p/+*) подвергались кормовому стрессу в период подготовки к сезону размножения (январь, февраль), гон (март), беременность. Контрольные животные кормились по рекомендуемым нормам. Подопытные животные получали корм в объёме 60% от уровня кормления контрольных. С момента щенения подопытные животные получали корм *ad libitum*.

Хронические стрессовые условия привели к снижению плодовитости в подопытных группах по сравнению с контролем. А самое главное, потомство, развивавшееся в пренатальный период в условиях хронического стресса матерей, характеризовалось высокой долей особей с доместикационным поведением. Так, если в контроле доля особей с агрессивным

поведением составляло 17%, с реакцией страха — 79%, ручных — 4%, то в условиях стресса: агрессивных — 6%, с реакцией страха — 39%, ручных — 55% соответственно. Причём среди гомозиготных форм (*a/a*; *h/h*; *a/a p/p*) сдвиг в сторону ручного поведения был достоверно больше, чем у стандарта (+/+) и гетерозигот (*a/+*; *h/+*; *a/+ p/+*). Механизм этих процессов остаётся невыясненным. У стрессированных родителей могли появляться эпигенетические изменения, передающиеся потомкам, что может обуславливать эти изменения.

Ясно, что кормовой стресс не мог не затронуть основные механизмы клеточной и геномной регуляции. Д. К. Беляев назвал такой отбор дестабилизирующим вследствие того, что он связан с дестабилизацией функции регуляторных систем организма и гомеостаза. Именно такой эффект характерен для стрессовых реакций, поэтому Д. К. Беляев рассматривал domestикацию, особенно начальные её этапы, как состояние стресса: «В условиях domestикации отбор приобрёл дестабилизирующий эффект именно потому, что domestизируемые виды столкнулись с целым комплексом принципиально новых стрессирующих (и отбирающих) факторов, главным из которых был, конечно, сам человек». В таком случае можно говорить о двух вероятных источниках их появления: либо это мутации, возникающие *de novo* в процессе стрессирования, либо это результат регуляторных изменений и связанного с этим изменения экспрессии генов (молчащих или «спящих» генов — по выражению Д. К. Беляева) (Беляев, 1979).

К вопросу о восприятии собакой естественного языка человека

Эвер А. А.¹, Феоктистова Н. Ю.²

¹ *Институт проблем передачи информации
им. А. А. Харкевича РАН, Москва*

² *Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Собаки часто упоминаются как уникальный объект для моделирования эволюционных процессов в области социальных когнитивных функций. Длительная коэволюция позволила собакам достичь значительных успехов в понимании коммуникативных сигналов человека. Этой теме посвящено множество работ, однако нас будет интересовать одно из наименее изученных на данный момент: восприятие собаками естественного языка человека (звучащей речи). При этом в фокусе внимания будет не отдельный уровень или аспект языка, а восприятие звучащей речи как таковой.

На данный момент проблеме восприятия естественного языка человека другими видами посвящено относительно немного работ, и всего несколько из них относится к собакам. Тем не менее, даже малое количество исследований позволило получить значимые результаты, позволяющие сформировать фундаментальные представления о восприятии собаками человеческой речи.

Так, было показано, что собаки способны без предварительного обучения отличать язык от не-языка (при этом отличие будет значимым не только для родного, но и для иностранного языка, с которым собака прежде не сталкивалась; кроме того, наличие индивидуальных речевых особенностей говорящего не оказывает значимого влияния на результаты), отличать родной язык от иностранного, при этом различий в восприятии родного и иностранного не-языка не наблюдается, чем больше отличие между языком и не-языком, тем выше различие в ответной реакции на данные стимулы.

Было показано также, что данные способности собак зависят от нейроцефалического индекса (отношения ширины мозга к его длине — чем длиннее морда собаки, тем меньше нейроцефалический индекс) и возраста собак. При этом с возрастом успешность собак в данных задачах растёт, что говорит о роли научения в приобретении данной способности.

Описанные выше исследования рассматривают и механизмы обработки человеческой речи собаками и приходят к выводу, что процесс такой обработки сходен с человеческим: так, сегментные единицы языка (линейные единицы — звуки, слоги, слова, фразы) обрабатываются левым полушарием, а супraseгментные (нелинейные единицы — просодические: ударение, интонация) — правым. С помощью метода фМРТ были определены и конкретные области мозга, вовлечённые в процесс восприятия речи.

Кроме того, был исследован феномен речи, обращённой к собакам (по аналогии с речью, обращённой к детям, такая речь обладает специфическими характеристиками и акустически отличается от речи, обращённой ко взрослым; некоторые исследователи объединяют эти лингвистические феномены, используя термин «речь, обращённая к детям и животным»). Речь, обращённая к детям и животным, характеризуется более высоким тоном и специфической просодикой (интонацией, ударением).

Было показано, что собаки не только отличают речь, обращённую к собакам, от речи, обращённой ко взрослым, но и предпочитают её, в то время как значимых различий между реакцией на речь, обращённую к собакам и обращённую к детям, выявлено не было. Несущественным параметром при предпочтении речи, обращённой к детям и животным, оказалась высота тона, тогда как просодические характеристики оказались ключевым фактором для формирования предпочтений.

Стоит также отметить, что ранее у собак было показано предпочтение коммуникативного стимула не коммуникативному.

Подводя итог сказанному выше, можно сделать вывод о том, что:

1. При восприятии звучащей речи для собак характерна спонтанная генерализация (генерализация без предварительного обучения) при отнесении стимула к категориям «язык» и «не-язык»; успешность данной генерализации зависит от сохранности паттернов спектрально-темпоральной организации языка (в противовес частотным характеристикам и иным индивидуальным особенностям речи).

2. В основе формирования представлений о степени коммуникативности сигнала лежит статистическое обучение (обучение, основанное на частоте предъявлений) и ассоциативное обучение (обучение, основанное на совместном предъявлении стимулов).

3. Иерархия категорий такова: отнесение к категории языка или не-языка, отнесение языкового стимула к коммуникативному или не коммуникативному.

Филогения и филогеография

Закономерности эволюции холодноводных видов севера Европы: ускорение молекулярной эволюции при заселении региона и филогенетическая иммобилизация в рефугиумах

Артамонова В. С.¹, Болотов Н. И.², Боровикова Е. А.³,
Винарский М. В.⁴, Махров А. А.^{1,4},
Рольский А. Ю.⁵, Спицын В. М.²

¹*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

²*Федеральный исследовательский центр комплексного
изучения Арктики им. академика Н. П. Лаверова
Уральского отделения РАН, Архангельск*

³*Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН, пос. Борок*

⁴*Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург*

⁵*Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО»
(«ПИНРО» им. Н. М. Книповича), Мурманск*

Пути заселения севера Европы холодноводными видами, называемыми иногда ледниковыми реликтами, обсуждаются в научной литературе с середины XIX века. При этом во второй половине XX века большинство исследователей концентрировали своё внимание на событиях, связанных с отступлением последнего ледника около 10 тысяч лет назад, и почти не обсуждали происходившее в более ранние геологические эпохи. В последние годы нашим коллективом проведены интенсивные фаунистические и филогеографические исследования гидробионтов севера Евразии, подтвердившие существование целого ряда рефугиумов, которые были населены холодноводными видами и внутривидовыми формами задолго до последнего оледенения. Такие рефугиумы были найдены на территории Фенноскандии, а также в бассейнах рек Онега и Волга, на Новой Земле и на западном Таймыре.

Анализ собственных и литературных данных позволил нам выдвинуть и обосновать гипотезу о нескольких волнах вселения холодноводных видов

на север Европы, причём первая из них пришла на эти территории, судя по всему, ещё в миоцене или плиоцене, из бассейна Паратетиса или связанных с ним гигантских миоценовых озёр на юге континента. Три последующие волны вселения — в плиоцене, плейстоцене и голоцене — обогатили север Европы видами, происходящими из Западной Сибири, где на протяжении миллионов лет существовал большой водоём с меняющимся уровнем, варьирующим термальным и солевым режимом (Сибирское море-озеро). При этом встречный поток вселенцев (из Европы в Азию) был значительно слабее.

Воссозданная нами картина неоднократных, масштабных и успешных вселений холодноводной фауны из Азии в Европу при относительно небольшом потоке видов, расселяющихся в противоположном направлении, заставляет задуматься о некоторых фундаментальных вопросах. В частности, почему практически все холодноводные европейские виды имеют более или менее отдалённых родственников в горах или тундрах Азии? Почему европейские по происхождению холодноводные виды так редко проникали в Сибирь (например, в тёплый послеледниковый период)? Причём следует отметить, что все эти тенденции характерны не только для гидробионтов (Межжерин и др., 2009), хотя именно на примере водных организмов они проявляются особенно отчётливо.

Успех первой волны вселения в Европу из Азии (из бассейна Паратетиса) отчасти можно объяснить тем, что подъём Скандинавии занял длительное время, и только к концу олигоцена она соединилась с остальной Европой (Gibbard, Lewin, 2016); поэтому виды-пришельцы не имели конкурентов на её территории. Однако последующие волны также были вполне успешными, причём в некоторых случаях (ряпушка *Coregonus albula* и девятиглая колюшка *Pungitius pungitius*) вселенцы второй волны активно вытесняли потомков первой волны.

Ключом к решению проблемы может быть отмеченная нами ранее (Боровикова, Махров, 2014) и подтверждающаяся в ходе настоящей работы тенденция: чем меньше приледниковый рефугиум, тем меньшую территорию способны заселить выходцы из этого рефугиума после отступления ледника. Мы полагаем, что это может быть связано с более или менее однородными условиями обитания внутри такого рефугиума: стабильность условий на протяжении длительного времени ведёт к сужению адаптивного потенциала у дочерних форм обитателей рефугиумов. Но тогда успех вселенцев (особенно гидробионтов), проникавших в Европу с территории Западной Сибири, связан, по всей видимости, с огромными размерами Сибирского моря-озера и разнообразием условий в различных его частях.

Результаты наших исследований показывают, что в условиях очень крупных и длительно существующих водоёмов с переменным солевым и температурным режимом, а также колебаниями уровня в Паратетисе, гигантских миоценовых озёрах Европы и Сибирском море-озере, возникают таксоны (как правило, в ранге рода), представителей которых характеризует высокое фенотипическое разнообразие (внутри некоторых родов можно встретить даже полные «гомологические ряды» признаков). Такие группы видов обладают высоким адаптивным потенциалом, причём в значительной степени за счёт высокой фенотипической пластичности. Примерами могут служить рода пресноводных рыб *Salmo* (благородные лососи), *Lota* (налимы), *Coregonus* (сиги). В качестве дополнительных примеров следует упомянуть пресноводных моллюсков *Radix* (s. str.), *Ampullaceana* (прудовики) и †*Valenciennius* (вымершие гигантские колпачковидные прудовики Паратетиса).

При вселении в новые для них регионы (в частности, на север Европы) эти рода давали начало видам и внутривидовым формам с пониженным фенотипическим разнообразием, но хорошо адаптирующимся к новым условиям путём быстрой молекулярной эволюции. Это явление отмечено нами у балтийского прудовика *Ampullaceana balthica* (Bolotov et al., 2017), атлантического лосося *Salmo salar* (Артамонова и др., 2020a), трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Артамонова и др., 2020b) и ряпушки (Borovikova, Artamonova, 2021).

Характерно, что в периоды длительных похолоданий — «ледниковые периоды» — обитатели водоёмов севера Европы выживали в ограниченных по площади рефугиумах, где происходил процесс филогенетической иммобилизации (термин И. И. Шмальгаузена), то есть потери обитателями таких рефугиумов адаптивного и эволюционного потенциала. В качестве иллюстрации можно привести жилую форму арктического гольца *Salvelinus alpinus*, которая почти полностью утратила способность адаптироваться к обитанию в солёной воде (Eliassen et al., 1998). Подобная иммобилизация часто приводит к тому, что популяции, сохранившиеся в небольших рефугиумах, уступают по конкурентоспособности представителям новой волны вселенцев из местообитаний с большим разнообразием экологических ниш.

Данная работа подготовлена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант 19-14-00066/P).

**Филогенетический анализ семейства
Lissorchiidae Magath, 1917 (Trematoda: Digenea)
с характеристикой новых видов
юга Дальнего Востока России**

Атопкин Д. М.^{1,2}, Ивашко Я. И.^{1,2}

¹Федеральный научный центр биоразнообразия
наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток

²Дальневосточный федеральный университет,
кафедра клеточной биологии и генетики
Институт Мирового океана, Владивосток

Методом терминирующего синтеза на основе полимеразной цепной реакции с использованием флуоресцентно меченых дидезоксинуклеотидов (Sanger et al., 1977) получены нуклеотидные последовательности фрагмента гена 28S рРНК для трематод родов *Asymphylogadora* и *Asymphylootrema* (Lissorchiidae), собранных от карася *Carassius auratus* (мариты) и брюхоногих моллюсков *Boreolona* spp, *Parafossarulus* spp. и *Stephanoprora* spp. (метацеркарии) из нескольких водоёмов Приморского края юга Дальнего Востока России. На основе этих данных оценён уровень генетической дифференциации и реконструированы филогенетические связи изучаемых трематод внутри семейства Lissorchiidae и использованием данных Международного генного банка.

В результате установлено, что трематоды, впервые идентифицированные на юге Дальнего Востока России как *Asymphylogadora* (*Parasymphylogadora*) *japonica* и *A. (P.) markewitschi* с описанием жизненных циклов (Беспрованых, 2005), дифференцируются на две высоко поддерживаемые клады в терминальной части дерева; значение генетических дистанций между ними составило $2.34 \pm 0.52\%$.

Трематоды, отмеченные как *Asymphylogadora* sp. от *C. auratus* из оз. Магдыковое и р. Арсеньевка, сформировали сестринскую кладу по отношению к *A. (P.) japonica* и *A. (P.) markewitschi* и отличались от обоих видов на $2.29 \pm 0.48\%$ и $1.59 \pm 0.41\%$ соответственно.

Трематоды от *C. auratus* из оз. Магдыковое, отличающиеся от *A. (P.) japonica* и *A. (P.) markewitschi* более развитой ротовой присоской, также формировали отдельную кладу, базальную по отношению к [*A. (P.) japonica* / *A. (P.) markewitschi*] / *Asymphylogadora* spp.; диапазон значений p — дистанций составил от 8.9 ± 1.01 до $9.3 \pm 1.01\%$.

Прогенетические формы трематод *Asymphylogadora* spp. от моллюсков *Stephanoprora* оказались в одной кладе с *Asymphylogadora progenetica* и *A. perccotti*; уровень дифференциации этой клады с *A. japonica* и *A. markewitschi* варьировал в пределах от 11.9 ± 1.14 – $12.8 \pm 1.19\%$, соответственно. Трематоды *Asymphylostrema macrocetabulum* оказались наиболее близки к трематодам рода *Lissorchis*, уровень дифференциации составил $6.4 \pm 0.76\%$.

Анализ полученных результатов указывает на наличие как минимум четырёх симпатричных видов рода *Asymphylogadora* на юге Дальнего Востока России, использующих моллюсков *Boreolona* spp. и *Parafossarulus* spp. в качестве первых промежуточных хозяев и *Carassius auratus* в качестве окончательного. Межвидовой уровень дифференциации для этих трематод по данным частичного секвенирования 28S рДНК на данный момент характеризуется чрезвычайно широким диапазоном значений p — дистанций (от $1.59 \pm 0.41\%$ до $9.3 \pm 1.01\%$), что, вероятно, требует дальнейшей корректировки.

Прогенетические трематоды из настоящего исследования, а также *A. progenetica* и *A. perccotti*, исходя из полученных данных, не принадлежат к роду *Asymphylogadora*; окончательная таксономическая интерпретация генетической дифференциации трематод из «прогенетической клады» с *A. japonica* и *A. markewitschi* на данный момент затруднительна ввиду отсутствия однозначных критериев.

Полученные результаты позволяют предположить, что прогенетические Lissorchiidae представляют собой промежуточную филогенетическую линию среди представителей семейства. Наличие в терминальной части «прогенетической клады» вида *A. perccotti*, для которого прогенез не был отмечен (Besprozvannykh et al., 2012), указывает на плезиоморфную природу прогенеза у трематод данной филогенетической линии. Для окончательных выводов требуются дополнительные исследования.

Авторы выражают глубокую признательность д.б.н. В. В. Беспрозванных за любезно предоставленный материал. Работа поддержана Российским научным фондом, проект № 22–24–00896.

**Устойчивость трёхиглой колюшки
(*Gasterosteus aculeatus*) как вида на протяжении
30 миллионов лет, за которые она обогнула земной шар:
данные палеонтологии и филогеографии**

Бардуков Н. В.¹, Махров А. А.^{1,2}, Артамонова В. С.¹

¹*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

²*Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург*

Трёхиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus*) — уникальный вид рыб с огромным амфибореальным ареалом. Популяции трёхиглой колюшки встречаются в Северном полушарии в бассейнах Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Характерно, что при этом образование морфологически различных форм происходит у данного вида значительно быстрее, чем у большинства других видов, и в разных частях ареала существуют генетически родственные популяции, обладающие различными морфологическими признаками.

Для выяснения филогенетических взаимоотношений географически удалённых популяций трёхиглой колюшки нами проанализированы собственные и депонированные в Международную базу данных GenBank другими исследователями последовательности двух митохондриальных генов — *COI* (205 последовательностей) и *cyt-b* (310 последовательностей). На основании полиморфизма этих последовательностей были построены медианные сети гаплотипов, что позволило понять, в каком порядке происходил процесс генетической дифференциации существующих ныне филогенетических линий *G. aculeatus*, определить место происхождения вида и пути его расселения по ареалу.

Были получены следующие результаты. Вне зависимости от исследуемого гена, на медианных сетях присутствовали два крупных филогенетических кластера, которые разделяло большое количество нуклеотидных замен — более древний и однородный Тихоокеанский кластер и Евро-Североамериканский кластер. Все существующие филогенетические линии, за исключением тихоокеанской, относились ко второму кластеру.

Сопоставление медианных сетей с реконструкциями палеогеографической обстановки в различные периоды истории Земли позволило сделать вывод, что трёхиглая колюшка возникла как вид в бассейне Тихого океана

(что подтверждают и палеонтологические находки возрастом 18 млн лет в этом регионе) и проникла в Европу южным путём, расселяясь по системе водоёмов, существовавших в олигоцене–миоцене. Основным из этих водоёмов был океан Паратетис (существовал 34–5 млн лет назад). Долгий период существования части популяций трёхиглой колюшки в Паратетисе позволил накопить значительное число нуклеотидных замен в мтДНК (14 в *COI* и 31 в *cyt-b*). Разделение современных филогенетических линий, относящихся к Евро-Североамериканскому кластеру происходило в Паратетисе в районах современного Чёрного (черноморская линия, средиземноморская группа) и Северного (трансатлантическая линия, американская линия и европейская группа) морей.

Для 205 представителей трёхиглой колюшки выполнено сравнение аминокислотной последовательности гена *COI*. Традиционно последовательность этого гена используется для баркодинга с целью определения видовой принадлежности, и ранее для лососеобразных нами было показано, что внутри вида вариации аминокислотной последовательности *COI* встречаются крайне редко, а полноценные виды отделены друг от друга не менее чем одной аминокислотной заменой, характерной для всех представителей вида. При тестировании трёхиглой колюшки обнаружилось практически полное отсутствие аминокислотных замен (было обнаружено всего 3 особи, последовательности *COI* для которых отличались на одну аминокислоту). Это позволяет сделать вывод о сохранении видовой идентичности у представителей трёхиглой колюшки на всём протяжении огромного амфибо-реального ареала, несмотря на активное формообразование.

Примечательно, что представители филогенетически удалённых линий способны образовывать смешанные популяции. Так, смешанные популяции встречаются на азиатском побережье Тихого океана: в составе некоторых из них обнаруживаются как представители тихоокеанского кластера, так и американской линии, зародившейся в Паратетисе, обогнувшей Гренландию с востока и проникшей на тихоокеанское побережье Северной Америки через Арктику (подтверждено палеонтологическими находками возрастом около 2–2,5 млн лет на северном побережье Гренландии). Смешанные популяции, куда входят представители более филогенетически близких линий (трансатлантической и европейских) отмечены как на американском, так и на европейском побережье Атлантического океана, причём особенно часто они встречаются в бассейне Белого моря. Таким образом, отсутствие репродуктивного барьера между представителями трёхиглой колюшки, относящимися к филогенетически удалённым линиям, наглядно демонстрирует,

что обогнув Земной шар за период около 30 млн лет своего существования как вида, *G. aculeatus* сохранила свою видовую идентичность, что уже само по себе уникально. Механизмы, способствовавшие сохранению трёхиглой колючки как вида на протяжении столь длительного промежутка времени, ещё предстоит изучить.

Работа выполнена в рамках гранта Российского научного фонда № 19-14-00092.

Изменчивость головок сперматозоидов в эволюции мышовок (*Sicista*, *Dipodoidea*, *Rodentia*) как отражение генетических реконструкций в филогении рода

Баскевич М. И.

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Род *Sicista* Gray, 1827 мышовки, населяющий горные и равнинные ландшафты Палеарктики от Скандинавии до Сахалина и от низовий Печоры до Сычуани и Кашмира (Шенброт и др., 1995), в соответствии с современными, представленными в сводках и обзорах взглядами, включает 14–17 видов (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005; Баскевич, 2016; Holden et al., 2017). Несмотря на устойчивый интерес к роду *Sicista* и значительный прогресс в его изучении, некоторые вопросы таксономии и филогении таксона продолжают уточняться. В частности, объём и структура выделенных в его составе групп: *subtilis*, *betulina*, *concolor*, *tianschanica*, *caucasica* (Соколов, Ковальская, 1990) оцениваются неоднозначно (Kovalskaya et al., 2011; Баскевич, 2016; Cserkesz et al., 2015; 2019; Baskevich et al., 2018; Rusin et al., 2018; Lebedev et al., 2019; 2021; и др.). Противоречивые суждения вызывает не только таксономический статус ряда форм мышовок, но и положение многих видов в системе рода *Sicista*: тяньшанской *S. tianschanica*, длиннохвостой *S. caudata*, серой *S. pseudonapaea*, алтайской *S. napaea*, одноцветной *S. concolor* мышовок (Воронцов, Малыгина, 1973; Павлинов и др., 1995; Zhang et al., 2013; Pisano et al., 2015; Баскевич, 2016; Cserkesz et al., 2019; Lebedev et al., 2019; 2021). В построении естественной системы рода *Sicista* мышовок на разных этапах изучения использовали различные признаки: особенности окраски и размеры экстерьерных показателей (см. Ellermann, Morrison-Scott, 1951), структуры *glans penis* самцов (Vinogradov, 1925; Огнев, 1948), специфику кариотипа (Соколов и др., 1981, 1986, 1986а, 1989, Соколов, Баскевич, 1988; Kovalskaya et al., 2011), молекулярные маркеры (Cserkesz et al., 2015; 2019; Lebedev et al., 2019; 2021). При этом форма и размеры головок сперматозоидов у представителей рода имели ограниченное применение и использовались исключительно в уточнении некоторых таксономических вопросов (Соколов и др., 1982; Баскевич, 1988; Baskevich, 1996), оставляя без внимания как связь этих признаков с эволюцией рода, так и закономерности и тенденции формирования их изменчивости.

Нами проведён сравнительный анализ формы и размеров головок сперматозоидов у 13 видов и кариоформ рода *Sicista*: *S. caudata*, *S. terskeica*, *S. betulina*, *S. strandi*, *S. pseudonapaea*, *S. napaea*, *S. subtilis severtzovi*, *S. nordmanni*, *S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica* ($2n=42$), *S. kazbegica* ($2n=40$), *S. armenica*. Для всех изученных видов мышовок характерна видо-специфическая удлинённо-овальная форма головки. Наименее удлинённая головка отмечена у *S. terskeica* (представитель группы *tianschanica*) ($L/D=1.1$), а наиболее удлинённые головки выявлены у *S. subtilis severtzovi* и *S. nordmanni* ($L/D=1.8-1.9$). У видов-двойников *S. betulina* и *S. strandi* головки имеют сходные пропорции ($L/D=1.6$), но различаются по размерам. У *S. pseudonapaea* эти клетки по размерам и пропорциям ($L/D=1.4$) близки к таковым у *S. napaea*, но отличаются от таковых у *S. betulina* и *S. strandi*, поддерживая молекулярные реконструкции (Pisano et al., 2015; Lebedev et al., 2019a), но противореча традиционным взглядам на состав группы *betulina* (Шенброт и др., 1995; Баскевич, 2016). *S. caucasica* и *S. kluchorica* характеризуются относительно мелкими и незначительно удлинёнными головками ($L/D=1.2-1.3$), а две хромосомные формы *S. kazbegica* и примыкающая к ним *S. armenica* обладают более крупными и более удлинёнными ($L/D=1.5-1.4$) головками спермиев. К последним близки по размерам и пропорциям головки сперматозоидов у *S. caudata*.

Проведённый анализ признаков сперматозоидов у представителей р. *Sicista* позволяет использовать полученные данные для оценки на новом уровне естественной системы рода и её сопоставления с известными филогенетическими реконструкциями, построенными с использованием других маркеров (Zhang et al., 2013; Pisano et al., 2015; Баскевич, 2016; Baskevich et al., 2018; Rusin et al., 2018; Cserkesz et al., 2019; Lebedev et al., 2019; 2021). Так, пропорции головок сперматозоидов поддерживают разделение рода на группы *tianschanica* ($L/D=1.1$), *betulina* ($L/D=1.6$), *subtilis* ($L/D=1.8-1.9$) и распадающуюся на 2 подгруппы группу *caucasica* ($L/D=1.2-1.5$), указывая на особое положение в составе рода серой *S. pseudonapaea* ($L/D=1.4$) и алтайской *S. napaea* ($L/D=1.4$), а также длиннохвостой *S. caudata* ($L/D=1.5$) мышовок.

Согласно полученным нами морфологическим и морфометрическим данным наименее вытянутые, почти шаровидные, головки спермиев ($L/D=1.1$) характерны для *S. terskeica*, представителя группы *tianschanica*, недавно выделенного из группы *tianschanica* на основании сравнительного молекулярного анализа исторической ДНК из типовых серий музейных коллекций (Lebedev et al., 2021). Этот вид характеризуется как обитатель центрального и северного Тянь-Шаня, и наша находка с хр. Терской-Алатау

(ущ. Чон-Кызыл-Су), которую прежде относили к *S. tianschanica* (Соколов и др., 1982), в свете последней таксономической ревизии группы (Lebedev et al., 2021) принадлежит к этому виду. Все другие исследованные виды и формы *Sicista* имеют более вытянутые головки спермиев с иными, выше упомянутыми, пропорциями.

Анализ полученных нами морфологических и морфометрических данных, сопоставляемых с известными палеонтологическими и молекулярными сведениями (Zhang et al., 2013; Baskevich et al., 2018; Cserkesz et al., 2019; Lebedev et al., 2019; 2021; и др.), указывающими на базальное положение в системе рода *Sicista* представителей группы *tianschanica* и наиболее позднюю радиацию равнинных форм *Sicista*, включая представителей группы *subtilis* (Csercesz et al., 2019), позволяет высказать гипотезу об относительно устойчивом тренде в сторону удлинения головки сперматозоида в ходе эволюции *Sicista*.

Работа выполнена в рамках госзадания ИПЭЭ РАН, проект № ААА-А-А18-118042490058-8.

Особенности генетического полиморфизма популяций сиговых рыб р. *Coregonus* севера Евразии в зоне контакта филогенетических линий западного и восточного происхождения

Боровикова Е. А.^{1,2}, Шкиль Ф. Н.³, Никулина Ю. С.⁴

¹Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН, Ярославская обл., пос. Борок

²Лаборатория AquaBioSafe, Тюменский
государственный университет, Тюмень

³Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

⁴Томский государственный университет, Томск

В водоёмах севера Евразии сиговые рыбы (Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus*) демонстрируют существенную внутривидовую генетическую и морфоэкологическую изменчивость (Решетников, 1980; Bodaly et al., 1991; Попов, Сендек, 2003; Kohlman et al., 2007; Сендек, 2012 и др.). В ряде случаев морфоэкологические различия отдельных популяций столь велики, что расцениваются отдельными авторами как признаки подвидового или видового уровня (Богущая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007), который, однако, далеко не всегда подтверждается данными молекулярно-генетических исследований (Østbye et al., 2005; Боровикова, Будин, 2020; Borovikova, Artamonova, 2021). В связи с этим, становится очевидной актуальность применения комплексного подхода к оценке филогеографии сигов, включающего как морфоэкологические, так и генетические методы. При этом очень информативным для понимания внутривидовых филогенетических взаимоотношений и природы наблюдаемого внутривидового полиморфизма является изучение зон контакта разных филогенетических линий (Bernatchez, Dodson, 1994; Rogers, Bernatchez, 2007; Renaut et al., 2009 и др.).

В евразийских водоёмах одними из наиболее распространённых сиговых рыб являются циркумполярные виды: ряпушка *Coregonus albula* и сиг *C. lavaretus*. И тот и другой вид, по всей видимости, представлены несколькими филогенетическими линиями, контактирующими между собой. В частности, для ряпушки на основе анализа данных полиморфизма аллозимов была выявлена зона «гибридизации» европейской и сибирской линий, которые рядом авторов рассматриваются в качестве отдельных видов *C. albula* и *C. sardinella* соответственно. Эта зона была ограничена бассейном

р. Печора, где встречались две формы ряпушки — «саурей» и «зельдь»; при этом первая по морфологии, экологии и данным аллозимного анализа была ближе европейской ряпушке, а вторая — сибирской (Sendek, 2002).

В настоящей работе мы расширили существующее представление о филогеографии, генетическом и отчасти морфологическом полиморфизме обоих видов. Для этого нами было проанализировано 314 особей ряпушки из 37 популяций и 242 особи сига из 20 популяций (включая 122 последовательности Генбанка (NCBI)). Сбор части проб сиговых рыб на территории полуострова Ямал осуществлялся в рамках мониторинговых работ Ямал СПГ. Для оценки полиморфизма были использованы стандартные методики выделения ДНК специальными наборами («Синтол», Москва), постановки полимеразной цепной реакции (ПЦР), предсиквенсовой пробоподготовки (http://www.genomcentre.ru/downloads/NH4Ac_EtOH.pdf) и секвенирования с использованием автоматического секвенатора ABI 3500 на базе ИБВВ РАН. Маркерными участками полиморфизма выбраны участок митохондриальной ДНК (мтДНК), включающий ген первой субъединицы НАДН дегидрогеназного комплекса (ND1 фрагмент), участок гена цитохром оксидазы мтДНК (CO1) и участок гена ядерной ДНК, активирующего рекомбинацию (*rag1*) (Боровикова и др., 2016; Borovikova, Artamonova, 2021).

В результате анализа мтДНК было подтверждено существование филогенетических линий ряпушки, одна из которых в своём происхождении и развитии связана с водоёмами Сибири, а другая — Европы. Однако факт приуроченности разных линий к определённой территории не означает принадлежности их носителей к разным видам, как считалось ранее (Решетников, 1980; Атлас..., 2003). Оказалось, что особей обеих линий можно встретить в одном водоёме, причём не только в бассейне р. Печора. Зона контакта филогенетических линий оказалась гораздо шире и охватывает водоёмы полуострова Ямал, а также западную часть Таймырского полуострова. При этом полифилетичность «ряпушки сибирской» *C. sardinella* (Borovikova, Artamonova, 2021) ставит под вопрос её видовой статус. Полученные данные также проясняют историю расселения ряпушки на территории Евразии в течение последних 90 тыс. лет.

Анализ сети гаплотипов сига *C. lavaretus* также показал наличие разных филогенетических линий, приуроченных в своём происхождении к сибирским и европейским водоёмам. При этом выявлена зона контакта, т.е. ряд популяций, где носители этих линий присутствуют одновременно. Как и в случае с ряпушкой, это водоёмы полуострова Ямал (реки Сабеттаяха и Вэнуымуёяха) и оз. Собачье (п-ов Таймыр). Интересно, что в оз. Собачье

гаплотипы разных линий отмечены нами только у сига-мокчегора, в то время как другая экологическая форма, обитающая в озере — сиг-хищник, оказалась носителем гаплотипов только «европейской» линии. Сиг-мокчегор и сиг-хищник имеют вариант последовательности, общий с сигом из Финского залива Балтийского моря (номер NCBI KP123658). Отметим, что этот же гаплотип доминирует у муксуна *C. tuktun* разных водоёмов Западной Сибири, из чего следует, что малотычинковые сиги севера Евразии и значительно более многотычинковый муксун являются филогенетически близкими группами.

Таким образом, на севере Евразии существует широкая зона — от бассейна р. Печора до, по крайней мере, западной части полуострова Таймыр, где обитают полифилетичные популяции ряпушки и сига. Полученная информация может быть использована для обсуждения таксономического статуса ряда групп сиговых рыб. В частности, как было сказано выше, эти данные позволяют усомниться в существовании вида сибирская ряпушка *C. sardinella* (Borovikova, Artamonova, 2021).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Правительства Тюменской области по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

Генетическая филогения и морфологические отличия родов семейства *Pinaceae* Lindl.

Брынцев В. А.

МГТУ им. Н. Э. Баумана (Мытищинский филиал),

Московская область, Мытищи

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, Москва

Систематика, построенная на основе молекулярно-генетического анализа, часто расходится с систематикой, которая проводилась ранее на основе морфологических признаков. И хотя метод молекулярных часов не безупречен, поскольку часы могут идти неравномерно в разных филетических линиях, он широко используется для построения филогении ныне существующих таксонов. Для семейства *Pinaceae* генетическая филогения от разных авторов хотя и имеет расхождения, но в целом даёт сходные результаты. В рамках этой филогении интересно рассмотреть морфологические различия входящих в данное семейство родов. Родовые признаки имеют, как правило, широкий приспособительный характер и связаны с общей стратегией и историей жизни рода. По генетической систематике семейство *Pinaceae* подразделяют на две трибы: триба сосновые (*Pineae*) и триба пихтовые (*Abietae*). В первый входят рода *Pinus*, *Piceae*, *Cathaya*, *Larix*, *Pseudotsuga*, во второй — *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Abies*, *Keteleeria*, *Tsuga*, *Nothotsuga*.

Целью наших исследований было рассмотреть изменчивость морфологических признаков родов в рамках разделения их на две трибы. Были рассмотрены такие признаки, как: 1) характер побегов (только удлинённые, удлинённые и укороченные); 2) опадение хвои (вечнозелёные, листопадные); 3) отношение размеров семенных чешуй в стробилах (кроющие чешуи больше или меньше семенных); 4) строение пыльцы (с воздушными мешками, без них); 5) расположение стробилов после опыления (опускаются, остаются в том же положении); 6) созревание семян (в год опыления, на второй или третий год после опыления); 7) распространение созревших семян (вылетают из раскрывшейся шишки, шишка рассыпается, шишка остаётся нераскрытой).

Сопоставление показало, что отсутствуют такие признаки, по которым род однозначно можно отнести к той или иной трибе. В трибе сосновые укороченные побеги имеются у *Larix*, *Cathaya* и очень специфические укороченные побеги у *Pinus*. У остальных родов только удлинённые побеги. В трибе

пихтовые укороченные побеги имеются у *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Nothotsuga*. В обеих трибах доминируют вечнозелёные растения, но имеется по одному листопадному роду (*Larix* и *Pseudolarix*). Кроющие чешуйки крупнее семенных в трибе сосновые у *Cathaya*, *Larix* и *Pseudotsuga*, в трибе пихтовые у *Abies* и *Keteleeria*. У всех родов семейства пыльца имеет воздушные мешки, кроме *Larix* и *Pseudotsuga*. В трибе пихтовые стробилы после опыления остаются в вертикальном положении, кроме *Tsuga*, у которой стробилы опускаются. В трибе сосновые, наоборот, стробилы опускаются у всех родов, кроме *Larix*. У большинства родов в обеих трибах семена созревают в год опыления, однако в трибе сосновые у рода *Pinus* и *Cathaya*, а в трибе пихтовые у рода *Cedrus* они созревают на второй или третий год. У *Cedrus*, *Pseudolarix* и *Abies* из трибы пихтовые шишки рассыпаются, у остальных родов семена вылетают из раскрывающихся шишек, независимо от того направлены шишки вверх или вниз. У трибы сосновые у всех родов семена вылетают из раскрывшихся шишек, однако в роде *Pinus* есть виды, где шишки не раскрываются, а семена распространяются животными и птицами.

Таким образом, если генетическая филогения верна, то можно сделать заключение, что по морфологическим признакам крайне сложно построить систематику *Pinaceae*, соответствующую филогении. Полученная картина вполне может быть истолкована в рамках теории номогенеза — формального (линии Любищев — Мейен — ряд современных номогенетиков) и динамического, разработанного Д. Н. Соболевым, и конгениального вавиловской системной концепции вида и современным системно-динамическим теориям. Рассмотрение родовых морфологических признаков в структуре генетической филогении с позиции системно-динамической концепции таксонов приводит к ряду макроэволюционных заключений.

По молекулярной систематике и палеонтологическим данным, древнейшими родами семейства являются *Cedrus*, *Pinus* и *Pseudolarix*. При этом *Cedrus* и *Pseudolarix* уже истощили потенциал своего родового развития, деградировали и превратились в реликты, а *Pinus* находится на максимуме своего родового развития. Палеонтологические находки *Larix* относятся только к миоцену, однако морфологические признаки указывают, что он является, видимо, самым примитивным родом семейства *Pinaceae*. Об этом говорит отсутствие у пыльцы *Larix* воздушных мешков, признаков, свойственных *Cycas* и *Ginkgo*. Кроме того, у рода *Larix* имеются признаки, встречающиеся в основном в другой трибе, — укороченные побеги и не опускающиеся вниз стробилы (хотя шишка раскрывается и семена вылетают — этот признак явно предковый и неадаптивный). Поэтому *Larix* можно

рассматривать как стволовой род, который долгое время находился в латентном состоянии, занимая небольшой ареал, и только в миоцене перешёл к расширению и видовой радиации. Несколько раньше, в позднем мелу, от *Larix* отошла *Pseudotsuga*. У неё исчезли брахибласты и шишка стала опускаться вниз, однако от предкового рода остались пыльца без воздушных мешков и кроющие чешуи стробила намного превышающие семенные. *Picea* и *Abies* это два крупных более молодых, но уже достаточно развитых рода, они экологически сходны, но относятся к разным трибам. У этих родов мы не найдём брахибластов, свойственных более ранним родам. Возможно, редукция брахибластов — это общая тенденция в развитии семейства.

В целом можно заключить, что морфологические исследования в рамках молекулярной филогении могут быть полезны как для анализа морфофилогенеза, так и для теоретического осмысления макроэволюционных процессов.

**Популяционная структура
амфидромных бычков рода *Stenogobius*
(Gobiiformes: Oxudercidae) в Центральной Пацифике
на основе митогеномных данных**

Винников К. А.^{1,2}, Cole K. S.³

¹Дальневосточный федеральный университет,
Лаборатория экологии и эволюционной биологии
водных организмов, Владивосток

²Университет «Сириус», Научный центр информационных
технологий и искусственного интеллекта, Сочи

³Гавайский университет в Маное,
Биологический департамент, Гонолулу

Амфидромные бычки сем. Oxudercidae представляют собой группу широко распространённых нативных видов рыб в пресноводных ручьях тропических и субтропических островов Тихого и Индийского океанов. Несмотря на то, что у этих видов взрослые особи обитают исключительно в пресноводной среде, у них также есть морская личиночная стадия. Её продолжительность может варьировать от нескольких недель до нескольких месяцев. Считается, что во время морского периода жизненного цикла пелагические личинки амфидромных бычков активно перемещаются между океаническими островами. Соответственно, возникает поток генов, который может сильно замедлить скорость их видообразования даже на значительно удалённых архипелагах. Вопрос о степени и направленности распространения личинок амфидромных бычков сих пор остаётся дискуссионным, что также ставит под сомнение валидность многих видов.

В настоящей работе на примере рода *Stenogobius* мы оценили степень изоляции популяций амфидромных бычков в Центральной Пацифике и проверили валидность соответствующих видов. Широкое распространение и филогенетические отношения видов амфидромных бычков рода *Stenogobius* до сих пор не изучены. Мы провели филогенетический и анализ популяционной структуры восьми видов рода *Stenogobius* на основе их полных митохондриальных геномов. В ходе исследования были даны оценки генетического разнообразия популяций на нескольких уровнях географической изоляции. При сравнении паттернов популяционных связей и географического распространения амфидромных бычков в совокупности с информацией по другим видам морских организмов из этого района

нами были выделены и описаны границы морских биогеографических провинций в Центральной Пацифике. На основе полученных результатов мы также создаём предпосылку для проведения дальнейшей таксономической ревизии амфидромных бычков рода *Stenogobius* и даём рекомендации по сохранению их слабоустойчивых популяций на океанических островах Тихого и Индийского океанов.

Однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) в генах транспортных РНК митохондриального генома как маркер межвидовой дифференциации сига и пеляди

**Волков А. А.¹, Киселёва М. Н.²,
Митрюшкина Д. К.², Апаликова О. В.²**

¹Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва

²Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО»
(«ГосНИОРХ» им. Л. С. Берга), Санкт-Петербург

Одной из актуальных задач искусственного воспроизводства рыбных запасов является генетический контроль посадочного материала на ранних стадиях развития. Расширение воспроизводства сига требует проверки посадочного материала на отсутствие примесей других видов сиговых рыб, а также контроля соответствия генетических характеристик выращиваемых мальков генетическим ресурсам вида в водоёме выпуска. Сложная эволюционная история видов сиговых рыб проявляет себя, в частности, наличием общих гаплотипов у эволюционно близких видов, к которым относятся пелядь и сиг.

Проведено секвенирование с последующим проверочным ПЦР-ПДРФ анализом 180 образцов ДНК из смешанной выборки сига *Coregonus lavaretus* и пеляди *Coregonus peled* в целях поиска межвидовой дифференцировки. В нуклеотидной последовательности участка ND1-ND2 мтДНК пеляди и сига, с его высоким разнообразием индивидуальных гаплотипов, выявлен межвидовой полиморфизм, дифференцирующий два эти вида рода *Coregonus*. Однонуклеотидные замены (SNP) обнаружены в последовательностях генов транспортных РНК (тРНК-Ile, тРНК-Gln и тРНК-Met), а также в участках, окружающих гены тРНК, кодирующих субъединицы 1 и 2 НАДН-дегидрогеназы. Обнаруженные SNP могут быть использованы как инструмент контроля видовой принадлежности (по материнской линии) в больших выборках образцов при проведении мероприятий по искусственному воспроизводству сигов.

Эволюционные тенденции в развитии молярных зубов плейстоценовых цокоров линии *Prosiphneus* sp. — *Myospalax myospalax* Laxmann, 1733

Голованов С. Е.^{1,2}, Маликов Д. Г.¹

¹Институт геологии и минералогии им. В. С. Соболева
СО РАН, Новосибирск

²Новосибирский государственный университет, кафедра
исторической геологии и палеонтологии, Новосибирск

Цокоры (*Myospalacinae*, *Rodentia*) являются эндемической для азиатского региона группой грызунов как в современности, так и в ископаемой летописи (Puzachenko et al. 2014; Qin et al., 2021). Биостратиграфический потенциал цокоров уже отмечался (Ербаева, 1970), однако слабая изученность филогенетических линий этой группы не давала реализовать его в полной мере. Последние исследования показывают более сложные филогенетические взаимоотношения цокоров, чем это представлялись ранее (Puzachenko et al., 2014; Butkauskas et al., 2020; Qin et al., 2021).

Определённые эволюционные различия в филогенетической линии алтайских цокоров отмечались исследователями в биостратиграфических схемах региона (Зажигин, 1980; Krukover, 2007). Однако в данных работах не были проанализированы различия в морфологии жевательной поверхности цокоров различного геологического возраста. Основное эволюционное разделение цокоров предположительно происходило в конце раннего плейстоцена, когда вымерли корнезубые *Prosiphneus* sp. и им на смену пришли гипсодонтные *Myospalax* sp. (Зажигин, 1980; Krukover, 2007). Наши исследования показывают, что, помимо гипсодонтности, для линии *Prosiphneus* sp. — *Myospalax myospalax* характерна также высокая изменчивость строения жевательной поверхности.

Для анализа эволюции строения молярных зубов цокоров линии *Prosiphneus* sp. — *Myospalax myospalax* использовались коллекции ИГМ СО РАН из местонахождений на территории Предалтайской равнины, собранные авторами и опубликованные ранее (Круковер, 1992). Следует отметить, что в диссертации А. А. Круковера (1992) указывалось только наличие остатков *Prosiphneus* sp., *Myospalax* sp. и *Myospalax myospalax* в составе местонахождений, без описания морфологии молярных зубов. Ревизия этих материалов с привлечением новых находок позволяет дать диагностическую характеристику молярным зубам этих животных. Также для сравнения

была привлечена коллекция цокоров позднего плейстоцена из Томского государственного университета, предоставленная д-ром геол.-минерал. наук А. В. Шпанским, которому авторы выражают особую благодарность. При определении структурных элементов жевательной поверхности использовалась классификация, опубликованная в работе Qin et al. (2021).

Самыми древними исследованными образцами в нашей работе являются остатки *Prosiphneus* sp. из местонахождения Гоньба-1. Ископаемая фауна данного местонахождения по эволюционному уровню относится к раздольинскому комплексу и датируется второй половиной раннего плейстоцена по МСШ. Главным отличительным признаком *Prosiphneus* sp. является наличие корней у молярных зубов, что позволяет провести чёткую эволюционную границу от более молодых гипсодонтных форм цокоров. В структуре жевательной поверхности большинства молярных зубов этого вида присутствуют ярко выраженные эмалевые островки. У верхних молярных зубов M1-M3 и нижних m1-m2 данные островки вытянуты в одну сторону и имеют овальную форму. При этом эмалевый островок m1 может частично открываться, переходя во входящий, буккальный угол bra1. Входящие лингвальные углы нижних моляров ориентированы, как правило, по одной оси, перпендикулярно направлению длинной оси зуба. За счёт этого у дентиновых призм m1-m3 не так явно выражены вогнутые стороны, как у рецентных цокоров. Также выделяется утолщённая эмаль у относительно более древних представителей данной филогенетической линии.

Раздольинский фаунистический комплекс в биостратиграфических шкалах Западной Сибири сменяется аналогом фауны петропавловско-карай-дубинского типа, к которой относится местонахождение Шелаболиха-3 (Krukov, 2007). Молярные зубы цокоров из этого местонахождения характеризуются отсутствием корней и по этому признаку отделяются от предшествующих *Prosiphneus* sp. Тем не менее, в строении жевательной поверхности сохраняются архаичные элементы. В строении верхних M1 сохраняются вытянутые, овальные эмалевые островки. В нижнем m2 эмалевый островок частично открывается, переходя в глубоко входящий угол bra1. В строении дентиновых призм нет чётко выраженных вогнутых сторон. У M2 и M3 отсутствуют лингвальные входящие углы.

Конец раннего плейстоцена и первую половину среднего плейстоцена занимает вяткинский фаунистический комплекс, идущий после петропавловско-карай-дубинской фауны. К началу вяткинского времени относится местонахождение Гоньба-2. Нижние молярные зубы цокоров из этого местонахождения характеризуются наличием двух эмалевых островков

у m2 и m3. В отличие от более древних образцов, на этих зубах островки имеют округлую форму. В строении призм m1-m3 отчётливо проявляются вогнутые стороны призм. На зубе m2 входящий буккальный угол bra1 слабо развит или отсутствует. Середину вяткинского времени характеризует местонахождение Белово-2. У цокоров этого времени почти полностью редуцированы эмалевые островки. Среди выборки (n=18) только один зуб m3 имеет маленький эмалевый островок. У верхних M1 намечается входящий угол LRA2. К концу вяткинского времени относятся остатки из местонахождения Гоньба-3. В изученной выборке полностью отсутствуют эмалевые островки. В структуре m2 не проявлен входящий угол bra1, как и LRA1 у M2.

Выборка по позднему плейстоцену демонстрирует более развитые LRA2 у M1, LRA1 у M2 и bra1 у m2. Задние призмы у M1 имеют ромбовидную форму, отличную от овальной в выборке по Белово-2.

Изученный материал показывает эволюционные тенденции в линии *Prosiphneus* sp.—*Myospalax myospalax*, аналогичные таковым у некоторых филогенетических линий полёвок. В раннем плейстоцене происходит переход к гипсодонтным формам цокоров. Также идёт процесс формирования вогнутых сторон дентиновых призм и редуцирование эмалевых островков. Особенно выделяются остатки из местонахождения Шелаболиха-3, где произошёл переход к гипсодонтности, но при этом сохранились многие архаичные признаки.

Работа выполнена в рамках гранта Президента РФ МК-74.2021.1.5

**Филогеографический анализ
штаммов *Yersinia pestis* биовара *mediaevalis*
из природных очагов чумы Кавказа и Закавказья**

**Котенев Е. С., Котенева Е. А., Волынкина А. С.,
Жаринова Н. В., Чишенюк Т. И., Шкарлет Г. П.,
Сердюкова Д. В., Дубянский В. М.,
Писаренко С. В., Куличенко А. Н.**

*Ставропольский научно-исследовательский противочумный
институт Роспотребнадзора, Ставрополь*

Вторая пандемия чумы, также именуемая «чёрной смертью», унёсшая тысячи жизней, была вызвана штаммами *Yersinia pestis* биовара *mediaevalis*. В настоящее время они продолжают циркулировать в природных очагах чумы, расположенных на территории Российской Федерации и стран СНГ, представляя серьёзную эпидемическую опасность.

В связи с высокой эпидемической значимостью штаммов средневекового биовара, реконструкция их эволюционной истории, определение времени происхождения, а также построение модели пространственно-временного распространения на основе анализа молекулярных часов и непрерывной филогеографии, представляет собой актуальную задачу.

Изучение филогеографии *Y. pestis* биовара *mediaevalis* было выполнено с использованием как собственных данных полногеномного секвенирования штаммов, выделенных в природных очагах чумы, расположенных на территории России, Армении и Азербайджана, так и данных о полногеномных нуклеотидных последовательностях штаммов, полученных из базы данных NCBI GeneBank. Для проведения сравнительного анализа в выборку включены штаммы, выделенные на территории Ирана, Казахстана и Китая. Всего в анализе использованы данные о 64 штаммах, изолированных в период с 1957 по 2014 годы.

Расчёты проводили с применением алгоритма нуклеотидных замен НКУ, модели молекулярных часов Strick Clock и демографической модели популяции Coalescent Constant Population. Вычисления проводили для 300 000 000 с шагом 10 000. Значения ESS, рассчитанные в Tracer v 1.6 (параметр burn-in 10%), для каждого параметра превышали 200. Построение и аннотацию МСС дерева выполняли в программе Tree Annotator 2.0 (параметр burn-in 10%), для визуализации дерева использовали Fig Tree v1.4.2. Модель пространственного распространения, полученную в результате

анализа филогеографии, визуализировали в GoogleEarth, создание KML файла проводили в SPREAD3 v0.9.7.1.

На филогенетическом древе штаммы *Y. pestis* сформировали 10 генетических линий. Значение апостериорных вероятностей (posterior probabilities, pp) для всех линий равны 1, что статистически подтверждает достоверность выделенных клад. Скорость эволюции генома, рассчитанная на основании анализа полногеномной нуклеотидной последовательности, составила $6,2 \times 10^{-8}$ нуклеотидных замен/ на сайт/ в год [HPD 95% интервал $4,3 \times 10^{-8}$ – $8,2 \times 10^{-8}$]. Наиболее вероятный общий предок всех проанализированных штаммов сформировался на территории Средней Азии, в границах современного Бетпакдалинского пустынного очага чумы. Время формирования исследованных штаммов *Y. pestis* биовара *mediaevalis* приходится на 1687 год [HPD 95% интервал 1578–1790]. Дальнейшее распространение штаммов чумы биовара *medievalis* происходило в двух направлениях: в восточном — по территории Среднеазиатского очага в Китай и западном — через Прикаспийские очаги на территорию Кавказа. Наиболее древнюю ветвь формируют пролинзависимые штаммы чумы, общий предок которых был занесён с территории современного Казахстана на территорию Кавказа (территория современного Центрально-Кавказского высокогорного очага чумы). Возраст генетической подгруппы, включающей пролинзависимые штаммы, составляет 178 лет [HPD 95% интервал 115–250 лет]. В 1764–1899 гг. наиболее вероятный предок штаммов данной генетической подгруппы начал распространение с территории современного Казахстана на Кавказ. Данный хронологический период согласуется со временем наиболее крупных эпидемических проявлений чумы на Кавказе и в Закавказье, с 1764 по 1835 годы. Изученные пролинзависимые штаммы проникли на территорию Кавказа позднее — в 1931 г. [HPD 95% интервал 1919–1944 гг.]), наиболее вероятно, также с территории Среднеазиатского пустынного очага, откуда были занесены на территорию современного Дагестана (Дагестанский равнинно-предгорный очаг). Из Дагестана штаммы данной генетической ветви попали на территорию Азербайджана, откуда, вероятно, были занесены на территорию Ирана приблизительно в 1944 году [HPD 95% интервал 1941–1953]. Их распространение происходило также и в северном направлении, на территорию современного Прикаспийского песчаного и Прикаспийского Северо-Западного степного очагов чумы.

Таким образом, в результате проведённых исследований, основанных на данной выборке, показано, что распространение возбудителя чумы по территории природных очагов Кавказа и Закавказья происходило в несколько

этапов. Предковыми генетическими вариантами в каждом периоде являются штаммы, циркулировавшие на территории Среднеазиатского пустынного очага чумы. Необходимо отметить, что результаты проведённого филогеографического исследования являются зависимыми от выборки и, возможно, будут корректироваться в ходе дальнейшего изучения.

Эволюция, филогения и филогеография голожаберных моллюсков

Мартынов А. В.¹, Коршунова Т. А.²

¹Зоологический музей МГУ, Москва

²Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, Москва

На протяжении более чем 30 лет нашей группой проводятся исследования по эволюции, систематике и филогенетике голожаберных моллюсков и родственных им таксонов. В докладе будут представлены новые важнейшие результаты. Выполнено обширное молекулярное и морфологическое исследование голожаберных моллюсков подотряда Aeolidacea, в которое вовлечено 205 экземпляров и 404 сиквенсовых последовательности 90 видов голожаберных моллюсков, собранных во всех основных морских регионах земного шара от Северного до Южного полюсов. Эта работа основана на полученных детальном морфологических и генетических данных (Korshunova, T.A. et al. 2017. ZooKeys, 717: 1–139).

Было обнаружено, что традиционное семейство голожаберных моллюсков Flabellinidae представляет собой яркий пример ранее не распознанной полифилетической группы. Предложена новая система подотряда Aeolidacea, которая включает 24 семейства и 102 рода. Всего было выделено 3 новых семейства, 17 новых родов, 13 новых видов и два новых подвида. Обсуждены общие основы объединения морфологических и молекулярных данных. В семействе Coryphellidae выделено 9 валидных родов: *Borealea* Korshunova et al., 2017, *Coryphella* Gray, 1850, *Fjordia* Korshunova et al., 2017, *Gulenia* Korshunova et al., 2017, *Himatina* Thiele, 1931, *Itaxia* Korshunova et al., 2017, *Microchlamylla* Korshunova et al., 2017, *Occidenthella* Korshunova et al., 2017, *Orienthella* Korshunova et al., 2017. Подчёркнуто, что создание крупных, морфологически и молекулярно гетерогенных родов и семейств неоправданно и маскирует скрытое биологическое разнообразие, тогда как небольшие по объёму таксоны, которые максимально когерентны по морфологическим и молекулярным данным, напротив, способствуют выявлению скрытого разнообразия. Получены новые филогеографические результаты. Впервые показано, что обновлённая таксономическая структура в значительной степени соответствует биогеографической. Например, семейство Paracoryphellidae обитает преимущественно в арктических областях океана, Coryphellidae — в умеренных, тогда как Flabellinidae включает преимущественно тепловодные таксоны, заходящие в бореальные воды.

На основе подхода, учитывающего как морфологические, так и молекулярные данные в широком онтогенетическом контексте, проанализирована систематика группы семейств голожаберных моллюсков, ранее известная, как Tergipedidae. Продемонстрировано, что несбалансированное следование результатам молекулярно-филогенетического анализа ведёт к серьёзной недооценке значимых морфологических данных в итоговой классификации.

В результате проведённого анализа восстановлены необоснованно сведённые в синонимию в 2016 году семейства Calmidae, Cuthonidae, Eubranchidae, Fionidae s. str. (с включением только рода *Fiona*) и Tergipedidae s. str. Кроме того, восстановлены семейства Cuthonellidae и Trinchesiidae. На родовом уровне в семействе Trinchesiidae признаны роды *Catriona*, *Diaphoreolis*, *Phestilla*, *Tenellia*, *Trinchesia*. Комплекс видов *Eolis pustulata* выделен в новый род *Zelentia* Korshunova et al., 2017. Показано, что в Баренцевом море обитает отдельный новый вид из этого рода *Zelentia ninel*, который отличается от всех известных видов рода особенностями ранних стадий онтогенетического развития (Korshunova, T.A. et al. 2017. Zootaxa, 4324: 1–22). Проведено молекулярное и морфологическое исследование находящегося под угрозой исчезновения раковинного, родственного голожаберным моллюска *Japonactaeon nipponensis*, включённого в Красные книги, как Японии, так и России. Впервые был проведён молекулярно-генетический анализ российских и японских представителей *J. nipponensis*. Показано, что единственная известная популяция этого вида в водах России характеризуется высоким генетическим сходством с японскими популяциями *J. nipponensis* и выделение российских популяций в подвид было необоснованно (Martynov et al. 2017. Global Ecology and Conservation 9: 82–89). В шведско-норвежском фьорде открыт примечательный новый род и вид семейства Cuthonidae *Bohuslania matsmichaeli*, обладающий выраженными пedomорфными признаками (Korshunova T. A. et al. 2018. PLoS One 13: e0192177).

Благодаря молекулярно-филогенетическим и филогеографическим методам, среди моллюсков рода *Dendronotus* было выявлено большое число новых для мировой фауны видов. Так, в период с 2015 по 2022 гг. нами было описано 11 новых видов рода *Dendronotus*. Впервые опубликована синоптическая ревизия семейства Dendronotidae и рода *Dendronotus* (Korshunova T. A. et al. 2020. Contribution to Zoology 90: 93–153), где проведена филогенетическая реконструкция большинства таксонов семейства Dendronotidae, даётся полный синопсис всех известных на данный момент видов, приводятся филогеографические данные, восстанавливается

таксономический статус рода *Pseudobornella* и выделяется новый род тропических дендронотид *Cabangus*.

В работе описаны два новых вида, обитающих в водах Северной Атлантики и Арктике: *Dendronotus yrjargul* Korshunova et al., 2020 и *D. nordenskiöldi* Korshunova et al. 2020. Вид *Dendronotus niveus* Ekimova et al., 2015 признан синонимом *D. elegans* Verrill, 1880.

Tritonia — знаменитый модельный объект для изучения нейробиологических основ поведения. Впервые показано, что голожаберные моллюски *Tritonia*, обитающие на тихоокеанском побережье северной Америки, являются комплексом, как минимум, из двух разных видов — *T. tetraquetra* (Pallas, 1788) и *T. exsulans* Bergh, 1894. Доказано, что *Tritonia tetraquetra* обладает очень широким географическим и батиметрическим ареалом и обитает как в водах России, так и Канады и США на большом диапазоне глубин (1–700 м). Обоснование систематической принадлежности тритониид осуществлено на основе молекулярно-филогенетического анализа основных подгрупп голожаберных моллюсков Arminoidea, Dendronotoidea и Tritonioidea. Впервые представлены молекулярные данные по редкому глубоководному семейству Heterodoridae и продемонстрированы его родственные связи с одним из эволюционно наиболее «загадочных» семейств голожаберных моллюсков — Doridoxidae (Korshunova T. A., Martynov A. V. 2020. PLoS One. 15: e0242103). Многолетние исследования на модели голожаберных моллюсков способствовали развитию важных теоретических обобщений, таких как многоуровневое разнообразие организмов и онтогенетическая систематика (Korshunova T. A. et al., 2021. Scientific Reports 11: 18323). Это позволяет вывести научную дисциплину систематику (таксономию) из состояния статичной дисциплины по классификации организмов на новый уровень и даёт возможность по-новому подойти к теориям видообразования и различным аспектам эволюции живых организмов.

Выполнено при поддержке Благотворительного фонда Владимира Потанина (№ М4–20–000468), а также в рамках 18–1–21 № 121032300105–0 (Зоологический музей МГУ) и № 0088–2021–0008 (ИБР РАН).

Филогенетические преобразования белков PR-3 и PR-9 семейств сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Можаровская Л. В., Пантелеев С. В.,
Кириянов П. С., Баранов О. Ю.

Институт леса НАН Беларуси, Гомель, Беларусь

Основными компонентами системной приобретённой устойчивости растений являются PR-белки (с англ. pathogenesis-related proteins), которые входят в состав сигнальных систем растений, индуцируются в ответ на абиотический и биотический стресс, в том числе на инокуляцию фитопатогенных микроорганизмов. Среди генов, кодирующих PR-белки, относительно их структурно-функциональной организации в литературе выделяют до 19 семейств (от PR-1 до PR-19). Ранее нами на примере патосистемы *Pinus sylvestris* — *Fusarium* sp. проводилась идентификация патоген-индуцированных генов сосны обыкновенной. На основании полученных данных высокопроизводительного секвенирования (технология Ion Torrent) транскриптомов сосны обыкновенной установлены транскрипты генов, кодирующие белки PR-1,—3,—4,—5,—6,—8,—9,—10,—11,—12,—14,—19 семейств.

Целью данного исследования являлось на основе применения биоинформатических методов провести исследование филогенетических преобразований аминокислотных последовательностей мультигенных PR-семейств: PR-3 (растительные хитиназы, содержащие каталитический домен GH19) и PR-9 (растительные секреторные пероксидазы III класса). Поиск открытой рамки считывания (ORF) и трансляцию нуклеотидных последовательностей осуществляли через онлайн-ресурс NCBI ORFfinder. Структурно-функциональные домены устанавливали в базе данных консервативных доменов CDD NCBI. В программе NCBI Protein BLAST проводили идентификацию наиболее сходных аминокислотных последовательностей. Кластерный анализ проводили с использованием программы MEGA 11.

Для белков PR-3 семейства при анализе множественного выравнивания и построении дендрограмм использовалось 35 аминокислотных последовательностей (9 идентифицированных нами транслируемых аминокислотных последовательностей хитиназ *P. sylvestris*, а также 26 наиболее близких по структуре из базы данных NCBI GenBank хвойных видов родов *Pinus*, *Picea*, *Pseudotsuga*). По результатам кластерного анализа показано формирование

нескольких клад, объединяющих хитиназы I-, II-, IV- и VII-классов. При этом в общих кладах расположены PR-3 белки различных видов, в то же время отмечено разделение PR-3 белков одного вида растений в разные клады. Таким образом, одну кладу формируют хитиназы единого класса разных видов хвойных. Вероятно, дупликация предковых генов PR-3 семейства произошла до дивергенции хвойных видов растений. Для всех представленных хитиназ отмечено наличие N-концевой сигнальной последовательности и основного каталитического домена GH19, а для ферментов I- и IV-классов также присутствие N-концевого гевеиноподобного хитин-связывающего домена (CBD) и соединяющего его с GH19 доменом «шарнирного региона».

При анализе множественного выравнивания и построении дендрограмм 20 аминокислотных последовательностей растительных пероксидаз PR-9 семейства (шести идентифицированных нами транскрибируемых аминокислотных последовательностей пероксидаз *P. sylvestris* и 14 наиболее близких по структуре из базы данных NCBI GenBank хвойных видов родов *Pinus*, *Picea*, *Ginkgo Taxus*, *Chamaecyparis*) отмечено формирование трёх клад, одна из которых разделена на две подклады. Как и в случае PR-3 семейства, различные PR-9 белки одного вида растений разделены в разные клады. При этом наблюдается сохранение в структурах доменов консервативных мотивов: восьми цистеиновые остатков, Ca^{2+} -связывающих сайтов, гем-связывающих сайтов и структурного мотива PXPX.

Анализ филогенетических преобразований белков PR-3 и PR-9 семейств *P. sylvestris* показал их широкое разнообразие с сохранением консервативных структурных мотивов, что, предположительно, обусловлено общим происхождением и последующей дивергенцией генов-ортологов, кодирующих данные белки, для кооптации к различным функциям при воздействии различного рода биотического и абиотического стресса на растения.

Исследование филогенетических отношений гольцов рода *Salvelinus* на основе секвенирования полных митохондриальных геномов

Олейник А. Г., Кухлевский А. Д., Скурихина Л. А.

Национальный научный центр морской биологии
им. А. В. Жирмунского Дальневосточного отделения
РАН, Владивосток

Митогеномика или изучение полных последовательностей митохондриальных геномов (митогеномов) была предложена в качестве полезного инструмента для филогенетического анализа почти всех видов организмов, включая рыб (Miya, Nishida, 2015). Митогеномы оказались более информативны, чем отдельные гены митохондриальной ДНК (мтДНК), их фрагменты или некодирующие участки (Yamanoue et al., 2008). **Учитывая экономическую важность рыбных ресурсов, была развёрнута общедоступная специализированная международная программа MitoFish (<http://mitofish.aori.u-tokyo.ac.jp>).** Очевидно, что применительно к рыбам произошёл **революционный перелом** в секвенировании и сравнительном анализе митогеномов. *На основе новых данных были опубликованы несколько филогений для отдельных родов и семейства лососевых рыб (Balakirev et al., 2016; Horreo, 2017 и др.). Но проблема таких филогенетических реконструкций заключается в представительстве разными видами/подвидами/формами того или иного исследуемого таксона. Самый полный набор данных для лососевых рыб до недавнего времени включал последовательности для 25 таксонов, а наименее изученным в этом отношении оказался род *Salvelinus*, который является доминирующим по биоразнообразию в семействе (Klemetsen, 2010). Одновременно гольцы проявляют биологические признаки, затрудняющие реконструкцию филогении рода: высокая морфологическая и экологическая изменчивость, быстрая радиация, интрогрессивная гибридизация, локальные адаптации. К сожалению, подавляющее большинство филогенетических исследований гольцов ограничивается анализом последовательностей мтДНК разной длины одного или нескольких генов. Поэтому, несмотря на достаточное число работ, к настоящему времени не удалось обобщить молекулярно-генетические данные в консенсусную филогению. Остался целый ряд филогенетических проблем, требующих решений на основе новых методов и методологических подходов.*

Наша работа основана на оригинальном материале из коллекции ДНК лососевых рыб лаборатории генетики ННЦМБ им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, которая использовалась для филогенетических (Олейник и др., 2015) и широких филогеографических исследований (Yamamoto et al., 2014, 2021; Олейник и др., 2017). Для определения митогеномов был разработан оригинальный подход к формированию выборки образцов, основанный на экземплярах из мест первоописания, с преобладающим гаплотипом для таксона. Длина новых митогеномов варьировала от 16 624 до 16 656 пар нуклеотидов. Геномная организация была идентична типичному митогеному лососевых рыб: 37 структурных генов, которые кодируют малую (12S) и большую (16S) рибосомальные РНК (рРНК), 22 транспортные РНК (тРНК) и 13 мРНК, относящихся к четырём белок-кодирующим комплексам; два некодирующих участка *CR* (*control region*) и *OL* (*replication origin*).

Филогенетические деревья (BioNJ, ML, BI), построенные на основе митогеномов гольцов, имеют сходную топологию с очень высокой статистической поддержкой большинства узлов. Филогенетический анализ свидетельствует, что гольцы рода *Salvelinus*, включая *Salvethymus*, являются монофилетической группой лососевых рыб. Новые данные подтверждают, что базальная группа рода включает четыре вида *S. fontinalis*, *S. levanidovi*, *S. leucomaensis* и *S. namaycus*, которые формируют независимые эволюционные линии. На филограммах *Sl. svetovidovi* представляет ветвь, которая дивергирует после базальной группы таксонов. Реальная степень генетической обособленности *Sl. svetovidovi*, примерно соответствует *S. curilus*. Поэтому *Sl. svetovidovi* не является древним таксоном, близким к предку рода, как первоначально предполагалось. В отличие от предыдущих реконструкций (Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2014; Osinov et al. 2015), филогения на основе митогеномов позволяет точно определить положение ветви *Salvethymus* внутри рода *Salvelinus*.

Получено подтверждение предложенному ранее делению на самостоятельные филогенетические линии гольца Таранца *S. taranetzi* и арктического гольца *S. alpinus* (Олейник и др., 2015). Арктическая линия *S. taranetzi* и филогенетическая линия *S. alpinus* (*S. alpinus alpinus* и *S. alpinus oquassa*) достигли состояния реципротной монофилии без сохранения предкового полиморфизма. Не вызывает сомнений, что гольцы Арктической линии из Северной Америки *S. a. erythrinus* (синонимы: *S. a. stagnalis*, *S. a. taranetzi*) и Северо-Восточной Азии принадлежат к одному виду, который впервые был описан как голец Таранца *S. taranetzi* Кагановский, 1955 из оз. Аччен (Чукотка). В то же время не подтверждается объединение североамериканских

и сибирских популяций в рамках одного таксона *S. a. erythrinus*, морфологическое сходство которых связывалось с происхождением от общего предка. На филограммах эти гольцы не формируют общих кластеров и не являются сестринскими таксонами, а принадлежат к филогруппам, дивергировавшим в разное время и от разных предковых линий. Дивергенция между митогеномами *S. alpinus alpinus* и *S. alpinus erythrinus* Davatchan указывает на недавнее расхождение и / или потенциальную историческую гибридизацию между разными линиями арктического гольца (Атлантической и Сибирской) при вторичном контакте в восточной Сибири.

По сравнению с филогенетическими деревьями в предыдущих исследованиях гольцов рода *Salvelinus* (Crête-Lafrenière et al., 2012; Yamamoto et al., 2014; Олейник и др., 2015; Osinov et al., 2015), дерево, основанное на митогеномах, стало более устойчивым и надёжным. Ранее было показано, что длинные последовательности мтДНК надёжно поддерживают монофилетические группы и дивергенцию ветвей дендрограмм на высших иерархических уровнях у рыб (Miya, Nishida, 2015). Наше исследование подтвердило, что митогеномы могут обеспечить адекватное разрешение противоречивых филогенетических взаимоотношений близкородственных видов гольцов. Наличие реперных митогеномов позволяет не только идентифицировать узкоареальные, эндемичные таксоны и эволюционно значимые внутривидовые группировки гольцов, но и в дальнейшем поможет тестировать случаи интрогрессивной гибридизации между ледниковыми филогенетическими линиями.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 20-04-00205).

Систематика и биогеография секции *Stenopoa* Dumort. рода *Poa* L.

Олонова М. В.

Томский государственный университет, Томск

Секция *Stenopoa* — одна из крупнейших внутривидовых групп мятлика рода *Poa* L., который сам по себе является одним из наиболее крупных родов злаков (Clayton and Renvoize, 1999). По разным региональным оценкам эта секция насчитывает более 100 видов и присутствует в основном в Евразии. Беспрецедентное разнообразие видов и форм секции наблюдается в горных районах Средней и Центральной Азии (Olonova et al., 2014).

В то же время секция является и одной из наиболее сложных в систематическом отношении. Н. С. Пробатова (2007 и др.) отмечает, что эволюция секции проходила на оптимальном тетраплоидно-гексаплоидном уровне, который позволяет видам широко вступать в гибридизационные отношения. Широкое развитие гибридизации в секции отмечали многие систематики. Исследование морфологической структуры видов и популяционной изменчивости показало, что, по-видимому, благодаря гибридизации в большинстве случаев виды секции связаны между собой многочисленными промежуточными популяциями, и границы между ними размыты. Одни виды более или менее тесно связаны между собой, другие — значительно обособлены, при этом из-за недостатка материала в настоящее время трудно установить действительный статус многих видов, которые нередко были описаны по единственному гербарному экземпляру, в той или иной степени уклоняющемуся от типа. Тем не менее, всё описанное к настоящему времени видовое и внутривидовое многообразие секции укладывается по меньшей мере в 15 групп близкородственных, связанных друг с другом видов, называемых здесь агрегатами, и шесть видов более или менее обособлены.

В секции выделяются 4 основных филума. Два из них, объединяющих большинство видов, берут начало от мезоморфных (верхний узел выше середины стебля или, по крайней мере, на середине) *P. nemoralis* и *P. palustris*.

По степени ксероморфности все виды, образующие эти две эволюционные ветви, можно условно разделить на 4 группы, каждая из которых представляет собой новую ступень эволюции. Основным маркером этих ступеней/уровней является положение верхнего узла на солоmine. Луговой *Poa palustris* и лесной *P. nemoralis*, помимо различной экологической приуроченности, хорошо различаются по двум качественным признакам:

у первого из них голая ось колоска и длинный, свыше 2 мм язычок, в то время как у второго ось колоска опушена, а язычок не превышает 1 мм. Эти признаки служат основными маркерами вышеупомянутых филумов.

Являясь наиболее древними по происхождению, *P. nemoralis* и *P. palustris* в настоящее время отличаются очень высоким полиморфизмом, обусловленным переходом к апомиксису. У них отмечаются наиболее высокие и разнообразные хромосомные числа. Уже на первой ступени *P. palustris* и *P. nemoralis*, гибридизируя, дали целый ряд форм, часть из которых осталась на первой ступени, а часть, приспосабливаясь к усиливающейся сухости климата, продвинулась на вторую ступень. В настоящее время эти формы известны как *P. urssulensis* Trin. и *P. krylovii* Reverd. Дальнейшая эволюция Aggr. *P. palustris*, Aggr. *P. nemoralis* и потомков от их скрещивания шла по пути ксерофилизации (Серебрякова, 1965; Цвелев, 1976). На высшей, четвёртой ступени эволюции граница между филумами практически стирается в результате гибридизации, развитию которой способствуют стабильные и почти одинаковые хромосомные числа и склонность к апомиксису.

Отдельные ветви образуют агрегаты *P. glauca* Vahl. и *P. sphondylodes* Trin.

Агрегат *P. glauca* является наиболее сложным в секции. Его ядро представляет очень полиморфный вид гибридного происхождения (Цвелев, 1976). Будучи распространённым в высоких широтах и высокогорьях Азии, *P. glauca* имеет обширный, но фрагментированный ареал, самые большие фрагменты которого находятся в Северной Сибири, Северной Америке, Скандинавии и горных системах Центральной и Средней Азии; некоторые мелкие фрагменты разбросаны по высоким горным системам Евразии: Пиренеям, Альпам, Карпатам, встречаются также на Кавказе, в высокогорных системах Японии, Тайваня, Индии, Мексики и даже Южной Америки (Meusel et al., 1965; Hulten, 1971; Олонова, Соренг, 2021). Н. Н. Цвелев (1972) полагал, что такая фрагментация ареала *P. glauca* была вызвана плейстоценовыми миграциями. Некоторые фрагменты, такие как южноамериканский, давно и значительно изолированы; другие, такие как Северосибирский и Южносибирский, сообщаются между собой по гольцам Южной Сибири. Эволюция проходила по пути криоморфогенеза, тем не менее, виды этого агрегата, по-видимому, гибридизировали с другими агрегатами секции в местах контакта, дав начало агрегатам *P. crytophyla* (Aggr. *P. glauca* x Aggr. *P. versicolor*) и *P. albertii* (Aggr. *P. glauca* x Aggr. *P. attenuata*).

Особую восточноазиатскую ветвь развития мятликов представляет Aggr. *P. sphondylodes*. Базовый вид агрегата — умеренно ксероморфный *P. sphondylodes* Trin. — обычный и хорошо узнаваемый вид низкогорий

Восточного Китая. Его характерными особенностями является метёлка с колосками у самого основания веточек и длинный, более 3.5 мм, заострённый язычок. Известно несколько местонахождений этого вида в Южной Сибири, но самого большого морфологического разнообразия его популяции достигают на территории Китая, Кореи, и, особенно, островной Японии. На территории Китая, помимо центрального вида, комплекс включает несколько разновидностей, но только тайваньский *P. kelungensis* обладает более или менее определённым таксономическим статусом (Olonova, Chen, 2010), остальные нуждаются в более детальном изучении. В отличие от остальных представителей агрегата, тайваньский *P. kelungensis* отличается большей мезоморфностью и морфологически очень близок к другому агрегату гор Юго-Западного Китая — Aggr. *P. faberi*. Эколого-климатические исследования этих агрегатов также подтвердили сходство их экологических ниш, а географический анализ — незначительное перекрывание ареалов. Проведённые сравнительно-морфологические исследования агрегата *P. sphondylodes* позволяют предположить, что морфологические отклонения у материковых популяций обусловлены главным образом гибридизацией (в основном, с видами aggr. *P. versicolor*), а многочисленные мезоморфные в разной степени морфологически изолированные популяции гумидных районов Кореи, Японии и Тайваня являются, скорее всего, следствием изменения генотипа в результате мутаций и закрепления этих изменений вследствие изоляции.

Все высказанные соображения и предположения были сделаны на основании классических морфолого-географических методов исследования и носят предварительный характер. Для того чтобы установить действительное происхождение и структуру вышеназванных агрегатов и взаимоотношения между ними, требуются более детальные исследования с привлечением молекулярно-генетических методов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22–24–00994).

Анализ данных митохондриальных геномов плейстоценовых находок песка *Vulpes lagopus*

**Паницина В. А.¹, Бодров С. Ю.², Косинцев П. А.³,
Генельт-Яновский Е. А.², Булыгина Е. С.⁴,
Слободова Н. В.⁴, Абрамсон Н. И.²**

¹*Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург*

²*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург*

³*Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург*

⁴*НИЦ «Курчатовский институт», Москва*

Песец — широко распространённый вид, занимающий циркумполярный ареал. Однако в некоторых регионах его численность невелика, в частности, на Скандинавском полуострове в последние годы зафиксировано несколько сотен особей.

Сокращение численности песцов происходило в прошлом, во время ледниковых эпох вследствие колебаний климата. Изучение митохондриальных геномов современных песцов показало, что в период голоцена местные популяции песцов в Скандинавии вымерли, однако затем данные территории были заселены вновь, предположительно — из восточной Сибири. Данная гипотеза основана на исследовании современной и древней митохондриальной ДНК песцов. Однако предыдущие работы включали в себя только ископаемые образцы из Европы и Сибири. В нашем исследовании мы предполагаем возможность расширить имеющиеся данные благодаря наличию трёх ископаемых образцов зубов песцов из Полярного и двух из Северного Урала, возраст которых варьируется от 1 до 50 тыс. лет.

Анализ древней митохондриальной ДНК представляет собой процесс выделения ДНК, создание библиотек и полногеномное секвенирование. После чего необходимо провести картирование полученных ридов на референсную последовательность (в нашей работе мы использовали митогеном современного песка, Genbank NC026529).

Однако сложность работы заключается в материале: ДНК, долгое время находящаяся в неблагоприятных условиях, подвержена дезаминированию и фрагментации. Данные процессы приводят к низкому покрытию референсного генома, что мы и наблюдали для трёх из пяти образцов. Оставшиеся образцы, возрастом от 1 до 4 тыс. лет, продемонстрировали высокое

покрытие. Для анализа уровня повреждений в ридях мы воспользовались программой Damageprofiler и не обнаружили критических значений, которые препятствовали бы дальнейшей работе.

Дополнив собственные данные ранее опубликованными, мы построили филогенетическое дерево в программе IQtree. Как и в предыдущих исследованиях, мы получили две клады. Первая клада включала в себя древние образцы со Среднего Урала, Европы и Якутии, современные и исторические образцы из Скандинавии и один современный образец с Ямала. Древние образцы с Полярного Урала и Якутии, современные и исторические образцы из Скандинавии и Канады объединились во вторую кладу. Стоит обратить внимание на то, что происхождение современных песцов на Ямале, по-видимому, не связано с популяциями песцов, населявшими данные территории несколько тысяч лет назад. Однако происхождение современных песцов на Ямале ещё предстоит выяснить. При этом полученные данные позволяют предположить, что часть современных популяций песцов Скандинавии имеет общее происхождение с песцами Полярного Урала, возраст которых приблизительно 1–4 тыс. лет. Один из исследуемых образцов оказался лисой *Vulpes vulpes*.

Аналогичные данные, за исключением двух древних образцов возрастом от 30 до 50 тыс. лет в связи с низким покрытием, были использованы для построения гаплотипических сетей методом TCS-network.

Для получения более достоверных результатов мы планируем улучшить качество покрытия за счёт возможного досеквенирования трёх из пяти древних образцов.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 20–29–01038.

**Таксономический статус
стихеевых и опистоцентровых рыб
на основе митогеномного анализа подотряда
Zoarcoidei (Teleostei: Perciformes)**

**Рутенко О. А.^{1,2,3}, Туранов С. В.²,
Иванков В. Н.³, Картавцев Ю. Ф.²**

¹Дальневосточный федеральный университет,
лаборатория экологии и эволюционной биологии
водных организмов, Владивосток

²Национальный научный центр морской биологии
им. А. В. Жирмунского Дальневосточного отделения
РАН, Владивосток

³Дальневосточный федеральный университет,
кафедра биоразнообразия и морских биоресурсов, Владивосток

Опистоцентровые рыбы (*Opisthocentridae sensu Radchenko, 2015*) обитают в зарослях макрофитов и морских трав и являются важным звеном в пищевых цепях прибрежных морских экосистем. Экология, морфология и таксономические отношения опистоцентровых рыб изучены крайне фрагментарно, несмотря на их повсеместное распространение в умеренных широтах Тихого океана. В то же время, по ряду особенностей обитания, опистоцентры представляют уникальную группу рыб, которая может служить модельным объектом для изучения механизмов симпатрического видообразования, так как отдельные виды этого семейства занимают один биотоп. В настоящий момент существуют две альтернативные гипотезы филогенетических отношений внутри подотряда *Zoarcoidei*, в частности положения в нём семейства *Opisthocentridae*. Одна основана на анализе молекулярно-генетических данных отдельных представителей, а вторая использует в своей основе только морфологические признаки. В настоящей работе мы предлагаем использование полного митохондриального генома для выполнения глубоких филогенетических реконструкций с целью разрешения некоторых существующих таксономических противоречий в подотряде *Zoarcoidei*. Для анализа были использованы полные митохондриальные геномы 40 видов подотряда *Zoarcoidei*, из которых митохондриальных геномов 13 видов семейств *Stichaeidae*, *Pholidae* и *Opisthocentridae* были нами получены впервые. Топологии филогенетических деревьев, независимо реконструированные с помощью Байесовского подхода и методов

максимального правдоподобия, оказались идентичными. Базальное положение на филогенетическом дереве подотряда *Zoarcoidei* занимает монофилетическая группа семейства *Stichaeidae*. Все используемые в анализе представители этого семейства без исключения имеют значимые поддержки ветвей. Остальные семейства формируют монофилетические группы: *Anarhichadidae*, *Lumpenidae*, *Zoarcidae*, *Pholidae* и *Opisthocentridae*. Последние два семейства представлены сестринскими группами, что противоречит последней ревизии опистоцентровых рыб на основе морфологических признаков, где опистоцентры входят в состав семейства *Stichaeidae* (Макушок, 1958). В то же время, полученные в настоящей работе филогенетические отношения видов внутри семейства *Opisthocentridae* полностью совпали с гипотезой на основе морфологических данных.

**Молекулярная филогения
и видовое разнообразие кровяных сосальщиков
(класс Trematoda) пресноводных рыб
Восточной Европы**

Семенова С. К., Хрисанфова Г. Г.

Институт биологии гена РАН, Москва

Несмотря на повсеместное распространение, трематоды — кровяные сосальщики рыб (сем. *Apogocotylidae*) — составляют одну из наименее изученных групп паразитов. В настоящее время генетический полиморфизм известен преимущественно для паразитов морских рыб побережья Тихого океана. При этом паразиты пресноводных рыб, и, в частности, рыб Евразии до сих пор остаётся неизученными. Маркирование ядерного и митохондриального геномов личиночных стадий (церкарий) паразитов, обнаруженных нами на пресноводных моллюсках из водоёмов России и Беларуси, свидетельствует о монофилетическом происхождении этой группы паразитов. На основании филогенетических реконструкций показано, что на территории Восточной Европы можно идентифицировать до 8 видов, принадлежащих к двум родам. Наблюдается специфичная ассоциация личинок паразитов разных филогенетических линий с отдельными филогенетическими линиями пресноводных моллюсков. Представленный нами впервые анализ варибельности мтДНК и рДНК пресноводных паразитов позволяет сделать новые выводы в отношении эволюции апорокотилид.

Филогенез микроба чумы *Yersinia pestis*: экологический подход

Сунцов В. В.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

В решении проблемы происхождения и эволюции микроба чумы *Yersinia pestis* доминирует молекулярно-генетический (МГ) подход. Молекулярная методология диагностики и филогении чумного микроба хорошо разработана: применяются разнообразные общепринятые для прокариот компьютерные технологии реконструкции филогенетического процесса, построены многочисленные дендрограммы/филограммы, отражающие историю чумного микроба с момента его появления до формирования геновариантов в различных природных очагах. Все созданные МГ-методами филогенетические дендрограммы чумного микроба в принципе сопоставимы, что придаёт уверенность в истинности представленных филогений. МГ-методами надёжно показано, что прямым предком микроба чумы является возбудитель псевдотуберкулёзной кишечной инфекции — дальневосточной скарлатиноподобной лихорадки (*Y. pseudotuberculosis* 0:1b), широко распространённой в холодных районах Северной и Центральной Азии и на Дальнем Востоке. При этом дивергенция возбудителя чумы от популяции (клона) псевдотуберкулёзного предка прошла в эволюционном масштабе времени недавно, не ранее 30 000 лет назад. Районом видообразования большинство исследователей называют Центральную Азию и/или районы к ней прилегающие. В корне филогенетического древа помещают абстрактную статистически обоснованную форму предкового микроба чумы — так называемого наиболее современного общего предка (most recent common ancestor, MRCA). При этом популяционно-генетический процесс преобразования клона псевдотуберкулёзного микроба в MRCA не раскрывается. Исходного хозяина возбудителя чумы МГ-подход не указывает. Полагают, что MRCA стал основателем кластера возбудителей чумы, объединённых в биовар *Pestoides*. Возбудители этого биовара проявляют избирательные свойства вирулентности: вирулентны только к хозяевам-полёвкам (*Microtinae*) и авирулентны по отношению к суркам, сусликам, песчанкам, к человеку. По некоторым МГ-признакам «полёвковые» формы чумного микроба наиболее близки к предковому псевдотуберкулёзному микробу, в связи с этим представителей кластера *Pestoides* помещают в базальную часть филогенетического дерева,

то есть считают наиболее древними формами/геновариантами. Полагают, что высоковирулентный микроб «настоящей» чумы (биовар *Antiqua*) возник от какого-либо биовара *Pestoides* в популяциях алтайского сурка (*Marmota baibacina*) где-то на Тянь-Шане накануне второй пандемии чумы, именуемой «Чёрной смертью» (XIV–XVIII века). Время проникновения вирулентного возбудителя чумы на Тибет и в Гималаи в популяции гималайского сурка относят к позднему Средневековью и/или Новому времени, т.е. после начала второй пандемии.

Построенные на основе МГ-подхода многочисленные филогении чумного микроба содержат непреодолимые противоречия. Явной видится несостоятельность МГ-заключений об образовании сначала первичных «полевковых» природных очагов чумы, образовавших азиатско-африканский ареал слабовирулентного возбудителя биовара *Pestoides*. Затем тысячи лет позднее внутри этого ареала на Тянь-Шане якобы возникли «сурочьи» очаги чумы, которые распространились в границах «полевковой» чумы. В результате двух волн азиатско-африканской экспансии микроба чумы, как полагают, в Азии сформировались совмещённые и/или смежные очаги «сурочьей» и «полевковой» чумы, которые существуют в настоящее время. Такие МГ-выводы и заключения в отношении истории возникновения и азиатской и мировой экспансии микроба *Y. pestis* не находят поддержки экологическими, биогеографическими, зоолого-паразитологическими, палеонтологическими и иными «классическими» данными. Поэтому не удивительно, что МГ-подход не может предложить достоверный сценарий-нарратив всеобщей истории чумного микроба: где, когда, каким образом и при каких природных обстоятельствах возник микроб *Y. pestis* и как распространялся в мире, охватив, в конечном счёте, все континенты, кроме Австралии и Антарктиды.

В то же время достижения МГ-подхода создали предпосылки для реконструкции филогенеза чумного микроба на основе классического геккелевского подхода с использованием разнообразных не молекулярных признаков. Это позволило представить достоверный экологический сценарий-нарратив происхождения и экспансии чумного микроба. Ключевыми факторами для рождения «экологического» взгляда на историю чумы были: а) открытие прямого предка чумного микроба (Skurnik et al., 2000) и б) выявление его эволюционной молодости (Achtman et al., 1999, 2004) (классическая теория природной очаговости чумы датировала происхождение возбудителя олигоценом-плиоценом (Кучерук, 1965; Ралль, 1965). То есть МГ-достижения позволили чётко определить и характеризовать корень

филогенетического дерева, а фактология классической теории природной очаговости чумы формирует ветви филогенетического дерева. Кратко этот сценарий выглядит следующим образом: микроб чумы *Y. pestis* дивергировал от псевдотуберкулезного микроба *Y. pseudotuberculosis* O:1b в гетеротермной и гетероиммунной среде — паразитарной системе сурок-тарбаган (*Marmota sibirica*) — блоха *Oropsylla silantiewi* в условиях максимального (сартанского) похолодания климата Центральной Азии 22–15 тыс. лет назад. Дальнейшая естественная адаптивная радиация исходной(ых) популяций осуществлялась в Азии по принципу «масляного пятна». С деталями процесса видообразования и мировой экспансии микроба чумы можно ознакомиться в ряде публикаций (DOI: 10.31857/S0016675821020119; DOI: 10.31857/S0044459621060075; DOI: 10.31857/S0042132420010068; DOI: 10.31857/S0044513420090160; DOI:10.31857/S0869–5873893260–269; DOI:10.15372/SEJ20180401; DOI: 10.7868/S000233291601015X). Надо полагать, что этот сценарий будет постепенно отшлифовываться, уточняться и насыщаться новыми, прежде всего МГ-фактами. Надо надеяться, что он не претерпит радикальных изменений и станет нуль-гипотезой для разработки эколого-молекулярно-генетического синтеза в проблеме чумы в целом.

Интегративная делимитация видов родов *Eubrownia*, *Spongiosocsum*, *Chlorococsum* (Chlorophyceae, Chlorophyta): синтез морфологии и филогении

Темралеева А. Д.¹, Букин Ю. С.²

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук — обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Пушинский научный центр биологических исследований Российской академии наук», Пушино

²Лимнологический институт СО РАН, Иркутск

Несмотря на то, что разнообразие зелёных водорослей изучается давно, наши знания об их таксономических и филогенетических связях всё ещё недостаточны. Это исследование представляет собой одну из первых попыток привести в соответствие морфологическую идентификацию водорослей родов *Eubrownia*, *Spongiosocsum* и *Chlorococsum*, принадлежащих кладе *Moewusinia*, с методами разграничения видов на основе ДНК.

В работе использовали 15 штаммов водорослей из альгологической коллекции ACSSI ИФХиБПП РАН (Россия). Часть из них получена из коллекции культур водорослей Киевского университета (ACKU, Украина) и представляют собой субкультуры штаммов коллекций Геттингенского университета (SAG, Германия) и Техасского университета (UTEX, США). Часть штаммов была выделена *de novo* из каштановых почв и солонцов Волгоградской области (Россия). Штаммы выращивали на среде BG11 с 1% агаром при стандартных условиях и первоначально идентифицировали по морфологическим признакам с помощью световой микроскопии. Далее из биомассы водорослей выделяли суммарную ДНК. Амплифицировали последовательности гена 18S рРНК и спейсера ITS2 с помощью условий и праймеров 18SF и 18SR (Katana et al., 2001) и условий и праймеров ITS3F и ITS4R (White et al., 1990) соответственно. Затем продукты ПЦР очищали из агарозного геля и секвенировали. Полученные последовательности были депонированы в GenBank. Далее был выполнен поиск ближайших гомологов по алгоритму BLASTn и множественное выравнивание с использованием программы BioEdit. Программу IQ-TREE применяли для определения эволюционных моделей ДНК на основе байесовского информационного критерия и реконструкции филогенетического дерева методом максимального правдоподобия. Для оценки надёжности топологии дерева

использовался сверхбыстрый бутстрэп. Также программа IQ-TREE была необходима для построения матрицы генетических дистанций, на основе которой производилось разграничение видов с помощью метода автоматического обнаружения пропусков штрихкодов (ABGD) на онлайн-сервисе <https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/abgd/>. При реализации алгоритма PTP применяли онлайн-сервис <https://species.h-its.org/>. Метод GMYC из пакета «splits» для статистической среды R использовался для выделения кластеров на уровне видов на дереве и для определения порога разграничения видов. Ультраметрическое филогенетическое дерево для анализа GMYC было реконструировано байесовским методом в программе BEAST. Фолдинг ITS2 был выполнен по принципу минимальной энергии на веб-сервере RNAfold. Наличие и положение компенсаторных замен (CBC) в консервативных регионах ITS2 оценивали согласно A. Coleman (2009) с помощью программы 4SALE. Вторичные структуры визуализировали в программе Pseudoviewer. Консервативные мотивы и молекулярные подписи идентифицировали на онлайн-сервисе WebLogo.

В результате исследования было показано, что изученные штаммы ACSSI в основном имели фенотипы, характерные для зелёных водорослей родов *Eubrownia*, *Chlorococcum* и *Spongiosocum*. Однако к типичным видовым диагнозам нами были отмечены некоторые морфологические дополнения, например, тетрадный тип у *E. aggregata* ACSSI 224 и *E. isobilateralis* ACSSI 229, сложные клеточные агрегаты у всех вновь выделенных штаммов *E. dissociata*, наличие мешковидных клеток и более крупный размер клеток у *S. tetrasporum* ACSSI 120, накопление липидов и грануляция крахмала в некоторых старых культурах. В отличие от видов *Chlorococcum* виды *Eubrownia* и *Spongiosocum* имели небольшие межвидовые генетические дистанции, не превышающие 5.7 и 2.1% для спейсера ITS2, соответственно, и 0.1% для гена 18S рПНК для обоих последних родов. Виды рода *Chlorococcum*, но не *Eubrownia* и *Spongiosocum*, чётко отличались от других видов с помощью анализов GMYC, ABGD и PTP. GMYC-анализ последовательностей 18S рПНК генерировал больше генетических групп, также как и PTP-анализ последовательностей ITS2. Только алгоритм ABGD всегда выявлял одинаковое количество кластеров для двух маркеров, в то время как анализ PTP и GMYC давал их различное количество для последовательностей 18S рПНК и ITS2. Подход CBC хорошо разделил только видовой комплекс *E. isobilateralis*+*E. aggregata* от других видов *Eubrownia*, а также виды *C. infusionum* и *C. costatozygotum*, *C. echinozygotum* и *C. costatozygotum* между собой. Впервые показано, что ITS2 родов *Eubrownia* и *Chlorococcum* является

одним из самых длинных среди изученных до сих пор ITS2 зелёных водорослей и имеет уникальную вторичную структуру с разветвлённой III спиралью и необычно длинной IV спиралью. Также были обнаружены молекулярные «подписи» UCAUG и UCACA в базальной области (4–5 п.н.) I спирали ITS2, которые различают эти два рода. В ходе работы стала очевидна возможная путаница штаммов, полученных из альгологической коллекции SAG, в частности субкультур *C. infusionum* ACSSI 206 (=SAG 10.86) и *C. echinozygotum* ACSSI 203 (=SAG 213–5). Их ITS2 последовательности были идентичны и не имели близкого родства с исходным штаммом *C. echinozygotum* UTEX 118, который, по-видимому, принадлежит кладе *Stephanosphaeria*, а не *Moewusinia*. Мы предполагаем, что подобная ситуация могла сложиться и в отношении аутентичных штаммов *E. dissociata* SAG 207–1 и *E. illinoisensis* ACSSI 227 (= SAG 93.80), ITS2 последовательности которых также абсолютно одинаковы. Однако последовательности исходных культур UTEX 128 и UTEX 1457 в генетических базах данных отсутствуют.

Неуверенность в подлинности штаммов, схожие морфологические характеристики, неоднозначность подхода СВС и алгоритмов разграничения видов, плохой охват ареала распространения видов и, следовательно, ограниченное количество последовательностей привели к консервативным таксономическим выводам. По нашему мнению, пока лучше не синонимизировать перечисленные виды, чем ошибочно объединить объекты, представляющие различные эволюционные линии.

**Комплексная ревизия микрогастропод
рода *Tschernomorica* (Vinarski et Palatov, 2019)
(Mollusca:Gastropoda:Hydrobiidae)
грунтовых вод Западного Закавказья**

**Чертопруд Е. М.¹, Палатов Д. М.^{1,2,3}, Екимова И. А.¹,
Щепетов Д. М.¹, Винарский М. В.³**

¹Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Москва

²Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

³Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург

Среди широкого разнообразия микрогастропод семейства Hydrobiidae, освоивших жизнь в грунтовых водах Западного Закавказья, особый интерес представляет род *Tschernomorica* (Vinarski et Palatov, 2019). Для его представителей характерно наличие миниатюрной (1,5-2 мм) яйцевидной раковины с умеренно выпуклыми оборотами, что долгое время служило основанием для помещения их в состав конхологически близкого балканского рода *Belgrandiella* A. J. Wagner 1928 (Старобогатов, 1964; Schütt, Şeşen, 1993). Современные исследования, опирающиеся на новые анатомические данные (в частности, на форму пениса самцов), показали, что данный род эндемичен для территории Восточного Причерноморья (Крым, Западное Закавказье, Понтийские горы Турции). Пенис *Tschernomorica* обыкновенно несёт небольшой дорсо-латеральный отросток, чья форма и размер варьируют в пределах рода. От многих других родов стигобионтных гидробиид Кавказского региона *Tschernomorica* отличается, в частности, наличием хорошо развитых глаз. На данный момент род объединяет пять видов: *T. kimmeria* (Vinarski et Palatov, 2019) (типовой вид), *T. adsharica* (Lindholm 1913), *T. caucasica* (Starobogatov 1962), *T. inconspicua* (Vinarski et Palatov, 2019) и *T. lindholmi* (Vinarski et Palatov, 2019). В отличие от истинно стигобионтных (депигментированных и слепых) гидробиид, также широко распространённых в грунтовых водах Закавказья, виды рода *Tschernomorica* преобладают не в глубоких карстовых полостях, а в гело- и реокренах.

В ходе данного исследования нами были проанализированы образцы более чем из 300 различных локаций, среди которых гипогейные водные объекты, а также реки и ручьи родникового происхождения. Сбор

материала проходил на территории Краснодарского края, Абхазии и Западной Грузии на протяжении последних 14 лет. Камеральная обработка материала включала стандартные измерения раковин моллюсков с последующим расчётом основных морфометрических индексов. Тонкая структура раковины, телео- и протоконха, крышечки и радулы была изучена с использованием сканирующей электронной микроскопии (Vega 3 Tescan). Анатомические исследования включали препаровку копулятивного аппарата самцов. Молекулярно-генетический анализ включал в себя амплификацию и секвенирование митохондриального (COI) и ядерного (H3) маркеров.

Полученные результаты позволяют предположить, что истинное разнообразие группы существенно превосходит более ранние представления. По предварительным данным на территории Западного Закавказья обитает не менее 20 видов рода *Tschernomorica* или же подобных им микрогастропод, родовая принадлежность которых требует молекулярного подтверждения. Представления об ареале группы существенно расширены. Согласно последним результатам, восточная граница ареала доходит до западных склонов Сурамского хребта (Западная Грузия), где представители рода обнаруживаются в локальных местообитаниях подобно истинно стигобионтным гидробиодам. Полученные данные позволяют более точно оценить состав пресноводной малакофауны Западного Закавказья. Обнаружение и описание ряда новых эндемичных таксонов стигобионтных микрогастропод на территориях Западной Грузии, Абхазии и Краснодарского края даёт возможность взглянуть на Западное Закавказье как на недооценённую «горячую точку» (biodiversity hotspot) биологического разнообразия.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 21-14-04401.

Развитие пищеварительной системы сиговых рыб. Сравнительное исследование

Бабина П. В.¹, Кондакова Е. А.^{1,2}, Богданова В. А.²

¹Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра эмбриологии, Санкт-Петербург

²Санкт-Петербургский филиал Всероссийского
научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии, Санкт-Петербург

Сиговые рыбы представляют значительный интерес для эволюционной биологии, имеют большое социально-экономическое значение как важные объекты промысла и являются перспективными объектами холодноводной аквакультуры. Этим определяется актуальность исследований различных сторон биологии этих видов.

Нами было выполнено сравнительно-гистологическое исследование пищеварительной системы поздних зародышей *Coregonus nasus* (4,8 мес. после оплодотворения, по), *Coregonus peled* (3 мес. по), *Coregonus muksun* (5,2 мес. по), *Coregonus lavaretus* (5,2 мес. по), а также гибрида *Coregonus peled* x *Coregonus nasus* (4 мес. по) и личинок этих видов в день вылупления. Икра развивалась в один сезон (осень 2016 — весна 2017), в одинаковых условиях. Инкубацию икры проводили в аппаратах Вейса при температуре от 0,1–0,2 °С в зимний период до 2,1 °С к середине апреля.

На поздних эмбриональных стадиях пищеварительный тракт у перечисленных видов дифференцирован на отделы, имеются печень, поджелудочная железа с островком Лангерганса, а также протоки печени и поджелудочной железы.

Эпителий ротоглоточной полости и пищевода стратифицированный. В дистальной части пищевода и в зачатке желудка эпителий столбчатый. Слизистые клетки в ротоглоточной полости и пищеводе отмечены у *C. nasus*, *C. muksun*, *C. lavaretus*. У *C. peled* и *C. peled* x *C. nasus* они отсутствуют. У зародышей перечисленных видов имеются зачатки челюстных и глоточных зубов. На стадии вылупления глоточные зубы прорезаются у *C. muksun* и *C. lavaretus*. В ротоглоточной полости вылупившихся личинок всех названных видов отмечены вкусовые почки с открытыми рецепторными поверхностями.

Эпителий кишки у зародышей *C. nasus*, *C. muksun*, *C. lavaretus* образует невысокие складки. Надъядерные вакуоли в клетках эпителия задней кишки

отсутствуют. У всех перечисленных видов в печени видны сосуды с эритроцитами, но у личинок *C. peled* эти сосуды развиты в наименьшей степени.

У поздних зародышей перечисленных видов в печени отмечены клетки с вакуолями, но печень не выглядит «ажурной». На стадии вылупления у личинок в клетках печени вакуоли не различимы. Надъядерные вакуоли в клетках эпителия задней кишки появляются на стадии вылупления, до начала смешанного питания. Зачаток плавательного пузыря личинок небольшой, с щелевидным просветом.

Таким образом, развитие пищеварительной системы у перечисленных видов принципиально сходно.

Авторы благодарят Ресурсный центр развития молекулярных и клеточных технологий СПбГУ. Работа выполнена в рамках проекта ProjectKS 4058 — ARCTAQUA.

Конвергентный морфогенез зубной системы растительноядных рыб и амфибий позднего палеозоя Восточной Европы

Буланов В. В.^{1,2}, Миних А. В.³

¹*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, Москва*

²*Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань*

³*Саратовский национальный исследовательский
государственный университет им. Н. Г. Чернышевского, Саратов*

Уникальной особенностью палеосообществ средней-поздней перми Восточной Европы является появление в аквальных экотопах древнейших в мире рыб и земноводных, адаптированных к облигатной или факультативной фитофагии. Среди рыб растительноядная трофическая специализация отмечается у представителей отряда *Eurynotoidiformes*, среди амфибий — у большинства описанных видов неотенического семейства *Kotlassiidae* (*Seymouriamorpha*). Обе группы являются эндемичными для указанного региона и населяли пресноводные экосистемы, сформировавшиеся на территории Восточно-Европейской платформы после регрессии Казанского эпиконтинентального морского бассейна.

У котласIID и эвринотоидиформ переход к растительноядности сопровождался выработкой сходных инноваций в строении зубной системы, многие из которых находят аналогии также среди современных позвоночных сходной трофической ориентации. По сравнению с хищными предковыми таксонами у обсуждаемых растительноядных палеозойских позвоночных наблюдается: 1) переход к поликуспидности (количество вершинок отдельно взятых зубов у представителей обоих филумов может достигать восьми-деяти); 2) сокращение числа маргинальных зубов (у эвринотоидиформ происходит переход к их однорядному расположению, что отличает группу от большинства изохронных таксонов актиноптеригий); 3) удлинение оснований зубов поперёк несущих костей с формированием у наиболее специализированных форм выраженного контрфорса; 4) формирование выраженного наклона апикальной части коронок внутрь ротовой полости; 5) появление режущей оторочки в основании зубцов коронок (могут исчезать у эвринотоидиформ с соскребающим типом питания вследствие объединения зубцов). Перечисленный набор признаков в различных комбинациях широко представлен у современных растительноядных рыб и лацертилий, а также присутствует у ископаемых рептилий-фитофагов

широкого таксономического спектра и размерного класса (включая палеозойские формы), т.е. многократно возникал на конвергентной основе в связи с переходом к фитофагии в эволюционной истории позвоночных.

Несмотря на указанное сходство, следует отметить и ряд весомых отличий в реализованных конструкциях зубной системы рассматриваемых групп, обусловленных огромной филогенетической дистанцией и базовыми расхождениями в конструкции краниума. У котлассиид наиболее сложно устроены коронки зубов, расположенных в роstralном отделе черепа (в первую очередь в *graeataxillaria*), в то время как у эвринотоидиформ – в средней части зубного ряда. Челюстные зубы эвринотоидиформ приобретают не типичное для рыб и амфибий лабио-плевродонтное крепление к челюстям, и, в отличие от котлассиид, – инвертированное расположение рабочей части коронок у зубов верхней и нижней челюстей (несущие зазубренность режущие канты у зубов-антагонистов имеют встречную направленность). В обеих группах озубление нёбного комплекса хорошо представлено, однако нёбные зубы эвринотоидиформ по форме и размеру сильно отличаются от челюстных и, с большой вероятностью, функционировали отдельно от последних, обеспечивая возможность расширения кормовой базы за счёт включения в неё объектов животного происхождения. У котлассиид, напротив, на латеральных элементах нёбного комплекса на рекапитуляционной основе формируется ряд крупных зубов, по форме и размеру сопоставимых с челюстными и связанных с ними функционально: при смыкании челюстей, нижнечелюстной зубной ряд входил в пространство между верхнечелюстным и нёбным рядами, что обеспечивало возможность разрезающего или раздавливающего воздействия на объект. Манипулятивные возможности нижней челюсти при этом были расширены за счёт формирования «скользящего» челюстного сустава, допускающего прополинарные экскурсы нижней челюсти значительной амплитуды.

Несмотря на то, что эволюция обеих групп протекала в пределах одной зоогеографической области и во многих морфологических аспектах протекала конвергентно, время первого появления растительноядных рыб и амфибий в региональном разрезе не совпадает. Котлассииды, зубная система которых демонстрирует начальные этапы перехода к фитофагии, появляются раньше и известны из нижеказанского подъяруса (*Biarmica tchudinovae*); наиболее специализированные формы семейства, относимые к роду *Leptoropha*, описаны из терминальной казани и просуществовали до конца северодвинского века. В поздней перми (вятский ярус) в водном блоке тетрапод преобладают котлассииды более широкой трофической

ориентации, сохранившие, тем не менее, возможность питания водной растительностью (*Microphon* spp.). Самые примитивные растительноядные эвринотидиформы (*Kichkassia furcae*, *Lapkosubia uranensis*) происходят из верхов уржумского яруса; при этом морфологическое и биоморфное разнообразие этой группы рыб равномерно увеличивается до конца перми и наиболее специализированные виды (*Isadia arefievi*) появляются в вятское время. Стратиграфическое распределение обсуждаемых таксонов в совокупности с данными по динамике эволюционных инноваций в строении челюстного аппарата позволяет говорить о наличии в водоёмах средней и поздней перми Восточной Европы острых конкурентных отношений в секторе консументов первого порядка между адаптированными к растительноядности рыбами и неотеническими представителями сеймуриаморф (*Kotlassiidae*).

Исследование поддержано совместным международным грантом РФФИ и Лондонского Королевского общества № 21-54-10003 КО-а, а также Программой стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета.

Эволюция круглоротых рыб семейства Cyclopteridae (Cottoidei)

Воскобойникова О. С.¹, Кудрявцева О. Ю.²,
Орлова С. Ю.³, Орлов А. М.^{3, 4, 5, 6, 7, 8}, Назаркин М. В.,
Чернова Н. В.¹, Мазникова О. А.³

¹Зоологический институт РАН — ЗИН, Санкт-Петербург

²Мурманский морской биологический институт
Кольского научного центра РАН — ММБИ КНЦ, Мурманск

³Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО, Москва

⁴Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН — ИПЭЭ, Москва

⁵Дагестанский государственный университет — ДГУ, Махачкала

⁶Томский государственный университет — ТГУ, Томск

⁷Прикаспийский институт биологических ресурсов
Дагестанского научного центра РАН — ПИБР ДНЦ, Махачкала

⁸Институт океанологии им П. П. Ширинова
РАН — ИО РАН, Москва

Круглоротые представляют собой компактное семейство костистых рыб подотряда Cottoidei, населяющее воды Дальнего Востока и Арктики. В настоящее время по разным оценкам известно до 27–28 видов круглоротых, относящихся к 6 родам и 3 подсемействам. Несмотря на довольно хорошую изученность внешнего строения этих рыб и разработку проблем систематики круглоротых рыб, в последнее время появился ряд исследований, которые существенно дополнили представления о морфологии и эволюционных преобразованиях Cyclopteridae. Вместе с молекулярными данными они изменили представления о систематике и филогении круглоротых, дали возможность по-новому взглянуть на эволюцию этой сложной группы рыб. К числу этих исследований можно отнести работы Биркедалла и др. (Byrkjedal et al., 2007), Каи и др. (Kai et al., 2015), Хатано и др. (Natano et al., 2016), Оку и др. (Oku et al., 2017), Воскобойникова и др. (2016, 2020), Воскобойникова, Баланов (2019) и др. Целью нашей работы послужило обобщение накопленных материалов по проблемам эволюции круглоротых рыб.

Сравнительный анализ 82 морфологических признаков 24 видов круглоротых рыб позволил пересмотреть ценность ряда из них для систематики

Cyclopteridae. В первую очередь это относится к наружному вооружению, строение которого было положено ранними авторами (Линдберг, Легеза, 1955; Ueno, 1970) в основу классификации этого семейства. Сохраняя своё значение для систематики, наружное вооружение проявляет значительный половой диморфизм, что позволяет использовать степень развития этого признака лишь у самок круглופёрых. Среди других значимых в систематическом отношении признаков можно перечислить особенности строения неврокраниума, спланхнокраниума и жаберных дуг. На основании исследованных морфологических признаков был проведён кладистический анализ Cyclopteridae, который позволил выполнить ряд таксономических изменений. В целом было подтверждено наличие в семействе Cyclopteridae трёх ранее предложенных подсемейств (Oku et al., 2017): Cyclopterinae, Aptocyclinae и Eumicrotrematominiae. Из них *Cyclopterus* является наиболее генерализованным в семействе, что подтверждает точку зрения предыдущих исследователей (Ueno, 1970; Smith, Busby, 2014; Oku et al., 2017). Развитие вооружения *Cyclopterus*, по-видимому, представляет собой начальный этап в становлении этой структуры. Современный ареал *Cyclopterus* в северной Атлантике и атлантическом секторе Арктики, в отдалении от дальневосточного центра видового разнообразия круглופёрых (22 из 24 исследованных видов), вызывает предположение о его расселении в Арктику во время одного из открытий Берингова пролива и дальнейшем вытеснении *Cyclopterus* из дальневосточного центра происхождения круглופёрых их более продвинутыми видами. *Aptocyclus*, сохраняя ряд плезиоморфий, характеризуется значительным числом продвинутых признаков, связанных с полной редукцией наружного вооружения и частичной редукцией скелета и сейсмосенсорной системы. Достаточно крупный для круглоперых максимальный размер этого вида (SL 420 мм) в сочетании с признаками редукции позволяет говорить о неотеническом пути его развития, позволившем этому виду освоить толщу вод. *Cyclopsis*, сохраняя ряд генерализованных особенностей круглופёрых, вместе с тем характеризуется такой апоморфией, как наличие мелких волосковидных кожных придатков на теле. *Lethotremus* включает в себя 2 вида — *L. awae* и *L. muticus*. Из них первый вид явно является прогенетическим, характеризуясь мелкими размерами тела, потерей наружного вооружения, частичной или полной редукцией ряда костей и элементов сейсмосенсорной системы. *Proeumicrotremus soldatovi* обособляется от видов рода *Eumicrotremus*, сохраняя ряд генерализованных признаков строения скелета, сейсмосенсорной системы и внешней морфологии. По-видимому, он демонстрирует базальный паттерн вооружения

для видов *Eumicrotremus*. Молекулярная кладограмма также показала его обособленность от других видов *Eumicrotremus*.

Остальные виды *Eumicrotremus* образовали три клады, по-видимому, представляющие собой группы видов. Первая из них включила прогенетические виды, обнаруживающие тенденцию к сокращению размеров тела и частичной или полной редукции ряда морфологических признаков. Две вторые группы различаются параметрами строения наружного скелета, но демонстрируют полноценное развитие всех морфологических признаков и увеличение размеров тела.

Полученные результаты в основном подтверждены данными молекулярного анализа, которые показывают обособленное положение *Cyclopterus*, *Aptocyclus*, *L. awae*, *P. soldatovi* и *E. derjugini* от остальных видов *Eumicrotremus*, а также его последующую дифференциацию.

Разнонаправленность эволюционных преобразований в семействе (педоморфные: неотения, прогенез и пераморфные), по-видимому, связана со сложностью геологических процессов, происходящих в дальневосточном регионе в процессе становления Cyclopteridae.

Филогенетические преобразования способности к каудальной автотомии у игуаноморфных ящериц (Reptilia, Squamata, Iguania)

Гордеев Д. А.^{1,2}, Ананьева Н. Б.³

¹Волгоградский государственный университет,
кафедра биологии и биоинженерии, Волгоград

²Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Волгоградский филиал
(«ВолгоградНИРО»), Волгоград

³Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Каудальная автотомия — широко известная стратегия защиты от хищников, свойственная большинству лепидозавров: ящериц (Squamata, Sauria) и клювоголовых (Rhynchocephalia). Согласно современным представлениям, различают: уротомию (любой тип отбрасывания хвоста); истинную автотомию (или автотомию) — интравертебральный тип разлома (через тело позвонка) с последующей регенерацией утраченной части; псевдоавтотомию — интервертебральный (межпозвонковый) не спонтанный тип разломов хвоста без регенерации. Накопление новых данных о способах потери хвоста, особенностях морфологии интактных хвостов и регенератов, а также вариативности способности к образованию регенерата приводит к необходимости пересмотра имеющейся терминологии.

Истинная автотомия характерна для ринхоцефалий — сестринской группы для чешуйчатых рептилий и считается плезиоморфным состоянием по отношению к псевдоавтотомии. Игуаноморфные ящерицы (Iguania) — уникальная группа, включающая рептилий со всеми перечисленными вариациями потери хвоста, а также вторично утративших эту способность. Данное обстоятельство позволяет считать их перспективной группой для рассмотрения филогенетических преобразований вариаций способности к различным типам уротомии, а также её утраты.

Согласно современным морфологическим и молекулярно-генетическим представлениям, игуаноморфные ящерицы образуют две клады: Acrodonta (2 семейства) и Pleurodonta (12 семейств), разошедшиеся 168,2 млн лет назад. Дивергенция таксонов и их ранняя эволюция довольно чётко сконструированы для акродонтов, тогда как филогенетические взаимоотношения внутри плевродонтной клады не столь однозначны. Тем не менее, некоторые Tropiduridae (например, *Tropidurus hispidus*, *T. torquatus*), принадлежащие

к этой кладе и являющиеся сестринской группой по отношению к остальным плевродонтным ящерицам (в других реконструкциях — *Leiocephalidae*), обладают способностью к истинной автотомии, то есть исходным состоянием уротомии для чешуйчатых рептилий. Далее происходит утрата многими видами этой способности в онтогенезе через частичное (*Ctenosaura acanthura*, некоторые виды рода *Cyclura*, все *Basiliscus*) или полное (*Iguana iguana*, *Anolis latifrons*) разрушение плоскости автотомии. При частичном разрушении плоскости автотомии она может сохраняться в наиболее дистальной (*Anolis caroliensis*) или проксимальной (все *Sauromalus*, *Anolis equestris*, *A. fuscoauratus*, *A. petersii*) части хвоста. У некоторых видов (*A. caroliensis*) при частичной утрате плоскости автотомии способность к потере хвоста сохраняется.

Несколько иная картина наблюдается у акродонтных ящериц: истинная автотомия была полностью утрачена и не наблюдается, по крайней мере, у современных форм. Все *Chamaeleonidae* (сестринская группа для остальных *Acrodonta*) не обладают способностью к уротомии. Радиация *Agamidae* на неавтотомных *Uromastycinae* и других агамид произошла около 119,8 млн лет назад. Уротомия в форме специализированной псевдоавтотомии была восстановлена у *Leiolepidinae*, которые отделились от общего ствола *Agamidae* без *Uromastycinae* через 3,6 млн лет (116,2 млн лет назад). Еще через 10,6 млн лет (105,6 млн лет назад) появились две линии. Первая линия, вероятно, включала неавтотомных *Hydrosaurinae* и псевдоавтотомных *Amphibolurinae* (разошлись 95,8 млн лет назад), некоторые из которых могут развивать регенераты, а другие нет. Вторая филогенетическая линия эволюционировала 100,7 миллиона лет назад, что привело к разделению *Agaminae* и *Draconinae*. Обе последние группы включают виды, способные к псевдоавтотомии и регенерации. *Draconinae* включает *Bronchocela cristatella* и *Mantheyus phuwanensis*, отбрасывающие хвост и впоследствии регенерирующие его, а также многие неавтотомные виды.

Интересным фактом является то, что, согласно представленной схеме, дивергенция внутри *Acrodonta* (с апоморфным состоянием рассматриваемого признака) произошла на 34,8 млн лет раньше, чем у *Pleurodonta* (с плезиоморфным состоянием признака!). Вероятно, это связано с наличием исходного комплекса условий (образ жизни, поведенческие стратегии и т.д.), способствующих сохранению плоскости перелома в хвостовых позвонках, которые впоследствии стали ослабевать. Наиболее вероятной признаётся следующая последовательность эволюционных изменений способности к уротомии: внутривозвонковая аутоотомия, отсутствие аутоотомии, межпозвонковая аутоотомия.

Изменчивость посткраниального скелета речных уток (*Anas s.l.*): выявление узлов приложения естественного отбора

Зеленков Н. В.

Палеонтологический институт им. А. А. Борисака
РАН, Москва

Индивидуальной изменчивости скелета птиц традиционно уделяется крайне мало внимания: считается, что адаптации к полёту, наряду с очень быстрым ростом, налагают существенные ограничения на возможное проявление структурных и размерных вариаций в остеологии. И хотя скелет птиц, действительно, значительно менее изменчив по сравнению с таковым других тетрапод, детальное изучение пропорциональной и структурной изменчивости на птицах, которое могло бы позволить качественно и количественно оценить её размах, ранее практически не проводилось. Для оценки вариабельности скелета птиц мною была предпринята попытка изучить размах изменчивости на примере одной морфологически гомогенной группы — европейских речных уток (род *Anas s.l.*). Ранее вариабельность скелета у утиных прицельно изучалась лишь в нескольких работах (Latimer, Wager, 1941; Woelfle, 1967; Livezey, 1993), в которых исследовались только некоторые метрические параметры костей и их вес. В настоящей работе впервые исследован диапазон структурной и пропорциональной изменчивости различных элементов скелета речных уток, а полученные данные проинтерпретированы с позиции возможного приложения действия естественного отбора. Проанализировано 243 скелета и ряд изолированных костей 7 видов европейских речных уток (*Spatula querquedula*, *S. clypeata*, *Mareca penelope*, *M. strepera*, *Anas crecca*, *A. acuta*, *A. platyrhynchos*). В качестве основного метрического индикатора изменчивости линейных размеров использовался диапазон вариации (далее ДВ), рассчитываемый как сумма максимальных наблюдаемых отклонений в процентах в большую и меньшую сторону относительно среднего. Традиционные статистические показатели (стандартное отклонение и коэффициент вариации) представляют собой функции дисперсии выборки и не несут необходимой информации об абсолютных пределах изменчивости, представляющих наибольший интерес с точки зрения данного исследования. Согласно полученным данным, ДВ отдельных линейных измерений элементов посткраниального скелета у всех исследованных видов варьировал от минимальных 5% до

максимального 41%. Для большинства измерений ДВ составляли от 7% до 27%. Заметно увеличенные ДВ (до 37%) отмечены для трёх измерений коракоида, при этом общая длина коракоида и длина краниальной части коракоида демонстрировали заметно меньшую вариабельность. Наименее вариабельным параметром у всех костей оказалась общая длина, при этом ДВ длин проксимальных элементов крыла (плечевая и, в меньшей степени, локтевая кости) показали минимальные абсолютные значения из всех изученных параметров. ДВ длин костей задней конечности оказались больше, чем таковые для костей передней конечности. Наиболее вариабельным параметром у всех изученных элементов скелета оказалась ширина стержня. Во всех случаях кроме *A. acuta* наибольший средний ДВ (20–30%) был характерен для коракоида. Тарсометатарсус также характеризовался повышенной изменчивостью у большинства видов. Наибольшая вариабельность характерна для *A. platyrhynchos*, а наименьшая — для *M. strepera*. Вариация абсолютных показателей отдельных пропорций в большинстве случаев не превышала 10% относительно среднего, хотя индексы, в которых учитывалась ширина стержня, показали больший коэффициент вариации. Исследованные индексы не показывают зависимости от размера кости, что указывает на постоянство основных пропорций длинных костей посткраниального скелета уток независимо от размера тела. Вариабельность индекса робустности снижается от проксимальных элементов передней конечности к дистальным.

Выраженная неоднородность изменчивости в посткраниальном скелете уток позволяет предполагать, что более стабильные параметры находятся под большим контролем естественного отбора. Низкая изменчивость длины коракоида свидетельствует о важности точной фиксации плечевого сустава относительно грудины — места крепления основных летательных мускулов. Наименьшая изменчивость длины элементов крыла отражает адаптивную отточенность устройства летательного аппарата. Ключевой полётной специализацией речных уток может оказаться их способность к практически вертикальному взлёту без характерного для практически всех водоплавающих птиц разбега. Вертикальный взлёт позволяет речным уткам моментально избегать опасности и, следовательно, населять не крупные водоёмы, в том числе в лесной зоне, недоступные для более примитивных представителей утиных. Эта способность также позволяет речным уткам питаться непосредственно у береговой линии или вблизи берега — в зонах, где ощутимо воздействие наземных хищников и поэтому зачастую избегаемых другими утиными. Повышенная изменчивость элементов задней

конечности указывает на то, что наземная (водная) локомоция не играет такой критической роли в выживании речных уток, как полёт — во всяком случае, устройство задней конечности слабее контролируется отбором. Отмеченная повышенная изменчивость общих параметров робустности кости позволяют утверждать, что необходимость воспроизвести стабильную по пропорциям элементов и их суставных частей конструкцию имеет приоритет над контролем вовлечённых в реализацию этой программы ресурсов. Более толстые кости при равной длине требуют большего объёма строительного материала, что очевидно не является критическим ограничивающим фактором для речных уток. Повышенная изменчивость *A. platyrhynchos* может быть связана с активным освоением этим видом антропогенных ландшафтов. Напротив, наименьшая изменчивость *M. strepera* отражает относительно узкую биотопическую приуроченность к самому южному ареалу, охватывающему преимущественно степную и лесостепную зоны Евразии. Сильной изменчивостью характеризуются северные виды — *Mareca penelope* и *A. acuta*. Неустойчивость климатических условий в высоких широтах может способствовать поддержанию относительно высокой морфологической изменчивости у северных видов в сравнении с южными, обитающими в более равномерных и предсказуемых климатических условиях.

Исследование выполнено в рамках проекта Российского фонда фундаментальных исследований 20–04–00975.

План строения дикинсоний — древнейших подвижных животных

Иванцов А. Ю., Закревская М. А.

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка
РАН, Москва

Дикинсонии (*Dickinsonia*) — древнейшие из известных подвижных многоклеточных животных, установленное время существования которых ограничивается интервалом 560–550 млн лет назад. Дикинсонии входят в состав вымершего таксона высокого ранга, именуемого *Proarticulata*. В ископаемом состоянии дикинсонии сохраняются преимущественно в виде отпечатков тел и слепков разнообразных следов жизненной активности. Судя по отпечаткам, дикинсонии имели широкое и невысокое тело овальной формы со слегка различающимися концами: одним немного расширенным, а другим суженным. Большинство известных отпечатков тела дикинсоний было сформировано неким расчленённым образованием, состоящим из значительного числа тонких поперечных элементов. Яркой особенностью дикинсоний было наличие осевой борозды, разделяющей поперечные элементы пополам на два продольных ряда, слегка смещённых друг относительно друга. Такие «полусегменты» мы называем изомерами. На расширенном конце тела располагалась особая лопасть субтреугольной формы. Судя по следам, при движении животного этот конец всегда занимал переднее положение. На противоположном, суженном конце находилась зона роста, где происходило образование новых изомеров. Облекая со всех сторон внутренние области, расчленённое образование, по-видимому, имело форму мешка, который в ходе фоссилизации схлопывался до двухслойной лепёшки. Слои были слабо связаны между собой и в процессе захоронения и фоссилизации обычно сдвигались друг относительно друга. Анализ тафономических особенностей показывает, что расчленённое образование дикинсоний состояло из механически прочного и устойчивого к биохимической деструкции материала, который мог содержать в своём составе биополимеры наподобие коллагена, кератина или эластина. Расчленённое образование располагалось на некотором расстоянии от поверхности тела дикинсонии. Исключительные по сохранности образцы показывают, что покров на верхней стороне тела дикинсоний не был расчленён, а его внешняя поверхность несла многочисленные, тесно расположенные бугорки. Данные о строении нижней стороны дикинсоний поставляют следы

питания, которые создавались животным в спокойной обстановке кормления на микробном мате. Полностью развитый след представляет собой, по сути, прямой отпечаток вентральной стороны дикинсонии. Судя по нему, вентральная сторона была поделена на поперечные элементы так же, как лежащее глубже в теле расчленённое образование. Однако имеется и одно существенное отличие. По крайней мере, у двух видов на нижней стороне присутствует широкая осевая нерасчленённая лопасть. Это контрастирует не только с морфологией спинной поверхности, но и со строением верхнего слоя расчленённого образования, где у всех дикинсоний ряды изомеров сходятся непосредственно на продольной оси. Мы интерпретируем внешний слой ткани тела дикинсоний как покровный эпителий, а расчленённое образование — как базальную мембрану.

На нижней стороне тела дикинсоний, глубже расчленённого образования, находились узкие поперечно ориентированные полости — вентральные карманы. Ранее они были известны лишь по редким вторичным песчаным следам. В рамках настоящего исследования нами впервые были изучены экземпляры, внутренние структуры которых сохранились в виде объёмных псевдоморфоз фрамбоидального пирита по органическому веществу. Полученное КТ-изображение вентральных карманов показывает, что они имели трубкообразную форму и были связаны с внешней поверхностью вертикально ориентированными щелями.

Вдоль оси тела дикинсоний протягивается линейное плотное образование неясной природы, выраженное на отпечатках особей среднего и крупного размера как глубокий и относительно широкий желоб. Исследование остатков индивидов, получивших серьёзные, но не летальные повреждения, показывает, что дикинсонии сохраняли способность к длительному существованию даже при потере трети объёма тела и половины приосевой области. Это позволяет заключить, что сохранение целостности осевой области не было критически важным для существования животного. Очевидно, что дикинсонии не обладали ни сквозным кишечным трактом, ни продольными нервными тяжами. Отмечается также, что наибольшего развития осевая структура достигает у дикинсоний с узким, змеевидно изгибающимся телом. Вместе с выявленной недавно способностью этих организмов к импульсным, мышечно обусловленным движениям, новые наблюдения позволяют предположить, что осевая структура дикинсоний, скорее всего, имела функцию внутренней опоры.

Ряд экземпляров дикинсоний демонстрирует явно выраженные пороки развития: у некоторых из них передняя лопасть отстаёт в росте от

расположенных рядом изомеров, а у одного она полностью отсутствует. У этого экземпляра также существенно сокращены в размерах изомеры, расположенные вблизи места исчезнувшей лопасти, и оба конца тела стали крайне схожими. Симметрия тела индивида приближается к бирадиальной. По всем остальным качественным и количественным показателям данные индивиды ничем не отличаются от стандартно развитых. Зная о присущей дикинсониям способности к регенерации, можно предположить, что у лишённого передней лопасти экземпляра сформировалась дополнительная зона роста, и генерация новых изомеров у него происходила одновременно на двух противоположных концах тела. Очевидно, что передняя лопасть, несмотря на некоторую свою морфологическую обособленность, не содержала никаких жизненно важных органов и в ней не были сконцентрированы сенсорные структуры, ответственные за ориентировку организма в пространстве и выбор объектов питания.

В одной из палеопопуляций дикинсоний на отпечатках тел отчётливо распознаётся тяготеющая к спинной стороне разветвлённая внутренняя структура невыясненной природы, состоящая из линейно вытянутой осевой части и многочисленных загнутых вперёд боковых отростков. Резкое несоответствие числа отростков этой структуры и количества изомеров расчленённого образования, а также несовпадение направления их простирания свидетельствуют о различии в характере расчленения глубоких областей тела дикинсонии и его покровов.

Подвижность, разнообразие внутренних структур, тканевое строение и вероятное наличие мускулатуры может быть свидетельством относительно высокого уровня организации дикинсоний, а передне-задняя и дорсо-вентральная поляризация тела приближает их к билатериям. Вместе с тем квазисегментированность, отсутствие сквозного пищеварительного тракта и централизованной нервной системы, возможность существования бирадиальных особей ограничивает сравнение наиболее простыми билатериями, подобными представителям клады *Xenacoelomorpha*.

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 19-14-00346.

**Морфология личинки первого возраста
зоопаразитической нематоды
*Orthostrongylus macrotis***

Логинова О. А.

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Центр паразитологии,
Лаборатория систематики и эволюции паразитов, Москва*

Orthostrongylus macrotis (Dikmans, 1931) Dougherty et Goble, 1946 — это круглый паразитический червь, который во взрослом состоянии населяет трахею и бронхи жвачных животных из семейств Cervidae (Оленевые/Плотнорогие) и Antilocapridae (Вилороговые). Эта нематода имеет североамериканское происхождение и до 2021 года не регистрировалась на территории Евразии. В результате изучения гельминтофауны северных оленей *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758) России нами были обнаружены личинки (первого возраста) в пробах фекалий, собранных на Таймыре (71,11° северной широты, 098,04° восточной долготы). Морфологически они соответствовали описанию личинок нематоды рода *Protostrongylus*, однако проведённые молекулярно-филогенетические исследования последовательности большой субъединицы рибосомы (LSU рРНК) и частичной спейсерной последовательности рибосомальных повторов (ITS2) позволяют утверждать, что мы имеем дело именно с *O. Macrotis*, который изначально был описан как *Protostrongylus macrotis*.

Примечательно, что в научной литературе до настоящего времени не было подробного описания морфологии личинки, её рисунков и снимков. Хотя в отчёте 1956 года, посвящённом *P. stilesi*, Richard E. Pillmore приводит некоторые морфологические характеристики и для *O. macrotis*. Настоящей работой мы частично заполняем этот пробел. Ниже приведены средние значения ($n = 5$) результатов морфометрии (выраженные в мкм), полученные по снимкам живых личинок, выделенных из фекалий северных оленей методом Вайда (в скобках приведены данные Пилмора). Длина — 365 (243), ширина — 17 (15), длина пищевода — 159 (115), расстояние от головного конца до экскреторного отверстия — 93 (64), расстояние от полового зачатка до начала кишечника — 71 (50), длина хвоста — 54 (30), длина хвостового острия 17 (14). Очевидно, что наши измерения в цифровом выражении превосходят таковые у иностранного коллеги, но нужно помнить о широко распространённом внутривидовом полиморфизме у представителей

семейства Protostrongylidae, к которому относится *O. macrotis*, и о том, что измерения Пилмора выполнены по пяти личинкам, полученным из лёгких и сохранённым в смеси горячего спирта с глицерином, что могло отразиться на их линейных размерах. Дополнительно приводим следующие морфометрические данные: расстояние от головного конца до нервного кольца составляет 87 мкм, длина латерального крыла равна 321 мкм, крыло начинается в 25 мкм от головного конца, глубина ротовой капсулы равна 2 мкм.

Описывая личинку *O. macrotis* в целом, необходимо прежде всего отметить, что (как и предполагал С. Н. Боев в 1975 году), у неё нет дорсального шипика, и морфологически она обладает таким же хвостовым концом с единственным хвостовым остриём, что и представители рода *Protostrongylus*. При изучении методом светлого поля (световая микроскопия) личинок первого возраста, находящихся в воде, они выглядят прозрачными (за исключением гранул кишечника). К слову, по нашим наблюдениям, кишечник не выглядит желтоватым, как указывал Пилмор. Тело покрыто двухконтурной кутикулой. При 400-кратном увеличении и выше можно разглядеть её нежную поперечную исчерченность, ориентировочно совпадающую в границах с латеральным крылом. Как и у других нематод, экскреторное и анальное отверстия открываются вентрально. Вентрально же расположен и половой зачаток, лежащий между кишечником и кутикулой. Хвостовой конец тела оканчивается остриём, ограниченным от основания хвоста незначительным вдавлением с дорсальной стороны и соответствующей ему выпуклостью — с вентральной. Остриё хвоста *O. macrotis* можно охарактеризовать как прямое с незначительным общим изгибом в дорсальном направлении. Типичным положением в покое для личинки *O. macrotis*, как и других личинок протостронгилид, можно считать спираль Фибоначчи/Дюрера, притом, что хвостовой конец обращён в центр этой спирали.

Учитывая перекрывающиеся диапазоны измерений для *O. macrotis* и видов рода *Protostrongylus*, мы согласны с коллегами в том, что дифференцировать между собой этих протостронгилид на основании морфологических и морфометрических данных на практике представляется если не невозможным, то весьма затруднительным делом. При комплексном подходе следует полагаться на результаты молекулярно-филогенетических исследований.

Социальность, морфология и структура сообществ муравьев мела и кайнозоя

Перфильева К. С.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
кафедра биологической эволюции, Москва*

Причины смены сообществ на Земле в течение её геологической истории привлекали внимание с самого обнаружения факта таких смен. Можно свести разнообразие гипотез к двум альтернативным подходам к решению этой проблемы: катастрофическому и биоценотическому. В первом основной причиной смен сообществ является внешний(ие) по отношению к сообществу фактор(ы) — падение астероида, изменение содержания углекислого газа в атмосфере, глобальные колебания температуры, дрейф континентов, извержения вулканов, внедрение инвазивных видов и проч. Второй подход опирается на утверждение, что смена сообществ обусловлена изменением внутренних связей биоты, на которые могут влиять не только внешние факторы, но и сам процесс биологической эволюции. Несмотря на наличие очевидной взаимосвязи между факторами влияния из обоих подходов на экосистему и громадное количество исследований на эту тему, сложно назвать хоть один хорошо обоснованный, с выявлением механизмов процесса пример смены одной группы организмов другой, одного сообщества — другим.

Подходящей моделью для изучения механизмов смены сообществ может служить процесс полного вытеснения стволовых таксонов муравьёв (Formicoidea) мелового периода кроновыми. В современных экосистемах муравьи составляют значительную долю биомассы, являются существенными компонентами биоценозов и при этом организованы в мирмекокомплексы (виды муравьёв, обитающие на одной территории и связанные конкурентными отношениями). На данный момент представляется, что муравьи как семейство возникли в раннем мелу. Доля муравьев в ориктоценозах росла на протяжении всего периода существования семейства с конца нижнего мела до настоящего времени. Меловые муравьи представлены стволовыми и кроновыми подсемействами, однако муравьи стволовых таксонов, по-видимому, не перешли мел-палеогеновую границу. Муравьи кроновых и стволовых таксонов различаются по ряду морфологических признаков.

В литературе можно найти (условно) две гипотезы о причинах смены стволовых таксонов на кроновые, однако ни в той, ни в другой нет описания

механизмов процесса. Согласно первой, родоначальной группой современных муравьёв являются формы, приспособленные к хищному образу жизни в подстилке (понерины), которые, появившись в середине мела, в палеогене распространились по миру и дали начало современным подсемействам, после чего произошёл переход к экологическому доминированию муравьёв вместе со сменой диеты в связи с экспансией покрытосеменных (Wilson, Hölldobler, 2005). Причины и механизмы перехода к доминированию не представлены, однако есть указание на изменение диеты муравьёв, а именно питание жидкими углеводами в связи «с экспансией покрытосеменных», что бы это ни значило. Вторая гипотеза, озвучиваемая исследователями меловых формикоидов в дополнение к высказанной Вильсоном и Холлдоблером, приводит ещё одну причину смены мирмекофаун — это пищевая специализация муравьёв стволовых таксонов и их вымирание в связи с изменением кормовой базы, вызванной сменой флористического состава. Однако специализацию по типу добычи как причину вымирания можно с некоторой долей вероятности предположить у явно морфологически специализированных видов, например, из подсемейства *Haidomyrmecinae* с саблевидными загнутыми челюстями, но представители меловых *Sphesomyrmecinae* совсем не выглядят приспособленными к какой-то уникальной добыче.

На основе анализа различий в морфологии меловых и современных муравьёв, а также особенностей социального образа жизни муравьёв я предлагаю этолого-экологическую гипотезу мел-палеогеновой смены мирмекофаун. Представители стволовых таксонов муравьёв обладали менее совершенной коммуникативной способностью, менее эффективной кранио-мандибулярной системой и зрительной пространственной ориентацией в большей степени, чем обонятельной, что блокировало развитие социальности, основанной на запаховых стимулах. Можно предположить, что стволовые таксоны муравьёв на протяжении мела демонстрировали процесс «формикоидизации»: различные характеристики морфологической конструкции и социального устройства в разных сочетаниях. Однако комплекс ключевых адаптаций — особенное строение кранио-мандибулярной системы и антенн, возможность коллективного поведения, эффективной коммуникации, координации действий на уровне семьи — в результате взаимосвязанных морфологических изменений и поведенческих паттернов в полной мере проявился именно у кроновых групп муравьёв, что дало возможность последним стать генералистами, но при этом и более эффективными хищниками, чем муравьи стволовых таксонов, и, благодаря трофаллаксису (коммуникативный навык), использовать и перераспределять в семье

новый ресурс — богатую углеводами жидкую пищу (падь Hemiptera, нектар). В созданном стволовыми таксонами муравьёв адаптивном пространстве поделенные специалистами по размерам и типам добычи экологические ниши по-новому «форматируются» представителями кроновых групп — возникает система соподчинения, понимаемая у современных муравьёв под доминированием (виды-доминанты, субдоминанты, инфлюенты), где тип и размеры добычи определяются не размером челюстей, а численностью семьи (Захаров, 1991, 1994, 2015). Таким образом, смена мирмекофауны стволовых таксонов на современную происходила не вследствие смены диеты из-за последствий замещения голосеменных покрытосеменными растениями, а по причине формирования новой прогрессивной группы муравьёв. Использование жидкой пищи, в свою очередь, было следствием морфологической и этологической эволюции кроновых таксонов. Поскольку среда была «подготовлена» мозаичным распределением признаков и характеристик среди специализированных стволовых таксонов муравьёв к появлению комплекса признаков, реализованного у кроновых муравьёв, менее совершенные в этом пространстве стволовые таксоны не смогли выдержать конкуренции.

Эволюция глоток прямокишечных турбеллярий (Plathelminthes, Rhabdocoela)

Райкова О. И.^{1,2}, Котикова Е. А.¹

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Санкт-Петербургский государственный университет,
биологический факультет, кафедра зоологии
беспозвоочных, Санкт-Петербург

Строение глотки традиционно считается одним из основных систематических признаков турбеллярий. Тип глотки с его специфическим расположением мышечных слоёв — устойчивый признак групп ранга отрядов и подотрядов. В классической литературе (Karling, 1940, 1974; Ax, 1961, 1963; Дое, 1981) выделяли следующие основные типы глоток:

1. *pharynx simplex*, простая инвагинация стенки тела без перестройки мышечных слоёв встречается у низших групп турбеллярий *Catenulida* и *Macrostomida*.

2. *pharynx plicatus*, длинный трубчатый мышечный орган, который может выдвигаться через рот и обеспечивать переваривание крупной пищи вне тела. Этот тип глотки встречается у *Polycladida*, *Proseriata*, части *Prolecithophora* (*Combinata*) и *Tricladida*.

3. *pharynx bulbosus*, массивная глотка с дополнительными мышечными слоями, изолированная от паренхимы пограничной пластинкой, встречается исключительно у неоофорных турбеллярий. В рамках этого типа выделяют несколько подтипов:

3а. *pharynx variabilis*, изменчивая глотка, отличающаяся погруженным эпидермисом и толстой мышечной выстилкой глоточного канала, встречается у *Lecithoepitheliata* и *Prolecithophora-Separata*.

3б. *pharynx rosulatus* или розетковидная глотка, характеризующаяся наличием радиальных мышц, соединяющих внутреннюю и наружную стенки глотки, встречается у *Rhabdocoela Typhloplanoida*, а также у *Neodermata*, например у *Monogenea*.

3в. *pharynx doliiformis*, бочонковидная глотка, отличается расположением желёз внутри тканей глотки, а ядер эпидермиса — вне тканей глотки. Этот тип встречается у *Rhabdocoela Dalyellida* и у большинства *Neodermata*.

Эта классификация глоток оставалась неизменной более полувека, но в настоящее время появились два достижения, позволяющие ее пересмотреть. Во-первых, фаллоидиновый гистохимический метод в сочетании

с конфокальной лазерной сканирующей микроскопией позволил визуализировать трёхмерную мускулатуру глотки на тотальных препаратах. Во-вторых, недавно прояснилась внутренняя филогения Plathelminthes (Laumer et al., 2015) и детальная филогения Rhabdocoela (Willems et al., 2006; Van Steenkiste et al., 2013) наиболее интересной группы с точки зрения строения глотки, поскольку гомологизация глоток напрямую связана проблемой происхождения паразитических плоских червей.

Главный задача, поставленная новой классификацией Plathelminthes, это проверка гомологии глоток в разных группах. Опираясь как на морфологические признаки, так и на новейшие филогенетические деревья, можно достаточно точно определить, являются ли внешне похожие глотки гомологичными, или результатом параллельной эволюции в родственных группах, или результатом конвергентной эволюции в неродственных или отдаленно родственных группах. После такого анализа классические типы глоток должны быть разделены и переопределены, чтобы в один тип глоток входили только гомологичные структуры.

Pharynx rosulatus раньше был определяющим систематическим признаком для Rhabdocoela Typhloplanida (как pharynx doliiformis был для Dalyellida), но последние филогенетические исследования избавились от этих подотрядов, смешав их представителей внутри большой подгруппы Dalytyphloplanida (Willems et al., 2006; Van Steenkiste et al., 2013), Rhabdocoela теперь состоят из двух сестринских групп: Kalyptorhynchia, насчитывающей около 500 видов, и Dalytyphloplanida, насчитывающей около 1000 видов. В обеих группах много представителей с розетовидными глотками.

Чтобы переопределить pharynx rosulatus и проследить его эволюцию у Plathelminthes, мы решили начать с вопроса, гомологичны ли розетовидные глотки даже в пределах Rhabdocoela. С помощью иммуногистохимии, окрашивания фаллоидином и конфокальной лазерной сканирующей микроскопии мы сравнили мускулатуру и иннервацию глоток у представителей двух сестринских групп Rhabdocoela: Dalytyphloplanida (*Castrada hofmanni*) и Kalyptorhynchia (*Gyratrix hermaphroditus*). Оказалось, что у этих подотрядов глотки имеют набор общих признаков (наличие сфинктера с набором радиальных мышц; двухслойный состав как внутренней, так и наружной стенки глотки из внутреннего кольцевого и наружного слоя продольных мышц; наличие радиальных мышц, соединяющих внутреннюю и наружную стенки глотки; наличие мышц-ретракторов; иннервация глотки внутренним и наружным слоями FMRF-амид иммунореактивных нервных волокон, ассоциированных с 1-2 парами нейронов глотки). Мы заключаем, что

розетковидные глотки действительно гомологичны в пределах *Rhabdocoela* и, вероятно, представляют собой плезиоморфный признак внутри группы. Есть данные, что *pharynx rosulatus* произошли непосредственно от *pharynx simplex*, минуя тип *pharynx plicatus*.

Pharynx doliiformis, бочонковидная глотка, которая в классической системе Элерса (Ehlers, 1985) считалась синапоморфией *Rhabdocoela Dalyellida* и *Neodermata*, на самом деле встречается в слишком многих неродственных группах (Laumer et al., 2015). Ещё Иоффе (Joffe, 1987) на основании детальных светомикроскопических исследований глоток плоских червей пришёл к выводу, что тип *doliiformis* неоднократно развивался в разных группах, соответственно *Neodermata* не произошли от *Dalyellida*. Наше сравнение бочкообразных глоток трёх представителей *Dalphytophloplanida* (*Gieysztoria expedita*, *Castrella truncata* и *Microdalyellia picta*) подтверждает их гомологию и происхождение от розетковидных глоток. Однако необходимо сравнение бочонковидных глоток в более отдалённых группах.

Авторы использовали коллекционные препараты из коллекции турбеллярий Зоологического института РАН (УФК ЗИН РАН). Работа выполнена с помощью оборудования ресурсного центра МР СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и Центра коллективного пользования «Таксон» Зоологического института РАН (http://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/?sphrase_id=8879024) при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (бюджетная тема № 122031100281-5).

Организация нервной системы паразитических личинок глохидиев Unionidae

Старунова З. И., Зайцева О. В., Старунов В. В.

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Пресноводные двустворчатые моллюски из семейства Unionidae имеют личинку — глохидий, паразитирующую на рыбах. Видовой состав и морфологические признаки родов *Anadonta* и *Unio* из семейства Unionidae до сих пор вызывают бурную научную дискуссию. Паразитические личинки видоспецифичны и поражают широкий спектр хозяев, в том числе, промысловых рыб. В строении личинок до сих пор остаётся много невыясненных вопросов, что в свою очередь влияет на понимание поведения и особенностей их жизненного цикла. В большинстве исследований в качестве основных методик использовали сканирующую электронную микроскопию, что даёт представление о внешнем строении, при этом внутренние структуры остаются неисследованными.

Взрослых унионид собирали в водоёмах Ленинградской области. Личинок *Anadonta cygnea*, *Unio pictorium* и *U. tumidus* доставали из материнских организмов в период нереста. Полученный материал расслабляли раствором $MgCl_2$ и фиксировали 4% параформальдегидом. Для выявления элементов нервной и мышечной систем, а также расположения ядер в клетках были использованы методы иммуногистохимии с применением флуоресцентных красителей. Полученные препараты изучали с помощью конфокального микроскопа Leica TCS SP5.

Зрелые и полностью сформированные глохидии всех исследованных видов отличаются по размерам, окраске, форме и расположению зубцов на вершинах раковин. У личинок с раскрытыми створками отчётливо видны ресничные структуры, выявляемые антителами к ацетилированному α -тубулину. В районе зубов выделяются три пучка ресничек, а под мускулом-аддуктором расположено большое ресничное поле. Расположение и количество пучков ресничек варьирует у разных видов личинок. Мускул-замыкатель расположен в центре раковины, крепится к центральным частям створок и присутствует у всех видов. Внутренняя поверхность створок выстлана мантийным эпителием с крупными клетками и ядрами. По периферии мантии, где она примыкает к краям раковины, выявлены так называемые краевые клетки мантии. Эти клетки удлинённой формы с также удлинёнными ядрами, и в их цитоплазме обнаружены актиновые

элементы. Нервная система личинки представлена зачатками трёх пар ганглиев. Серотонин-положительные клетки имеются во всех зачатках ганглиев, а FMRFамид-иммунореактивные клетки обнаружены только в двух парах зачатков. Кроме того, обнаружена пара крупных симметрично расположенных нейронов, отростки которых иннервируют мускул-аддуктор. Специфические чувствительные элементы представлены единичными клетками, разбросанными по мантии.

У пресноводных двусторчатых моллюсков только у *Dreissena polymorpha* есть свободноплавающая личинка педивелигер. Другие виды перешли либо к живорождению, либо, как униониды, приобрели очень специализированную паразитическую личинку. У глохидиев до самого оседания на грунт не обнаруживается пищеварительная система, питание осуществляется за счёт клеток мантии через поры раковины. На первых этапах развития питание происходит от материнского организма, позже на паразитической стадии — от организма хозяина. Для фиксации на хозяине у глохидиев развиваются зубы на раковине. Ресничное поле и пучки ресничек выполняют, по всей видимости, осязательную функцию при встрече с хозяином. Мощный мускул-аддуктор также участвует в прикреплении личинок к тканям хозяина за счёт плотного сжимания створок. Однако личинки не способны к какому-либо перемещению и плаванию. Срок жизни глохидиев во внешней среде точно не известен, скорее всего, в воде они проводят очень мало времени и, не прикрепившись к рыбе, быстро погибают. Тем не менее, в строении нервной системы у свободноживущих личинок *D. polymorpha* и у глохидиев обнаруживается сходство некоторых элементов.

Работы выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования «Таксон» Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия).

Фрактальные текстуры в верхнем венде Среднего Урала

Сысоева А. О.

Геологический институт РАН, Москва

Осадочные комплексы венда западного склона Среднего Урала представлены в виде естественных обнажений в Кваркушско-Каменногорском мегантиклинории, географически — в Свердловской области и Пермском крае. В верхнем венде Среднего Урала широко распространены проблематичные осадочные образования в тонкозернистых алевролитах и песчаниках, среди которых хорошо известны арумбериеморфные текстуры [Колесников и др., 2012], чья природа долгое время считалась предметом острых дискуссий. Недавно экспериментальным путём было показано, что среди широкого спектра загадочных текстур как минимум арумбериеморфные имеют биологическое происхождение [Kolesnikov et al., 2017].

В ходе полевых работ в 2020 году коллективом сотрудников ГИН РАН были обнаружены осадочные породы, текстура которых состоит из фракталов. Предполагались несколько концепций их происхождения: микробиально-индуцированные образования на кровлях пород, отпечатки мягкотелых организмов эдиакарского типа, а также седиментационное происхождение (абиогенное).

В результате проведённого доизучения в 2021 году установлено, что в местонахождении Красная гора [Беккер, 1977] в вилухинской подсвите [Сысоева и др. 2021, Терехова и др., 2021] фрактальную текстуру поверхности напластования тонкозернистых песчаников и алевролитов придаёт биоламинитовая слоистость. Фрактальные текстуры приурочены к фации переслаивающихся мелкозернистых песчаников и алевроаргиллитов и сохраняются в виде объёмных слепков на кровле мелкозернистых песчаников, реже на подошве алевроаргиллитов. В породах наблюдается волнистая слоистость, подчёркнутая глинистыми линзами — образованиями бывшего микробиального мата. Фрактальные текстуры сохраняются в виде позитивных слепков на кровле мелкозернистых кварцевых песчаников. В тонких срезах и петрографических шлифах наблюдается градационная слоистость, где во временном промежутке между сносом терригенного материала бактериальная постройка налегала на поверхность осадка. В шлифах хорошо видна нарушенная вышележащим терригенным осадком текстура бывшего мата и трещины, секущие слоистость. Обстановки обитания

матов реконструированы как спокойные, приуроченные к прибрежной зоне. Привнос терригенного материала предположительно был связан с приливо-отливной деятельностью морских вод.

Принято считать, что текстуры микробиального происхождения образуются в результате биостабилизации песчаного осадка — склеивания частиц слизи, выделяемой цианобактериями в интерстициальное пространство [Заварзин, 2004]. По классификации осадочных текстур микробиального происхождения, предложенной Ю. Шибером [Schieber, 2004], существуют текстуры, отражающие процессы биостабилизации осадка микробным матом (шагреновая текстура), эрозии микробиального субстрата (уплощённые возмущения) и разрушения микробиального мата (трещины усадки). Среди текстур из чернокаменной свиты в районе Широковского водохранилища (Пермский край) преобладают последние.

Стоит отметить, что среди представителей эдиакарской мягкотелой биоты ранее уже были описаны остатки с фрактальным обликом (морфогруппа рангеоморф) [Martin D. Brasier et al., 2013; Alexander G. Liu et al., 2016; Frances S. Dunn et al., 2021]. Исследователи выдвигали предположение о возможном выделении некоторых фрактальных организмов в отдельную кладу [Deceschi et al. 2017]. Схожесть в форме сохранности изученных фрактальных текстур из вендских толщ Среднего Урала с одновозрастными обитателями глубоководья (авалонский тип сохранности), имеющими фрактальное строение, натолкнула на мысль о возможной принадлежности найденных остатков к их представителям (рангеоморфам). Однако в ходе дальнейшего изучения данных объектов эта концепция была опровергнута.

Находки микробиально-индуцированных текстур с фрактальной геометрией в верхнем венде Среднего Урала позволяет сделать вывод о более сложной экологии примитивных организмов (цианобактерий). По всей вероятности, в условиях крайнего мелководья и процессов периодического осушения сообщества микроорганизмов в биомате могли самоорганизовываться в фрактальные системы, позволяющие адаптироваться к неблагоприятным условиям окружающей среды на границе «вода-суша». Можно предположить, что выход на сушу мог спровоцировать усложнение систем микроорганизмов, что в свою очередь повлияло на другие формы жизни в конце беломорского века вендского периода.

Герпетофауна микулинского межледниковья из местонахождения пещера Махневская ледяная (Средний Урал)

Тарасова М. С.¹, Косинцев П. А.²,
Гимранов Д. О.²

¹Уральский федеральный университет
им. Б. Н. Ельцина, Екатеринбург

²Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург

Современная герпетофауна Урала достаточно подробно изучена. Существуют работы, посвященные морфологии, экологии и распространению земноводных и пресмыкающихся Уральского региона [Большаков, Вершинин, 2005; Вершинин, 2007; Дебело, Чибилев, 2013]. Данных об ископаемой герпетофауне региона не много.

В литературе достаточно полно описана голоценовая герпетофауна западного макросклона Южного Урала, как из отдельных местонахождений [Яковлев и др., 2000; Яковлев и др., 2011; Яковлев и др., 2013; Яковлев и др., 2016; Яковлев, Яковлева, 2020; Кисагулов и др., 2022; Danukalova et al., 2008; 2011], так и в целом [Яковлева, Яковлев, 2007; Яковлева, Яковлев, 2010; Яковлева, Яковлев, 2011; Яковлева, Яковлев, 2017; Danukalova et al., 2011; Danukalova et al., 2020]. Отмечены находки голоценовых амфибий и рептилий на западном и восточном склонах Северного Урала [Бачура, Пластеева, 2005; Косинцев, Бачура, 2005], а также на Среднем Урале [Косинцев и др., 2000]. Показано, что в голоценовых фаунах представлены виды, характерные для современной герпетофауны Южного Урала — *Anguis fragilis*, *Bombina* sp., *Bufo bufo*, *Coronella austriaca*, *Elaphe dione*, *Eremias arguta*, *Lacerta agilis*, *Lissotriton vulgaris*, *Natrix natrix*, *Pelobates fuscus*, *Pelophylax ridibundus*, *Pseudepidalea viridis* (= *Bufo viridis* = *Bufotes viridis*), *Rana arvalis*, *Rana temporaria*, *Triturus cristatus*, *Vipera berus*, *Vipera renardi*, *Zootoca vivipara*. Обнаружены виды, чей современный ареал не распространяется на эту территорию — *N. tessellata*, *V. ursinii*, *Zamenis longissimus*. Ископаемые остатки *Salamandrella keyserlingii*, который входит в состав современной фауны, в ископаемом состоянии не найдены.

В плейстоценовых отложениях костные остатки амфибий и рептилий обнаружены на Северном и Среднем Урале [Косинцев, Воробьев, 2000; Косинцев, Орлова, 2002; Бачура, 2008] и диагностированы только до классов.

Позднеплейстоценовая герпетофауна Восточно-Европейской равнины описана более подробно [Ратников, 1996; 1998; 2001; 2018; 2019; Zastrozhnov et al., 2020; Zastrozhnov et al., 2021].

Целью нашей работы было описание костных остатков амфибий и рептилий из плейстоценовых отложений пещеры Махневская Ледяная (Пермский край), расположенной на севере западного склона Среднего Урала (59°26' с.ш. 57°41' в.д.). Определение остатков проводилось по эталонным скелетам и литературным данным. Общее количество изученных костей превышает 1500 экземпляров.

Отложения пещеры Махневская Ледяная по результатам анализа фауны грызунов и палинологических спектров датирована морской изотопной стадией 5е (MIS 5е), что соответствует микулинскому межледниковью или началу позднего плейстоцена [Fadeeva et al., 2020]. Для него был характерен тёплый климат, обусловивший присутствие в этот период некоторых нехарактерных для позднего плейстоцена Урала представителей териофауны: дикобраза, красного волка, гималайского медведя.

В местонахождении определены следующие таксоны амфибий и рептилий: *B. bufo* L., 1758 (n=146), *P. viridis* Laurenti, 1768 (n=3), Bufonidae indet. (n=107), *R. temporaria* L., 1758 (n=14), *P. cf. lessonae* Camerano, 1882 (n=5), Ranidae indet. (n=26), *Hyla* sp. (n=4), Caudata indet. (n=221), Anura indet. (n=895), *A. fragilis* L., 1758 (n=319), Sauria indet. (n=5), Serpentes indet. (n=102). Дробная диагностика ящериц и змей на данном этапе не проводилась, костные остатки определены до уровня подотрядов.

Преобладают виды — представители закрытых биотопов. Исключение составляет зелёная жаба *P. viridis*, населяющая открытые местообитания. Присутствие теплолюбивых видов — зелёной жабы и прудовой лягушки — соотносится с условиями межледниковья.

Ископаемые остатки бесхвостых амфибий *B. bufo*, *P. viridis* и *R. temporaria* часто встречаются в микулинских отложениях синхронных местонахождений Восточно-Европейской равнины. Остатки *Hyla* sp. в MIS 5е обнаружены впервые. Остатки *P. cf. lessonae* описаны из позднеплейстоценовых отложений местонахождения Старый Оскол. Присутствие тритона *Triturus cristatus* отмечено в микулинских отложениях местонахождения Красный Бор (Татарстан) и позднеплейстоценовом местонахождении Андроново. Остатки *A. fragilis* обычны и встречаются как в MIS 5е, так и в позднем плейстоцене в целом. Остатки ящериц и змей найдены во многих фаунах, но не многочисленны [Ратников, 1996; 1998; 2001; 2018; 2019; Zastrozhnov et al., 2020; Zastrozhnov et al., 2021].

Впервые описана герпетофауна микулинского межледниковья на Урале. В её составе преобладают таксоны амфибий и рептилий, характерные для микулинского межледниковья Восточно-Европейской равнины. Исключение составляет квакша, остатки которой диагностированы для этого периода впервые.

Особенности смены молочных зубов на постоянные у ископаемых и современных представителей семейства *Hyaenidae*

Хантемиров Д. Р.¹, Гимранов Д. О.², Лавров А. В.³

¹Уральский федеральный университет, Екатеринбург

²Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург

³Палеонтологический институт
им. А. А. Борисяка РАН, Москва

Наличие двух генераций зубов является общим признаком для млекопитающих и одним из признаков, который отличал первых млекопитающих от их тероморфных предков. При этом современные отряды млекопитающих различаются морфологией молочных зубов и их смены: у одних молочные зубы хорошо развиты, у других, напротив, имеют слабо выраженные морфологические признаки. Отряд *Carnivora* сохранил архаичный тип соотношения двух генераций зубов (Барышников, 1990). Морфологические признаки молочных зубов *Carnivora* описаны Г. Ф. Барышниковым (1990, 1991, 1992, 1993, 1995, 1996). В этих публикациях в основном рассматривается морфология зубов. При этом порядку смены зубов молочных на постоянные было уделено меньшее внимание.

Исследование процесса смены зубных генераций наиболее важно для хищников склерофагов. К ним принадлежат *Hyaenidae* Gray, 1821, *Borophaginae*, Simpson, 1945, *Enhydra*, Fleming, 1828 и другие представители *Carnivora* и *Creodonta* (*Teratodon* Savage, 1965). У *Hyaenidae* молочные зубы, в отличие от постоянных, не приспособлены к дроблению крупных костей. Среди современных видов гиен наблюдаются определённые различия во времени и характере перехода молодых особей на более грубую пищу. Полосатые гиены *Hyena hyena* L., 1758 регулярно приносят детёнышам мясо с 30-го дня их жизни и заканчивают кормление молоком в 4–5 месяцев (Rieger, 1981). У пятнистых гиен *Crocota crocota* (Erxleben, 1777) и бурых гиен *Parahyena brunnea* (Thunberg, 1820) период кормления молоком намного дольше, 9–12 месяцев. При этом детёнышей бурых гиен начинают регулярно кормить мясом в 4 месяца, а детёнышей пятнистой гиены практически не кормят, они сами начинают участвовать в охоте и добывать мясо в возрасте 8 месяцев. У *C. crocota* постоянные зубы полностью прорезаются на 15-м месяце жизни. Несмотря на то что особенности питания гиен в молодом

возрасте подробно описаны (Rieger, 1981; Binder, Valkenburgh, 2000; Drea et al., 2018), их связь со сменой зубов отдельно не рассматривалась.

У пятнистой гиены сначала сменяются резцы, затем щёчные зубы. Последовательность смены щёчных зубов такая: m1-p2-p4-p3. После этого меняются клыки (Slaughter, 1974). Такая же последовательность установлена и для ископаемой *C. crocuta* (Jimenez et al., 2019). В этом же литературном источнике приведены этапы развития челюстей пятнистой гиены, учитывая особенности смены зубов. При характеристике стадий смены молочных зубов мы опирались на предложенные этапы развития челюстей у *C. crocuta* (Jimenez et al., 2019). Наряду с этим, порядок смены зубов для другого плейстоценового вида — *Pachycrocuta brevirostris* Gervais, 1850 — изучен недостаточно. Информация о порядке и времени смены генераций зубов гиен позволит понять характер и направление морфоадаптаций исследованных родов, особенности питания, поведенческие взаимоотношения взрослых особей и детёнышей.

Для изучения порядка смены зубов у разных представителей Hyaenidae нами были исследованы челюсти современных *H. hyena* и *C. crocuta* и ископаемых *C. crocuta* и *P. brevirostris*. Челюсти современных гиен были изучены по четырём образцам ювенильных особей из Американского музея естественной истории (Нью-Йорк) и трём — из Национального музея естественной истории (Вашингтон).

Изучение челюстей ископаемой *C. crocuta* проводилось с использованием опубликованных данных (местонахождение Terrasses de la Riera dels Canyars, поздний плейстоцен; Jimenez et al., 2019). Были проанализированы опубликованные материалы по смене зубных генераций у *P. brevirostris* (местонахождения Vallonet, Upper Valdarno, Ceysaguet, ранний плейстоцен; Choukoutien, средний плейстоцен; Барышников, 1995; Tsoukala, 2004; Moulle, Treguier, 2006). Оригинальный материал, рассмотренный в нашей работе, принадлежит *P. brevirostris* из раннего плейстоцена пещеры Таврида, Крым (ИЭРиЖ 727/2260, ПИН 5644/124, 125).

На основании анализа опубликованных и оригинальных материалов нами было выделено 5 стадий смены молочных зубов на постоянные у современных и ископаемых гиен. На стадии 1 молочные щёчные зубы вышли, а щёчные коренные зубы ещё не начали прорезаться. На стадии 2 молочные зубы продолжают функционировать, из челюсти выходит вершина параконида m1. Стадия 3 характеризуется тем, что молочные зубы продолжают функционировать, на dp4 есть заметные следы стирания на обоих лезвиях, m1 выходит примерно наполовину. Стадия 4 отличается тем, что dp4 либо

функционирует, либо уже выпал, m1 полностью выходит из челюсти. Стадия 5 характеризуется выпадением молочных зубов, m1, p4 и p2 полностью выходят из челюсти, p3 прорезаются наполовину.

Между современными *H. hyena* и *S. crocuta* значительных различий в смене зубов выявлено не было. Есть отличия в стадии 4. У *H. hyena* на этой стадии наблюдается состояние, когда в челюсти одновременно находятся m1 и dp4. Эти зубы функционируют вместе, тем самым удлиняя режущую часть зубного ряда. У *S. crocuta* одновременного функционирования m1 и dp4 не выявлено.

Описанное состояние может иметь адаптивное значение для полосатых гиен, т.к. они раньше остальных гиен начинают употреблять в пищу мясо и раньше переходят на полностью мясную диету (Rieger, 1981). Временное удлинение режущей части зубного ряда позволяет им более эффективно обрабатывать мясную пищу. На этой стадии молодые гиены ещё не способны грызть крупные кости. Для пятнистых гиен это не столь важно, т.к. вскармливание молоком они заканчивают намного позже (Binder, Valkenburgh, 2000).

Среди опубликованных изображений краниальных частей ювенильных особей *P. brevirostris* нами не зафиксировано нижних челюстей, демонстрирующих стадии 1 и 5. Как и у *S. crocuta*, у *P. brevirostris* нет состояния полностью прорезавшегося m1 при удержании dp4, которое свойственно только для *H. hyena*. Это может быть связано с тем, что p4 у *P. brevirostris* значительно выше, чем у *H. hyena*, из-за чего dp4 выпадает раньше. Две из трёх челюстей, найденных в пещере Таврида, соответствуют стадии 3. Стадия 3 у современных пятнистых гиен соответствует возрасту 8–10 месяцев. В этом возрасте детёныши всё ещё кормятся молоком, но уже выходят на охоту с кланом и питаются мясом (Binder, Valkenburgh, 2000). Одна челюсть из пещеры Тавриды принадлежит более молодой особи и соответствует стадии 2. Следует отметить, что, судя по соотношению краниальных находок взрослых и ювенильных особей в пещере Таврида (примерно 4:1), смертность молодняка была невысокой.

Теория биологической эволюции: история и современность

Об условности деления морфофизиологических признаков на ароморфозы и идиоадаптации

Бабынин Э. В.

*Институт фундаментальной медицины и биологии
(ИФМиБ) Казанского (Приволжского) Федерального
университета, Казань*

Учение Алексея Николаевича Северцова о главных направлениях эволюционного процесса является ключевым в изучении механизмов прогрессивной эволюции. Признание Северцовым равноценности путей эволюции, связанных с повышением уровня организации, со специализацией или же с дегенерацией, по сути, исключает существование особых сил, определяющих прогрессивное направление эволюции. Тем не менее, результат появления адаптивных признаков может быть разным. Признаки, которые относят к идиоадаптациям или дегенерациям, обычно связаны со специализацией и ведут к большей зависимости организма от конкретной экологической ниши, а это в свою очередь усиливает вероятность вымирания вида в результате случайных флуктуаций окружающей среды обитания. Только небольшое число появляющихся признаков позволяет организмам существовать в более разнообразных условиях, что увеличивает их шансы на выживание. Кажущаяся направленность биологической эволюции к прогрессу обусловлена тем, что таксономическая группа, получившая такие признаки, способна к длительному существованию и имеет возможность эволюционировать дальше, приобретая всё новые и новые морфологические преобразования.

В своём труде «Главные направления эволюционного процесса» А. Н. Северцов использует термин ароморфоз для обозначения как направления эволюции, так и самих морфологических изменений, которые соответствуют этому направлению. Такая двойственность терминологии зачастую ведёт к ложному представлению, что появление у организма определённого признака, который можно отнести к ароморфозу, и есть причина повышения уровня организации. В этой связи следует заметить, что повышение уровня организации не ограничивается появлением отдельного признака,

а сопровождается формированием целого комплекса признаков, которые затем и характеризуют таксономическую группу более высокого ранга.

Поскольку вероятность скачкообразного возникновения комплекса признаков, определяющих более высокий уровень организации, у отдельного вида практически равна нулю, то, вероятнее всего, признаки, входящие в этот комплекс, возникали и закреплялись последовательно друг за другом в филогенетическом ряду. Вполне возможно, что отдельный признак из такого будущего комплекса в момент своего возникновения мог и не повышать уровень организации какой-либо группы организмов и, следовательно, может рассматриваться как идиоадаптация. Существуют примеры того, что одни и те же признаки являются идиоадаптацией у одних организмов и ароморфозами — у других. Например, плацента у млекопитающих рассматривается как ароморфоз, в то время как плаценту у некоторых видов акул относят к идиоадаптации. К ароморфозу также относят дифференцировку зубов (гетеродонтизм) у млекопитающих, при этом гетеродонтизм у рептилий подотряда нотозухий не позволяет их считать группой более высокого ранга. С другой стороны, гомодонтизм, который характерен для рептилий, не меняет таксономического ранга зубатых китов, а ароморфоз птиц, напротив, сопровождается полной редукцией зубной системы.

В связи с вышесказанным следует признать, что присваивание признаку статуса ароморфоза происходит на основании того, что признак становится общим для группы организмов, получивших более высокий уровень организации. Термины ароморфоз, идиоадаптация и дегенерация сохраняют большое значение для обозначения направлений эволюционного процесса, однако возможность употребления этих терминов в приложении к признакам требует более детального рассмотрения.

Экогеографические единицы: практика, основанная на теории

Животовский Л. А.¹, Османова Г. О.²

¹*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва*

²*Марийский государственный университет, Йошкар-Ола*

В настоящее время большое внимание уделяется изучению популяций растений и животных: популяционной структуре вида, экологии и генетике популяций, другим фундаментальным проблемам популяционной биологии. В то же время невольно встаёт вопрос о практической применимости таких исследований. Поэтому важно выводить теоретические исследования на уровень прикладных разработок. Практика — это та же популяризация фундаментальной науки, только сформулированная в алгоритмах практических действий.

Чтобы эффективно воспроизводить (восстанавливать), использовать и сохранять природные биологические ресурсы, следует подразделить исследуемый вид на естественно сложившиеся группировки популяций, определяемые географическим распространением и условиями обитания вида, а также его биологическими особенностями: местами и сроками размножения, миграционными обмена и другими характеристиками. Более того, важно отнести к каждой такой группировке свою часть ареала вида, на которой он воспроизводится и которая географически ясно очерчивает её границы как единицы запаса.

Для выделения крупных популяционных группировок — как для выявления популяционной организации вида, так и в целях решения прикладных задач — применима концепция экогеографических единиц (ЭГЕ: Zhivotovsky et al., 2015; Животовский, 2016), в основе которой лежат популяционные принципы организации вида в дикой природе (Ford, 1964; Майр, 1968; Мина, 1980; Яблоков, 1987; Lewontin, 2000; и многие другие).

ЭГЕ — это популяция или группа соседних популяций, которые отграничены на ареале эколого-географическими градиентами; имеют сходные морфо-физиологические или иные признаки, ассоциированные с адаптациями к этим градиентам; связаны друг с другом генными потоками в ряду поколений и значительно репродуктивно изолированы от других популяций этого вида.

Процедура выделения ЭГЕ состоит из двух этапов. На первом этапе ареал вида подразделяется на эколого-географические районы по характеристикам

местообитаний, а далее — с учетом биологии исследуемого вида: генных потоков, репродукции, наличия разных экотипов. Такое подразделение вида и его ареала, с одновременным учётом его экологии и географии, и образует эко-географические единицы. Каждая ЭГЕ может включать несколько соседних популяций. На втором этапе выделенные ЭГЕ проверяются на генетическую близость друг к другу, имея множественные выборки особей из популяций каждой ЭГЕ. Можно сказать, что «экогеографическая единица данного вида — это природное тело, скомпонованное из эколого-географических характеристик ареала и биологических признаков составляющих его популяций» (Животовский, 2021: стр. 112).

В качестве исходной сетки подразделения ареала удобно принять ботанико- и зоогеографическое районирование на основе распределения биоты (напр., Черешнев, 1998; Абрамов, 2001). Затем на эту сетку следует наложить подразделение на основе других описаний. Например, важным является бассейновый принцип подразделения территорий, так как водосборный бассейн реки — это целостная единица в организации ландшафта (Корытный, 2017), а бассейны стока определяют особенности его температурного и гидрологического режимов (Мартыненко, Бочарников, 2008). В целом, важно знать градиенты критических параметров среды на ареале вида: почвенные и гидрологические условия, типы растительности, особенности климата, обеспеченность влагой и теплом и пр. — как основу устойчивой внутривидовой дифференциации.

ЭГЕ удобно использовать для решения практической задачи — выделения территориально обозначенных, районированных единиц запаса вида, в целях разработки единой стратегии управления природными популяциями. При усиливающемся сегодня антропогенном давлении на природу это необходимо делать, как для экономически важных, ресурсных видов, так и для редких и охраняемых видов животных и растений. Например, предложенный нами принцип выделения у растений ЭГЕ с помощью данных об экологии вида, геоботанических описаний и картографического анализа местообитаний (Животовский, Османова, 2018, 2020) позволяет использовать полученные ЭГЕ как единицы эколого-географической структуры вида, его воспроизводства, эксплуатации и охраны. Более того, ЭГЕ могут служить источником сбора образцов растений для разведения в ботанических садах в целях их реинтродукции в естественные местообитания в дальнейшем.

Методика выделения ЭГЕ у растений применима не только к редким, но и к ценным в хозяйственном отношении растениям, например ресурсным видам. Более того, популяционно-биологический базис методологии

выделения ЭГЕ взаимосвязан с проблемами экологии и генетики природных популяций (Миркин, Наумова, 1998; Злобин, 2009; Марков, 2012), а ее картографическая составляющая связывает эти проблемы с практическими запросами землепользования, анализа лесного и почвенного фондов, охраны природы (Заугольнова, 1999; Ханина и др., 2000; Демаков, 2018).

Кроме выделения ЭГЕ важно выявить территориально близкие скопления (цено)популяций разных видов — экогеографические агрегации (ЭГА) редких видов по информации об их распространении и адаптации к условиям их местообитаний в целях разработки стратегии их охраны, в том числе планирования дополнительных охраняемых территорий. Для этой цели можно применить тот же принцип, что и для выделения ЭГЕ (Животовский, Османова, 2019; Османова и др., 2019). Выделенные участки территории, на которых расположены многовидовые ЭГА редких видов, можно считать кандидатами на создание дополнительных ООПТ (с учётом имеющихся коммуникаций, сельскохозяйственных угодий и других ограничений). Особенно это важно для видов, находящихся на грани исчезновения.

Реализация предложенной методологии выделения ЭГЕ и ЭГА в большой степени основывается на информации, полученной из текущих полевых исследований, тематических географических карт и Красных книг, основное предназначение которых — накопление и распространение, а также популяризация научно обоснованной информации о природном разнообразии в целях разработки и реализации мер по воспроизводству, рациональному использованию и сохранению природы.

**«Происхождение домашних животных
и культурных растений» Ч. Дарвина
вышло сначала в России (1867),
а затем в Англии (1868). Почему?**

Козлова М. М.

*Новосибирский государственный университет,
Институт философии и права, Новосибирск*

Когда Дарвин обнародовал свои мысли о действии естественногобора в качестве причины эволюции, во всём мире у него немедленно появились яростные противники и столь же горячие сторонники. Против дарвиновской концепции о происхождении видов выступают и заслуженные учёные. В Америке геолог и палеонтолог Ж.-Л. Агассис, не признававший эволюционную идею, заявляет: *«Дарвин основные аргументы в пользу изменчивости видов черпает из материалов по разнообразию пород домашних животных, наблюдаемые различия есть результат замысла Высшего Разума»*. Этому же мнения активно придерживались один из ведущих геологов XIX века Адам Сэдживик и биологи С. Карпентер, Г. Мерей, А. Мильн-Элвардс. Их аргументация основывалась на доводах реформатора сравнительной анатомии, палеонтологии и систематики, французского зоолога, Жоржа Кювье (спор Кювье и Сент-Илера представляет собой одну из важнейших страниц развития естественных наук и методологии) или на чисто теологических соображениях.

Вскоре после выхода в свет «Происхождения видов» сформировалась группа биологов, считавших себя дарвинистами: Т. Хаксли, Дж. Гукер, А. Уоллес (Англия), Э. Геккель, Ф. Мюллер (Германия), братья А. О. и В. О. Ковалевские, И. И. Мечников, И. М. Сеченов, К. А. Тимирязев (Россия), А. Грей (США).

В поисках подтверждения действенности своей теории Дарвин обратился к аналогии или модели одомашнивания диких животных и растений. В середине 1838 г. он изучает выпущенные в виде брошюр сельскохозяйственные и одомашнивающие материалы английского селекционера Дж. Себрайта и пишет: *«Сэр Джон Себрайт, один из самых искусных заводчиков, говорил относительно голубей, что он берётся произвести какое угодно перо в три года, но ему потребуется шесть лет, чтобы получить желаемую форму головы или клюва»* (Darwin, 1975, p. 110; Ruse, 1975; Дарвин, 1999). В середине 1839 г. Дарвин изучает «Садоводческие труды». Пометки на полях свидетельствуют о том, что он там ищет и находит аналогии между естественным и искусственным отбором.

По этой причине «Происхождение видов путём естественного отбора» (1859) начинается не с картины видообразования на примере галапагосских выюрков, а с разбора в первой главе изменчивости, вскрытой при одомашнивании диких видов, и во второй главе — с описания изменчивости видов в дикой природе.

Эта работа Дарвина была переведена на русский язык и издана в России основателем эволюционной палеонтологии, автором классического труда по эволюции копытных животных Владимиром Онуфриевичем Ковалевским. Желая познакомиться с Дарвином, Ковалевский 22 августа 1867 г. приезжает в Даун, где с 1842 г. живёт Дарвин. После личного знакомства с Ковалевским, Дарвин дал согласие на его просьбу высылать корректурные листы своей книги по мере их набора. Дарвин писал тогда по этому поводу своему другу геологу Чарлзу Лайелю: *«Здесь один русский переводит мою новую книгу на русский язык, и он говорит, что Вас необычайно много читают в России».*

И это было действительно так. Эволюционной идеологией были охвачены достаточно широкие круги российского научного сообщества. Ещё до появления дарвинизма, в Московском университете были достаточно популярны трансформистские идеи Жоффруа Сент-Илера, которые излагались в лекциях первого российского эволюциониста додарвиновского периода Карла Францевича Рулье (XIX в.). Поэтому вполне понятно, почему ученики Рулье — основатель отечественной зоогеографии Николай Алексеевич Северцов, зоолог и антрополог, заведующий кафедрой естественной истории Московского университета, член-корреспондент Петербургской АН с 1890 г. Анатолий Петрович Богданов, зоолог Сергей Алексеевич Усов, выдающийся анатом, глава музея сравнительной анатомии Московского университета Яков Андреевич Борзенков — сразу же становятся пропагандистами дарвиновского учения.

В России одновременно выходят 4 труда, переводятся лекции зарубежных профессоров, печатается Лайель. Предложенная Дарвином концепция «естественного отбора в объяснении происхождения видов» в силу аналогии с селекцией при создании пород домашних животных и сортов растений — процессом, осуществляемым человеком, — была легко воспринята научной общественностью (И. Мечников, А. Ковалевский).

Брат В. О. Ковалевского, известный биолог-эволюционист Александр Ковалевский, показавший в своих работах общность закономерностей развития позвоночных и беспозвоночных животных и тем самым доказавший эволюционное родство этих групп, на VII съезде русских естествоиспытателей и врачей в ту пору сказал: *«В Западной Европе Теория Дарвина*

встретила твёрдо установленные старые традиции, которые ей пришлось первоначально побороть, у нас её появление совпало с пробуждением нашего общества после Крымской войны, и она сразу получила право гражданства, как в научном, так и общественном мире и до сих пор пользуется общим сочувствием» (Ковалевский, 1948, с. 262). О том, какое влияние оказывали на русское общество идеи Дарвина, рассказывают книги американского историка науки Александра Вусинича и замечательного специалиста по вопросам истории отечественного естествознания Василия Васильевича Бабкова (1946–2006).

Дарвин чрезвычайно высоко ценил палеонтологические работы В. О. Ковалевского как существенные для утверждения дарвинизма. Ковалевского считали своим учителем крупнейшие палеонтологи, такие как бельгийский палеонтолог-дарвинист Луи Долло и далёкие от дарвинизма Генри Осборн (предложивший близкую к неоламаркизму концепцию эволюции, т.н. ари-стогенез) и австрийский палеозоолог Отенио Абель. Сам же В. О. Ковалевский был убеждён, что его работа станет одной из главных опор дарвинизма (Бабков, 2000).

Перевод книги Дарвина по domestикации животных и растений В. О. Ковалевский публиковал выпусками, первый из которых появился в мае 1867 г., за восемь месяцев до выхода в свет английского издания. Последние же выпуски русского перевода были изданы осенью 1868 г. Переводной русский вариант книги Ковалевский озаглавил: «Прирученные животные и возделанные растения» (1867). Таким образом, это классическое произведение Дарвина увидело свет в России несколько раньше, чем на его родине в Англии.

Как отмечает профессор П. М. Бородин (1987): *«Россия всегда была самой дарвиновской страной. Именно на русском, а не английском языке впервые увидела свет вторая главная книга Дарвина «Изменения животных и растений при одомашнивании» (1867), имевшая большое значение для селекционеров, в ней Дарвин ввёл в научный оборот вековой опыт успешной селекции в Европе, продемонстрировав тем самым возможность практического использования эволюционного учения».*

История кафедры биологической эволюции МГУ

Лысенков С. Н., Северцова Е. А.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра биологической эволюции, Москва*

История эволюционной кафедры биологического факультета МГУ имеет много белых пятен, вызванных, прежде всего, последствиями печально знаменитой Августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 года, из-за которых была утрачена преемственность. Имеющиеся источники иногда противоречат друг другу, в силу чего необходимо более тщательное исследование с обращением к архивным материалам. В настоящем сообщении мы постарались обрисовать основные события в истории кафедры.

Кафедра дарвинизма была основана в МГУ (носившем в то время имя М. Н. Покровского) в 1936 году, на пост заведующего был приглашён выдающийся эволюционист И. И. Шмальгаузен, который далеко не сразу смог принять это предложение. Первое время, до 1939 года, кафедрой заведовал Григорий Григорьевич Щеголев (1882–1956), специалист по пиявкам, впоследствии ставший основателем и первым заведующим кафедрой биологии Рязанского медицинского института (ныне — РязГМУ им. И. П. Павлова).

В 1939 году Иван Иванович Шмальгаузен (1884–1963) принял заведование кафедрой, но параллельно продолжал руководить лабораторией в Институте эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова. Для студентов четвёртого курса биологического факультета И. И. Шмальгаузен читал курс дарвинизма, а в 1940 году была введена специализация студентов по кафедре дарвинизма на базе Ботанического сада. Среди сотрудников кафедры в это время стоит упомянуть А. Л. Зеликмана, создавшего «экспериментальную модель для изучения стабилизирующего отбора» на рачках-циклопах. В этих опытах изучался стабилизирующий отбор именно в понимании Шмальгаузена, приводящий к смещению нормы реакции, а не просто к сокращению изменчивости.

После августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 году коллектив кафедры был уволен, а заведующим стал ближайший соратник Т. Д. Лысенко Исая Израилевич Презент (1902–1969), также ставший деканом биологического факультета МГУ и заведующим кафедрой дарвинизма ЛГУ. Однако уже в 1950 году И. И. Презент ушёл со всех должностей в Москве (по официальной

версии — «в связи с собственным желанием продолжать научно-педагогическую деятельность в ЛГУ», по распространённой версии — уволен за аморальное поведение). Кафедрой стал заведовать его соратник Фёдор Андрианович Дворянкин (1904–1989), бывший чекист, агроном, ученик белорусского генетика А. Р. Жебрака. Он продолжил работать с коллективом, набранным И. И. Презентом, состоявшим в основном из агрономов и селекционеров, специалистов по «мичуринской генетике». В начале 60-х годов кафедра выпустила несколько учебных пособий по дарвинизму, отличавшихся тенденциозным изложением материала.

В эпоху борьбы с «лысенковщиной» и возрождения современной биологической науки в СССР в 1960-е годы видную роль сыграли и сотрудники кафедры времён И. И. Шмальгаузена — А. Л. Зеликман и З. И. Берман, работавшие после 1948 года в Костромском и Смоленском педагогических институтах соответственно. Они на страницах научной печати выступили с критикой «лысенковских» работ, а также приняли участие в составлении коллективной монографии «Современные проблемы эволюционной теории» 1967 года, в которой впервые с 1948 года были непредвзято изложены основы эволюционной биологии.

В 1965 году кафедрой дарвинизма МГУ стал заведовать зоолог широкого профиля — изучавший и круглых червей, и пушных зверей — Александр Александрович Парамонов (1891–1970), до 1948 года заведовавший кафедрой дарвинизма Тимирязевской академии. Однако коллектив кафедры остался прежним, в должности профессора остался и Ф. А. Дворянкин. Отсутствие педагогического состава должного уровня привело к тому, что кафедра перестала выпускать студентов.

После смерти А. А. Парамонова в 1970 году короткое время обязанности заведующего кафедры исполнял известный своей эксцентричностью малаколог Пётр Владимирович Матёкин (1917–2010).

С 1971 по 2014 год кафедрой заведовал ученик И. И. Шмальгаузена, зоолог и эколог Алексей Сергеевич Северцов (1936–2019). Под его руководством продолжилось пересоздание кафедры, связанное с развитием новых направлений исследований. Помимо работ самого А. С. Северцова по изучению естественного отбора в природных популяциях амфибий, видный вклад в науку внесли и другие профессора, приглашённые на кафедру Алексеем Сергеевичем: энтомолог и генетик Александр Григорьевич Креславский (1948–2006), эмбриолог Владимир Георгиевич Черданцев (р. 1951), всемирно известный мирмеколог Геннадий Михайлович Длуский (1937–2014). С их именами связаны такие направления исследований,

как изучение происхождения эволюционных новшеств, преобразование генетической структуры популяций и симпатрическое видообразование, эволюция в сообществах и макроэволюция.

В 1986 году кафедра, впервые с 1965 года, вновь стала принимать студентов. В том же году она была переименована в кафедру теории эволюции и проблем дарвинизма. В 2002 году кафедра вновь была переименована — в кафедру биологической эволюции, дабы подчеркнуть, что научный коллектив занимается не только и не столько теоретическими изысканиями в области эволюционной биологии.

В 2014 году руководить кафедрой стал палеонтолог, известный популяризатор науки Александр Владимирович Марков (р. 1965), который начал большой эволюционный эксперимент по изучению адаптации дрозофил к экстремальным условиям. Также на кафедру был приглашён палеонтолог, профессор Андрей Юрьевич Журавлёв (р. 1958), автор выдающихся работ по изменениям в биоте на границе венда и кембрия. Выросли в научном плане и продолжили исследования своих учителей бывшие студенты кафедры. Помимо развития уже существовавших направлений исследований, появились работы по молекулярной экологии, моделированию, биоинформатике. Сотрудники кафедры много преподают как в стенах родного университета, так и в академических институтах и за рубежом.

**К 100-летию эволюционной теории номогенеза:
направленная эволюция хромосом обыкновенной
бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia)**

Орлов В. Н.¹, Кривоногов Д. М.²,
Щегольков А. В.², Черепанова Е. В.¹

¹Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

²Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н. И. Лобачевского
(Арзамасский филиал) Арзамас

На фактах параллелизма и конвергенции в эволюции видов и внутривидовых форм Л. С. Берг (1922) в эволюционной теории номогенеза сделал вывод, что существует «закон конвергенции или иначе — развития на основе закономерностей». Факты направленной и параллельной эволюции таксонов разного ранга, в том числе и внутривидовых форм, привлекали внимание отечественных биологов на протяжении всего XX века (Вавилов, 1920; Завадский, Сутт, 1973; Любищев, 1975; Мейен, 1975; Заварзин, 1986; Северцов, 1990; Воронцов, 1999), но предложенное Л. С. Бергом объяснение этих фактов не нашло поддержки у большинства генетиков и эволюционистов. Р. Л. Берг (1993) объяснила направленность эволюции тем, что существуют «ограничения, налагающие запрет на движение по всем остальным направлениям», «эволюция — движение по разрешенным путям». Если «запрет» означает понижение приспособленности, то он связан с движущим отбором по И. И. Шмальгаузену (1969). Достаточно сложно выявить генетические факторы, ограничивающие направления эволюции и вызывающие параллелизм и конвергенцию в эволюции внутривидовых форм и видов. Неясно даже, существуют ли такие факторы, или параллелизм и конвергенция, определяются факторами внешней среды.

Сравнительный анализ кариотипов видов рода бурозубок, *Sorex* L., давно привёл к обоснованному выводу об исходных акроцентрических (одноплечих) хромосомах в эволюции кариотипов этого рода (Wojcik, Searle, 1988; Volobouev, 1989; Volobouev, Catzeflis, 1989; Wojcik et al., 2002). У обыкновенной бурозубки, *S. araneus* L., сохранились отдельные популяции с 10 парами акроцентрических хромосом, их обозначают буквами латинского алфавита *g*, *h*, *i*, *k*, *m*, *n*, *o*, *p*, *q*, *r*. В эволюции этого вида на протяжении последнего миллиона лет (Mackiewicz et al., 2017) возникали и распространялись по ареалу

центрические соединения (ЦС), и акроцентрические хромосомы постепенно замещались метацентрическими (двуплечими). Всего обнаружено 37 типов ЦС в 76 хромосомных расах, для которых ЦС служат диагностическими (Bulatova et al., 2019).

В распространении по ареалу вида ЦС известно одно важное ограничение — ЦС неполной (монобрахиальной) гомологии не распространяются в одной популяции. Но может ли такое ограничение вызывать определённую направленность эволюции кариотипов популяций? Ретикулярные процессы в заменах акроцентрических хромосом на метацентрические (White et al., 2019), на первый взгляд, полностью исключают возможность направленных изменений кариотипа у обыкновенной бурозубки. В детально изученной системе хромосомного полиморфизма обыкновенной бурозубки (Searle et al., 2019) направленность процессов замены акроцентрических хромосом на метацентрические ранее не обсуждалась.

Мы показали, что направленность эволюции кариотипа нарастает после каждой замены двух пар акроцентрических хромосом на одну пару метацентрических из-за ограничений распространения в одной популяции ЦС неполной гомологии. Такая направленность обнаруживается при реконструкции последовательности замен акроцентрических хромосом на метацентрические, исходя из сохранившихся хромосомных рас на разных стадиях эволюции кариотипа или трех общих диагностических метацентриков из пяти возможных.

Так, в большой и хорошо изученной монофилетической группе западно-европейских хромосомных рас (WEKG) после первой замены акроцентриков h , i на пару метацентриков hi в популяциях утрачивают способность распространяться 9 из 37 известных ЦС, а после второй замены g , t на метацентрики gt — 23 из 37 ЦС. Если первые две замены акроцентрических хромосом на метацентрические лишь ограничивают дальнейшую эволюцию кариотипа, то любая третья замена полностью предопределяет дальнейшую эволюцию с 3 конечными кариотипами, которые можно заранее предсказать. В хромосомных расах WEKG известны 4 замены на третьем этапе эволюции «кариотипических цепей», поэтому возможны только 12 конечных кариотипов, из которых известны 7, остальные не реализованы в эволюции вида или вымерли в плейстоцене. Кариотипические цепи отображают только последовательность включения метацентрических хромосом в кариотип, а не филогенетические линии, поскольку в одной кариотипической цепи возможны две и более филогенетических линий, идентичных по кариотипам. Соответственно, возможно параллельное формирование идентичных хромосомных рас.

В кариотипической эволюции североевропейских хромосомных рас (NEKG) известны 2 замены на третьем этапе эволюции «кариотипических цепей», поэтому возможны только 6 конечных кариотипов, из которых в настоящее время описаны 5.

В 10 восточноевропейских хромосомных расах (EEKG) постепенное накопление ЦС было прервано на втором этапе кариотипических цепей гибридным слиянием кариотипов рас EEKG и WEKG. В кариотипах рас EEKG обнаруживаются ЦС 6 кариотипических цепей WEKG, три из которых неизвестны в настоящее время и, возможно, вымерли в плейстоцене. Такое слияние кариотипов аналогично симгенезу — слиянию геномов в процессах видообразования по Н. Н. Воронцову (1999).

Отдельные одинаковые метацентрики в разных хромосомных расах (ретикулярная эволюция) объясняются включением ЦС монобрахиальной гомологии на третьем этапе в разные кариотипические цепи и гибридным слиянием кариотипов, следовательно, ретикулярная эволюция не противоречит направленной.

На примерах относительно простых процессов эволюции формы хромосом в эволюции обыкновенной бурозубки показано, что запрет распространения в одной популяции ЦС соединений монобрахиальной гомологии приводит к направленной эволюции кариотипа, обусловленной естественным отбором, и именно селектогенез служит причиной номогенеза.

Адаптивная радиация как следствие специфики активности организмов: отражение в филогении

Савинов А. Б.

*Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н. И. Лобачевского,
кафедра экологии, Нижний Новгород*

Активность выступает как наиболее общая и всеохватывающая характеристика живых организмов и их систем, отражая всю динамику целенаправленной борьбы за существование посредством целесообразных механизмов. Учитывая очевидную синонимию «активности» и «борьбы за существование», необходимо иметь в виду, что, во-первых, в метафорическом смысле под борьбой за жизнь понимается совокупность разнообразных отношений (взаимодействий), непрерывно возникающих между данным живым организмом и всей остальной биотической и абиотической природой; во-вторых, указанная борьба обуславливает естественный отбор, в общем виде выражающийся в выживании и распространении в природе наиболее успешных в борьбе организмов, т. е. таких, у которых на разных уровнях их организации (морфолого-анатомическом, физиологическом, поведенческом и др.) адекватнее сложились отношения с окружающей средой. Исходя из этого, на основе предложенного автором эргонтического подхода активность организмов и надорганизменных систем определена как их интенсивность взаимодействия с биотическими и абиотическими факторами окружающей среды, и чем сильнее и разнообразнее взаимодействует система с окружающей средой (другими системами), тем она активнее. Но поскольку форм взаимодействия, т.е. форм активностей, в природе множество, то интегральная активность биосистем должна количественно рассчитываться с учётом различных форм активности, например, трофической, симбиотической, аккумулятивной активности. В свою очередь активность и адекватная ей организованность биологических систем сопряжены с разнообразием их элементов, а оно — со сложностью биосистем: увеличение разнообразия элементов биосистем ведёт к повышению их сложности и организованности. При этом разнообразие (неоднородность) элементов системы соответствует количеству заключённой в ней информации, а количество этой информации является мерой организованности системы: выше организованные системы содержат больше информации и наоборот.

Исходя из этого и продолжая исследования по теме активности различных групп организмов, мы апробировали указанные выше теоретические положения на примере 6 видов карповых рыб: гольяна обыкновенного (*Phoxinus phoxinus* L.), линя (*Tinca tinca* L.), серебряного карася (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782), язя (*Leuciscus idus* L.), леща (*Abramis brama* L.), плотвы (*Rutilus rutilus* L.). Активность определяли как скорость аккумуляции и генерирования информации популяциями указанных видов рыб. Для расчётов использовали литературные данные о характеристиках популяций рассматриваемых видов рыб, обитающих в разных водоёмах Евразии. В частности, расчёты трофической активности вели на основе данных о частоте встречаемости жертв того или иного вида в рационе рассматриваемых видов рыб; симбиотическую активность оценивали с использованием данных об экстенсивности паразитарной инвазии рыб, а аккумулятивную активность рассчитывали на основе данных о долях химических элементов (цинка, меди, свинца, железа), аккумулированных данным видом рыб. Интегральную активность (Ad) рыб определяли, используя полученные величины симбиотической, трофической и аккумулятивной активности. Сопоставляли параметры активности рассматриваемых видов рыб с данными об их филогении.

Исследования показали, что у карповых видов рыб величины трофической активности (A1), рассчитанные по данным о частотах встречаемости объектов питания в рационах рыб, и значения симбиотической активности (A2), определённые на основе данных об экстенсивности паразитарной инвазии рыб, выше у тех видов (плотва, лещ, язь), которые либо относительно эволюционно молоды и биологически прогрессивны (в соответствии с критериями биологического прогресса А. Н. Северцова), т. е. обычно доминируют в экосистемах по численности и количеству дочерних форм; либо обладают биологическими особенностями, в частности, способностью к гиногенезу (серебряный карась), что позволяет этому виду быть инвазивным, непрерывно расширять ареал и иметь высокую численность. Напротив, гольян и линь не обнаруживают подобных качеств, что и отразилось на величинах их трофической и симбиотической активности. Что касается аккумулятивной активности (A3), рассчитанной по соотношению содержания металлов в теле рыб, то её величины у рассматриваемых видов карповых находятся примерно на одном уровне, несколько выше A3 лишь у гольяна. Среди рассмотренных видов карповых рыб наименьшие величины интегральной активности (Ad), рассчитанной по совокупности симбиотической, трофической и аккумулятивной активности, имеют гольян и линь, максимальные

величины — плотва и лещ. В целом, величины интегральной активности карповых рыб находятся в соответствии с положением этих видов рыб на филогенетическом древе: чем эволюционно моложе вид, тем выше его интегральная активность.

Ревизия понятий мегаэволюция, макроэволюция и микроэволюция

Стегний В. Н.

*Национальный исследовательский Томский
государственный университет, кафедра генетики
и клеточной биологии, Томск*

Достижения современной эволюционной биологии предполагают существенную ревизию понятий мегаэволюция, макроэволюция и микроэволюция. На основании литературных и собственных данных предлагается следующая трактовка этих понятий.

МЕГАЭВОЛЮЦИЯ

Таксономические группы: домены — царства

Особенности:

1. преобладание горизонтального переноса генов;
2. преобладание генных дупликаций (особенно у прокариот);
3. преобладание полифилетического возникновения таксонов (у одноклеточных эукариот);
5. преобладание автономных, колониальных, симбиогенных систем образования таксонов;
6. освоение нового экологического пространства (формирование биосферной системы).

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Таксономические группы: типы (отделы) — классы — отряды (порядки) — семейства — роды — виды

Особенности:

1. преобладание крупных морфологических преобразований таксонов;
2. преобладание монофилетического возникновения таксонов;
3. преобладание крупноблочной «гомеобоксной» системы формирования онтогенеза;
4. освоение нового экологического пространства (формирование биотопов);
5. продвижение таксономических групп в экстремальные среды (для наземных животных и растений: от тропических условий — к арктическим) по принципу адаптивной радиации.

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Таксономические группы: подвиды (разновидности — биотипы — демы)

Особенности:

1. развитие адаптивных генетических систем внутривидового уровня (адаптивный и нейтральный генетический полиморфизм, эпигенетические механизмы);

2. развитие видовой экологической специализации (стенобионтность и эврибионтность);

3. возникновение и развитие преадаптивных систем (мутационный процесс, рекомбинационный процесс (у видов с половым воспроизведением), гетерохроматиновые модификации, эпигенетические реорганизации.

**Эволюция демонстраций у птиц
в пределах рода-семейства: выделение,
ритуализация и специализация
единиц поведения**

Фридман В. С.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва*

Сравнительная этология фактически прекратилась к 1990-м годам, и поведенческие исследования, отвечающие на знаменитые «четыре вопроса Тинбергена», уже 40 лет как идут в русле противоположных концепций её критиков — социобиологии на Западе и вероятностно-стохастической концепции Е. Н. Панова в России. Однако их монополия привела к противоположному результату: собранные критиками данные о сигналах/механизмах коммуникации у птиц и других позвоночных подтверждают реальность феноменов, утверждаемых сравнительной этологией. Среди них: 1) типологическая определённости форм видовых демонстраций при статистической устойчивости их эффектов; 2) конвенциональные сигналы, вроде изученных у ящериц-анolisов или коростелей. Закономерности 1–2 присутствуют даже у так называемых сигналов-стимулов (сигналы состояний, motivational signals) и достигают максимума у сигналов-символов (сигналы классов ситуаций, referential signals).

Все эти результаты требуют восстановления сравнительной этологии «на повышенном основании». Тем более что уже в 1970–1980-е годы структура, функция и эволюция паттернов видоспецифического поведения позвоночных несравненно лучше соответствовала концепциям сравнительной этологии, чем таковым её критиков (с обеих сторон). Что в первую очередь относится к дискретности и типологической определённости формы поведенческих единиц (которая не расплывается, а, наоборот, подчёркивает специфичность образа, демонстрируемого партнёру в ответ на рост «шума» в канале связи), и специфичность эффектов воздействия данных форм на противника и самого демонстратора, строгие закономерности выбора и смены разных единиц по ходу взаимодействия для управления данным процессом в интересах данной особи, повышающего вероятность выигрыша. Эта задача решается применительно к процессу ритуализации, складывающей комплексы телодвижений и превращающей их в демонстрации, с одновременной специализацией их как коммуникативных сигналов. Показана сопряжённость процесса с ростом

дискретизации каждой из таких демонстраций в потоке активности, их дифференциацией друг от друга (при умножении числа) сообразно увеличению значимости для вида тех контекстов общения, в которых они задействованы и специфически используются для воздействия на партнёра, выступая как знак или стимул. Показано, что сигналы-стимулы и сигналы-символы соответствуют низшему и более высокому уровням организации коммуникативной системы. В первом случае демонстрации — это сигналы об уровне мотивации и последующем поведении животного. Во втором — сигналы, имеющие внешнего референта и отражающие альтернативные категории проблемных ситуаций, порождаемых во взаимодействии («имена» дифференцированных ситуаций процесса и программ поведения, разрешающих данную ситуацию). В обоих случаях демонстрации «честно» информируют реципиента без сколько-нибудь заметного утаивания «обмана» (что видно по автоматическому «доверию» данным сигналам со стороны участников и, главное, «зрителей» взаимодействия). В первом случае реципиент «принуждается» к ответам, продолжающим взаимодействие, во втором сохраняет свободу выбора и при этом «доверяет» переданной информации, выбирая следующее поведение и/или корректируя предыдущее именно на основании данной информации, а не собственной мотивации или самостоятельного наблюдения за происходящим.

Описаны эволюционные преимущества перехода от первых ко вторым в разных филогенетических ветвях, благодаря которым релизерные системы анцестральных видов превращаются в специализированные системы знаков, поддерживающие информационный обмен в том же самом контексте и при помощи гомологических демонстраций. Показана двусоставность процесса ритуализации как превращения экспрессивных действий животного, вызванных возбуждением в связи с конфликтной ситуацией, в видовой сигнал, способствующий разрешению этой ситуации или более эффективному действию в ней, вместо односоставного, о котором писали классические этологи.

На первой (собственно ритуализация) происходит превращение экспрессивных действий в демонстрации и организация системы демонстраций в ряды вдоль соответствующих мотивационно-типологических градиентов. Разные демонстрации ряда отражают здесь разные уровни тревоги, страха, агрессии, сексуального возбуждения животного в связи с ситуацией. Так возникают системы сигналов-стимулов.

На второй стадии («означивание») ряды демонстраций преобразуются в «язык» (семиотическую систему, обслуживающую информационный обмен

в соответствующем контексте общения), а каждая демонстрация — в знак, структурно и семантически противопоставленный знакам, возникшим на основе других демонстраций ряда. Амбивалентная демонстрация — пантомима — здесь превращается в знак, посредством которого информируют партнёра, а не стимулируют его к определённым реакциям. Такой знак вполне аналогичен знакам жестового языка и даже похожим образом складывается из незначащих субъединиц, то есть обладает двойным членением. В отличие от пантомимы, знаки социальной коммуникации не побуждают к действию партнёра или самого демонстратора, но информируют о возможностях развития конфликтной ситуации взаимодействия и возможностях эффективного поведения обоих участников конфликта в данной ситуации, как это и положено языку.

Показано, что до того, как стать собственно сигналами, демонстрации являются специфическим орудием манипуляции поведением партнёра, применение которого позволяет обоим «снять» мотивационный конфликт, связанный со встречей и попыткой сближения. Если он не разрешится через ритуализированный обмен демонстрациями, взаимодействие будет сорвано, как его срывают попытки немедленного удовлетворения сексуальных побуждений у самца и попытки немедленного выбора самца у самки (ей не следует сразу сближаться с ним). Демонстрации ухаживания или угрозы, которыми обмениваются особи в соответствующих взаимодействиях, играют роль барьера, удерживающего партнёров от прямого сближения. Он позволяет партнёрам сближаться постепенно, так чтобы скорость нарастания интенсивности брачных демонстраций самца точно соответствовала темпам роста рецептивности самки, иначе оба будут травмированы, а копуляция сорвётся (для агонистических демонстраций — чтобы темпы роста подавляющего воздействия демонстраций победителя соответствовали падению готовности сопротивляться у побеждённого).

**Д. К. Беляев — альтруизм и эгоизм
в антропогенезе**

Фудельман В. Д.

*Новосибирский государственный университет
Институт философии и права, Новосибирск*

Ключевым этапом в формировании человека разумного как существа биосоциального стала возникшая на биологически подготовленной базе социализация человека, переход к качественно иным, чем у гоминидных предков формам социальной организации жизни.

Формирование общества и социальных отношений вызвали необходимость развития и усиления тех свойств нервной системы и поведения, которые бы в наилучшей степени адаптировали особь именно к социальным нормам жизни, потребностям коллектива и его многообразным традициям и тем самым способствовали бы развитию коллективных форм жизни. Поэтому свойства нервной системы, на основе которых развились способности человека к коллективным формам жизни, стали важнейшим объектом естественного отбора начиная с самых первых этапов социализации человека.

В условиях социальной жизни развилось и такое качество человека, как альтруизм — способность к самопожертвованию ради интересов ближнего и общества в целом. Несомненно, что альтруизм служит одним из выражений способности человека к саморегуляции поведения, и его социальное значение огромно. Биологические корни этого свойства лежат в глубинах эволюционной истории жизни и проявляются в заботе взрослых животных не только о своём потомстве, но и о членах своего стада или стаи.

Пути эволюционного значения и пути формирования альтруизма человека, обстоятельно рассмотренные уже Ч. Дарвином, в дальнейшем неоднократно привлекали внимание многих мыслителей и естествоиспытателей: П. А. Кропоткина, Д. П. Филатова, В. П. Эфроимсона.

Во всех этих работах раскрыта эволюционно-генетическая база развития альтруизма. Основное здесь состоит в том, что в условиях межгруппового отбора способность некоторых членов группы пожертвовать своими личными интересами и даже отдать жизнь ради интересов коллектива сообщало группе в целом большие эволюционные преимущества. В работах вышеупомянутых исследователей подчёркнуто принципиальное положение, что альтруизм как индивидуальное свойство личности формируется

под определяющим условием социальной жизни, нравственных норм и традиций общественного окружения.

Касаясь вопроса об альтруизме и его эволюционных истоках, надо отметить объективно противоречивую историю формирования этого свойства.

Так, в некоторые моменты эволюционной истории человека и его ближайших предков, особенно в период тяжёлых голодовок, адаптивное значение для общества приобрёл эгоизм и, как его выражение, — антигуманизм. В тяжёлых условиях жизни насильственное уничтожение бесполезных и обременяющих его людей — стариков, больных и детей определённого возраста, помогало сохранить наиболее активную и репродуктивную часть коллектива [Morgan, 1935; Морган, 1936; Мечников, 1961; Лобашев, 1963].

Термин альтруизм введён Огюстом Контом. В философской энциклопедии даётся такое определение: «альтруизм (франц. *altruisme*, от лат. *alter* – другой) – эthic. принцип, заключающийся в бескорыстной заботе о «благе ближнего»; противопоставляется эгоизму».

Зачатки альтруизма проявляются уже у животных. В начале 1980-х годов каналы мирового телевидения показывали сенсационный случай на берегу Нила. Крокодил подстерг антилопу и уже тащил её в воду, когда наперерез ему бросился бегемот и заставил выпустить из зубов жертву. Всё это было случайно заснято на видеокамеру

Проблема взаимоотношения биологии и этики служит предметом исследования многих учёных. В 1971 году в журнале «Новый мир» В. П. Эфроимсон выступает с интересной статьёй «Родословная альтруизма (Этика с позиций эволюционной генетики человека)». При обсуждении проблем генетики человека Эфроимсон высказывает мысль, что человечество, которое дожило до настоящего времени, является продуктом очень интенсивного отбора на те свойства, которые можно было бы назвать человечностью. Идея Кропоткина о взаимопомощи привела автора в итоге к обсуждению роли естественного отбора в приобретении тех особенностей, которые, как он полагал, играют роль в эволюции живых существ. Эфроимсон обращает внимание на возможность расценивать такие в основном генетически запрограммированные личностные качества, как совесть, способность к совершению самопожертвования, приносящего пользу другим членам человеческого сообщества. Автор вносит предположение о том, что в процессе развития человека естественный отбор отобрал особей с «генами альтруизма». Допускается, что в ходе антропогенеза в наследственной программе современного человека заложено нечто, влекущее его к справедливости, самопожертвованию, подвигам во имя других. Ведь уже в стаде обезьян

существует поведенческий полиморфизм с такими особенностями, как героическая охрана потомства и забота о нём, взаимовыручка в условиях опасности, самоотверженная защита и т.п. Изучение стоянок первых существ, выделявавших орудия 3 млн лет назад, показало, что они делили между собой пищу. Таким образом, уже очень давно началась нравственная эволюция человека, сопровождавшая его биологическую эволюцию.

Далее, уже в 1981 году академик Д. К. Беляев указывает: «...здесь надо иметь и другую сторону дела. Она состоит в том, что в некоторые моменты эволюционной истории человека и его ближайшего предка адаптивное значение для сообщества приобретал не только альтруизм, но и нечто диаметрально противоположное ему — эгоизм. Это свойство, как предков человека, так и самого человека на начальных этапах его социальной эволюции, так же как и альтруизм, имело адаптивное значение в тяжёлых условиях жизни, особенно при недостатке пищи или голоде».

Поэтому можно думать, что генетическая компонента поведения человека как биологического вида может включать потенциал как альтруизма, так и эгоизма; оба эти свойства имеют оправдание в эволюционной истории человека.

Итак, за альтруистическим поведением у человека стоит эволюционно-генетическая база. Будучи представленным у животных уже своим прообразом — материнским инстинктом и элементарными актами взаимопомощи, это свойство поведения получило качественно новое развитие у человека в результате его большой адаптивной ценности в условиях социальной жизни.

Отношения с температурой как один из важнейших факторов, направляющих эволюцию позвоночных животных

Черлин В. А.

*Дагестанский государственный университет,
кафедра зоологии и физиологии, Махачкала*

Температура — физический фактор, который прямо или опосредованно, но очень мощно влияет на все стороны и уровни организации жизнедеятельности живой системы от молекулярного и биохимического до организменного и биоценотического. Таким образом, повышение и стабилизация температуры тела выше примерно 28–30° — важный эволюционный тренд, по крайней мере, для позвоночных животных.

При реализации принципа стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных возникает несколько важнейших ароморфозов, влекущих за собой направленные системные перестройки, которые мы называем морфофизиологической эволюцией. Эти ароморфозы становятся важными преадаптациями на определённых этапах эволюции позвоночных.

Во-первых, резкое повышение интенсивности митохондриального дыхания (сопряжённого и несопряжённого). Это усиливает энергообеспеченность активности на клеточном уровне, усиливает уровень основного обмена, улучшает качество активности и конкурентоспособность, что создаёт условия для выхода тетрапод на сушу и освоения её как новой среды обитания. Это, в свою очередь, предусматривает соответствующие перестройки морфофизиологических систем организма, приводят к формированию у них комплекса морфофизиологических признаков, который превращает этих животных в амниот (Черлин, 2012, 2016, 2017).

Во-вторых, у этой группы позвоночных — у амниот — появляется ещё одна важнейшая ароморфная характеристика — псилотермия (Черлин, 2021). Это свойство — реакция, которая направлена на повышение температуры тела и заставляет реализовывать различные поведенческие и/или физиологические приёмы, позволяющие повышать и стабилизировать температуру тела выше 28–30°. Она появляется у первых же амниот.

Такое повышение температуры тела повлекло за собой «цепную реакцию» — усиление энергообеспеченности активности и вообще жизнедеятельности, увеличение уровня основного обмена, существенное улучшение

качества активности. Это, в свою очередь, открыло для этой группы позвоночных новые широкие экологические возможности, что естественно привело к очередному акту мощных и разнообразных системных морфофизиологических перестроек. Резко увеличившаяся экологическая конкурентоспособность новых групп стала причиной мощной эволюционной радиации позвоночных животных.

Псилотермия реализуется в эволюции позвоночных, амниот двумя основными направлениями — эктотермным (получение тепловой энергии из внешних источников, ориентирование в большей степени на физические принципы регуляции; основная логика эволюционного развития — энергетически экономное использование тепловой энергии в жизнедеятельности организма животных) и эндотермным (получение тепловой энергии из биохимических процессов внутри организма при усилении уровня основного обмена и термометаболизма; основная логика эволюционного развития — улучшение энергообеспеченности и качества активности, экологической конкурентоспособности даже в ущерб энергетической экономичности).

Высокотехнологичные исследования последних 10–15 лет учёных из США, Великобритании и Австралии выявили набор фактов, ниспровергающих ряд устоявшихся стереотипов в эволюции позвоночных животных.

Оказалось, что базовые группы амниот, появившиеся около 300 млн лет назад, уже имели температуру тела выше 30° (Estefa et al., 2020; Harrell et al., 2016; Bi et al., 2020; Séon et al., 2020; Rey et al., 2017; и др.), многие из них были тахиметаболическими псилотермами (Legendre et al., 2013, 2016; Klein, et al., 2017; Cubo et al., 2012; Seymour et al., 2019; Olsen, et al., 2022; Wiemann et al., 2022; Benton, 2020; Faure-Brac, Cubo, 2020; и др.), т.е. почти или полностью эндотермными животными, обладали четырёхкамерным сердцем (Grigg et al., 2021; и др.) и сложными легкими (Lambertz et al., 2015; и др.).

«Упрощённые» четырёхкамерные сердца крокодилов и трёхкамерные сердца остальных современных рептилий, а также простые, мешкообразные лёгкие многих ящериц и змей, вкупе с очень сложно устроенными лёгкими современных крокодилов, черепах, варанов и питонов с одноподобным, как у птиц, потоком воздуха в них являются не исходным состоянием, а результатом долгого процесса эволюции в направлении развития и совершенствования эктотермного состояния (Seymour et al., 2004; Grigg et al., 2021; и др.), которое у современных рептилий — не этап развития эндотермии, а самостоятельное направление эволюционного развития. Предки всех современных групп рептилий были эндотермными животными (Faure-Bra et al., 2021; Lambertz et al., 2015; и др.).

Основной компонент эндотермии — несократительный термогенез, который представляет собой часть биохимического механизма цикла сокращения-расслабления мышц (Grigg et al., 2021; и др.), является общим для всех групп позвоночных и появился ещё до разделения на синапсид и зауропсид (Legendre, Davesne, 2020; и др.). Таким образом, эндотермия возникла в самом начале появления амниот (около 300 млн лет назад), а не в процессе их дальнейшей эволюции.

Следовательно, в эволюции позвоночных животных ряд системных морфофизиологических перестроек в их организмах произошли вследствие реализации внутренних закономерностей существования «материала», из которого построена система, и связанных в значительной степени с отношением с температурой. В результате этого процесса появляются новые группы организмов, приобретающие общие характеристики, поскольку в основе их развития — общие базовые внутренние свойства (процесс макроэволюции). А уже появившиеся группы с новыми внутренними характеристиками включаются в адаптивный процесс, призванный — в основном путём морфофизиологических системных перестроек — приспособить организмы с новыми внутренними свойствами к новым условиям внешней среды (процесс микроэволюции).

Хищник-жертва — паттерны элиминации

Шубкина А. В.¹, Северцов А. С.²

¹*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

²*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра биологической эволюции, Москва*

Пищевые цепи — форма передачи энергии в биосфере, которая обеспечивает взаимодействие продуцентов и консументов разных уровней. Для оптимизации получения энергии организмы и виды изменяются — эволюционируют. Хищник-жертва — один из вариантов пищевых цепей, который принято применять к взаимодействиям консументов двух уровней. Цель хищника (консумента более высокого уровня) — получение более дешёвой энергии, т.е. уменьшение затрат на добычу. Цель жертвы — избегание хищника с минимальными затратами и передача генов. Между хищником и жертвой существует неустойчивый баланс, основанный на взаимных адаптациях, а изъятие жертвы не случайно, но скрыто множеством переменных среды и индивидуальных особенностей животных.

Для понимания эволюционного значения хищничества необходимо изучение механизмов избирательности изъятия. Ранее (Северцов, Шубкина, 2015) мы определили две ключевых проблемы. Первая из них — оценка успешности охоты, т.е. определение доли поимок от числа состоявшихся преследований. Вторая — установление причин изъятия данной особи, т.е. паттернов элиминации. В природе трудно и часто невозможно оценить причины, сделавшие ту или иную особь жертвой. Существуют фрагментарные данные об избирательном изъятии самых молодых и самых старых, о селективности по гендерным признакам, варьирующим в разные сезоны и разных биотопах, и, конечно, об изъятии неблагополучных (в плохих кондициях, со следами старых травм, больных, проявляющих неадекватное поведение и т.п.) особей. Однако исследование остатков добычи диких хищников затруднительно и малоинформативно.

Для многократного воспроизведения процессов преследования, поимки и исследования свойств жертвы нами разработана модель охоты диких псовых, в которой в качестве хищника использовали борзых собак. Борзые — единственная группа пород домашних собак, способных ловить добычу без помощи человека. Они на высокой скорости преследуют животных,

которых смогли зрительно распознать. Такое преследование имитирует «охоту в угон», свойственную волкам, шакалам, гиеновым собакам, гепардам, гиенам и другим наземным хищным.

С помощью борзых моделировали охоту диких псовых в угон путём многократного воспроизведения поиска, преследования и изъятия жертвы. Достоинств у модели несколько: преследования проходят в открытом пространстве, что облегчает наблюдения, добыча (заяц, сайгак) доступна для исследований свежей и с минимальными повреждениями. В естественных экспериментах применяли сочетание двух методов: многодневные наблюдения небольшой группы борзых (собаки питомника ИПЭЭ РАН, преимущественно в свободном поведении) и наблюдения десятков борзых на испытаниях (собаки разных владельцев с ограничением поисковой активности, дистанции пуска и числа участников преследования).

Успешность охоты борзых не высокая. На испытаниях по зайцу-русаку (при старте 2–3 собак не ближе 25 м) на крупных мероприятиях в 2001–2010 годах 596 борзых поймали 35 свободноживущих зайцев-русаков (*L. europeus*). Наши данные соответствует полученным в Великобритании: английские борзые смогли поймать 15% зайцев-беляков (*L. timiditus*), которых выпускали из клеток (Reid et al., 2007, 2010).

Успешными были 27% из 210 пусков борзых по сайгаку (Соколов и др., 1990), что соответствует данным исследований гепарда (*Acinonyx jubatus*): из 367 охот успешными были 26% (Wilson et al., 2013).

С помощью высокочастотной (1 с) gps-регистрации (специально разработанное оборудование) установлено, что параметры преследования — скорость, длина, длительность — важны для успешной охоты, но не определяют её результаты. Явное превосходство движения, определяемое визуально, отмечено в 24% случаев при пусах с ограничением поисковой активности и дистанцией старта более 25 м. Однако борзые нередко прекращают преследование после одного или нескольких приближений к жертве, вынуждающих её изменить направление и скорость. Успешность преследования зайца-русака на большой выборке (282 преследования) ограничена 12%. Успешность отстрела составляет 77–100%.

Пойманных борзыми животных (отлов) сравнивали с добытыми резидентными охотниками (отстрел) в те же сроки и примерно в тех же условиях. Анализируемыми паттернами были гендерные свойства, размерные показатели (масса тела), возраст сайгаков (развитие рогов у самцов, масса тела у самок), возраст зайцев (масса хрусталика), результаты патологоанатомического вскрытия (сайгак), результаты частичного вскрытия (заяц),

оценка величины почечной капсулы (заяц) и микробиоты элементов поверхности тела (заяц).

Сайгак. Масса тела не отличалась в группах отлов и отстрел (незначимое превалирование в группе отлов), т.е. животные не различались существенно по кондициям, возрастным и гендерным группам. Оценка возраста самцов по развитию рогов не позволила установить преобладания одной возрастной группы. Доли самок и самцов в группах отлов и отстрел различны: в группе отлов преобладают самцы, в отстреле — самки (что мы первоначально объясняли стереотипами охотников и превалированием числа самок). У части животных группы отлов отмечены старые зажившие подкожные рубцы. Признаки не летальных отклонений состояния присутствуют у всех животных группы отлов и только у трети группы отстрел.

Заяц. Масса тела значимо различалась в группах отлов и отстрел: средний вес пойманных борзыми превышал таковой у отстрелянных (совпадающий с описанным в европейских странах). Анализ гендерной и возрастной структуры выборок (совместно с Е. Ерофеевой) позволяет утверждать, что в группе отлов преобладают самцы в возрасте от года и почти отсутствуют зайцы моложе 3–4 месяцев, тогда как группа отстрел включает животных всех половозрастных когорт. Доли самцов в отлове превалирует по сравнению с группой отстрел (соответствующей установленному в европейских странах). Как и у сайгаков, у части животных группы отлов отмечены старые зажившие подкожные рубцы. Значимо увеличена микробиота у зайцев группы отлов и снижена величина почечной капсулы.

Сравнение паттернов движения позволяет утверждать, что скорость и длительность перемещений наименее важны, так как основная доля успешных работ борзых и гепардов, реализуется не при предельных значениях этих параметров.

Ведущая роль принадлежит показателям благополучия особей. Их оценка хищником происходит благодаря изменению индивидуального запаха жертвы, маркируемого изменением микробиоты. Однако встаёт вопрос о наличии и механизмах гендерной избирательности — и у сайгака, и у зайца большую долю добытых борзыми особей составляют самцы. Представляется, что их преимущественное изъятие основано на более высоком риске развития неблагополучий разной этиологии.

Д. К. Беляев о стрессуемости и стрессоустойчивости в эволюции

Ямлиханова С. К.

*Новосибирский государственный университет,
Институт философии и права, Новосибирск*

Доместикация, особенно её самый начальный период, предоставляет великолепные возможности для изучения эволюционных событий, протекающих в экстремальных условиях, когда животные впервые на первом рубеже адаптационного процесса в своей эволюционной истории сталкиваются с антропогенной средой. Беляев впервые формирует представление о том, что сущность доместикации основана на изменении поведения как одного из важнейших механизмов взаимодействия организма со средой, поскольку именно поведение играет наиболее существенную роль в проявлении как стрессуемости, так и стрессоустойчивости животных.

Мы попытаемся говорить о стрессе как об эволюционном феномене, действие которого реализуется на уровне популяций, хотя, конечно, в итоге основным субъектом стрессовой реакции является организм. Однако значение и конечный результат стресса на уровне отдельного организма или популяции могут быть весьма различными.

Исследуя взаимосвязь двух коренных модусов эволюции — отбора и изменчивости в условиях стресса, Беляевым было показано, что резкие изменения среды, провоцируя состояние стресса, мобилизуют в популяциях животных скрытую генетическую изменчивость, что в свою очередь облегчает поиск и отбор наиболее адаптивных к экстремальным условиям жизни вариантов животных. Так стресс, определяя степень приспособленности при действии необычно сильных средовых раздражителей при попадании диких животных в антропогенную среду, выступает в качестве одного из важнейших механизмов доместикационных преобразований как животных, так и растений.

Именно при доместикации отбор по регуляторным системам приводит за считанные поколения к тем результатам, на которые в природе уходят тысячелетия.

Обеспечение указанных поведенческих реакций происходит на всех уровнях функционирования — физиологическом, клеточном, биохимическом и геномном, но, тем не менее, в случае успешности и адекватности поведенческой адаптивной реакции, вовлечение в ответ других систем

реагирования может оставаться минимальным. Если, однако, поведенческие реакции не приводят к достаточной адаптации, организм вынужден мобилизовать свои физиологические, биохимические и генетические ресурсы, чтобы пережить неблагоприятные условия с наименьшими потерями. Обычно в этом случае развивается типичная стрессовая реакция, которая фактически является генерализованным ответом организма на действие неблагоприятных факторов.

Стрессовое состояние зачастую ведёт к дезорганизации так называемого нормального поведения. В условиях стресса и под влиянием стрессовых переживаний и физиологических перестроек могут проявляться совершенно необычные, несвойственные данной особи, «ненормальные» формы поведения. Но особенность стрессовой ситуации заключается именно в том, что «нормальное» поведение уже не приносит успеха (почему и сформировалась стрессовая реакция), а вот «ненормальное», с точки зрения установившихся стереотипов, поведение — может, в силу того, что ситуация, в которую попал организм, также неординарна.

Однако какими бы новыми ни были возникающие реакции, их появление всегда имеет соответствующие генетические предпосылки, которые не проявляются в обычной ситуации, но реализуются в условиях стресса. Другими словами, стресс может быть фактором фенотипического проявления скрытой генетической изменчивости.

Традиционно стрессовые воздействия в популяциях рассматривались и рассматриваются как факторы отбора, отмечающие недостаточно стрессоустойчивые генетические варианты в силу их недостаточной, пониженной жизнеспособности (Forbes, Calow, 1997). В таком контексте стресс может приводить к механическому уменьшению генетической изменчивости в популяции, если в результате резкого падения численности эта популяция проходит через «бутылочное горлышко».

Однако эволюционно-генетической школой Д. К. Беляева показано, что стрессовые воздействия могут ускорять темп эволюционных и адаптационных преобразований путём повышения уровня изменчивости в популяциях (Беляев, 1979; Belyev, Borodin, 1982).

Стресс также может служить причиной формирования генетической изменчивости *de novo*, то есть усиливать мутагенез. Так, на модельном объекте — эукариотических клетках (*Chlamydomonas*) — было показано, что разные виды стресса (низкая температура, изменение осмотического давления, pH, голодание, токсические влияния) увеличивают скорость мутирования.

Обострение экологической ситуации приобретает в настоящее время особенно опасный глобальный характер, что делает эколого-генетические исследования не только актуальными, но и жизненно необходимыми, прежде всего для оценки возможных эволюционно-генетических последствий.

Развитие Д. К. Беляевым представлений о роли поведения и стресса в механизмах одомашнивания диких животных явилось новой парадигмой в изучении процесса доместикации и эволюции. Проблема была ориентирована на выявление тех процессов, которыми реализуется действие отбора по поведению, и на интеграцию теории искусственного отбора с современными представлениями о функциях мозга.

КРУГЛЫЕ СТОЛЫ

Популярная наука

Акция «Серая шейка» — ежегодный всероссийский учёт зимующих водоплавающих и околоводных птиц

Авилова К. В.¹, Полежанкина П. Г.²

*¹Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва*

*²Геопарк UNESCO GGN «Янган-Тау»,
Республика Башкортостан*

Союз охраны птиц России проводит ежегодный среднезимний учёт водоплавающих птиц более 10 лет. Такие учёты традиционно проводятся в Москве и Московской области, Санкт-Петербурге, Ульяновске, Иванове, Саратове, Краснодаре, Саранске, Иркутске, Перми. С 2015 года этот среднезимний учёт стал Всероссийской акцией «Серая шейка». С 2018 года в нём участвуют и орнитологи из Казахстана. Перепись птиц ведут специалисты-орнитологи, однако им не под силу охватить все места зимовок, и не обо всех они знают. Поэтому Союз охраны птиц России стал приглашать принять участие в учёте всех любителей птиц. Участники пересылают итоги наблюдений региональным координаторам, на электронную почту Союза охраны птиц России или вносят через сайт iNaturalist.org в проект «Серая шейка». С 2015 по 2021 год число регионов, где ведётся учёт, выросло с 31 до 55, а число участников — с 845 до 1845. Координаторами и инструкторами акции в регионах выступили орнитологи — руководители региональных отделений и руководители Союза охраны птиц. Участники объединились и вокруг сотрудников заповедников (Центрально-Черноземный, Кавказский), заказников (Лебединый, Алтайский край) и национальных парков (Мещерский и др.), институтов (ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова, Вятский ГСХА, Московский и Тверской госуниверситеты).

В акции приняли участие члены волонтёрских объединений, организаций дополнительного образования («Лига заповедности», «Мелеховские», краеведческий Клуб «Краюшка» Владимирской области, движение «Зелёная волна» Пензенской обл., подразделение «Юннаты» г. Кемерово, Станция юных натуралистов г. Новокузнецка, Дивногорское школьное лесничество

«Жарки» и подмосковное «Бересклет», «Детский экологический центр» Мелеузовского района Республики Башкортостан и многие другие), широкие круги любителей природы, выходивших на учёт целыми семьями. Кроме переписи, были организованы акции «Покормите птиц», выставки рисунков зимующих птиц и т.п. Сотрудники заповедников и национальных парков рассказывали участникам о птицах и об охране природы. Участвовали также местные и российские СМИ и киностудии.

Учёт — прекрасная возможность познакомиться с зимующими птицами и природой своего края. Организаторы убедились, что в обществе существует активный запрос на участие в познавательных природоохранных акциях, а полученная информация после обработки может быть использована в научных целях. Результаты зимних учётов показали, что только в 30 городах численность зимующих птиц выросла за семь лет не менее чем на 36%. Она не связана с географическим положением города, но тем больше, чем больше его размер, численность и плотность его населения. Размер зимовки и число зимующих видов зависят от разницы средних январских температур города и региона. Число зимующих видов растёт с ростом среднегодовой температуры, а также среднемесячных температур ноября и декабря предшествующего года.

Рост городских зимовок вызван главным образом феноменом потепления, вызванным рассеиванием неиспользованной тепловой энергии, общим изменением климата, подкормкой птиц жителями. В Москве этими факторами объясняется 90% дисперсии численности городской группировки крякв (Авилова, 2018). Численность птиц и число зимующих видов значимо связаны с «возрастом» зимовки: их тем больше, чем дольше период её существования. Зимовки крякв стали регулярными на постоянных техногенных полыньях разного происхождения. Это участки ниже сбросов городских стоков (Иваново, Киров, Ижевск, Уфа) или плотин (Чебоксары, Ульяновск), на поверхностных стоках технических вод (Пенза, Новоульяновск, Кирово-Чепецк), прудах-охладителях ТЭЦ и прудах доочистки заводских стоков (Ульяновск, Киров, Саранск), декоративных прудах многих городов. Мониторинг массовых видов и их местообитаний имеет практическое значение. Данные об изменении численности и размещении птиц могут служить индикаторами состояния водоёмов, биологического разнообразия, изменения климата и экологической обстановки в целом.

В настоящее время кряквы зимует во всех 30 городах, хотя её численность в них сильно различается: от 50 — во Владимире до 29 000 — в Москве. На втором месте — Санкт-Петербург (7 500 крякв), на третьем — Красноярск

(2 500 крякв). Больше 1 000 крякв зимует в Туле, Твери, Иванове, Кирове, Казани, Уфе, Екатеринбурге. Более пятисот птиц подсчитано в Рязани, Саратове, Пензе, Вологде, Перми, Кирове, Новокузнецке. От 100 до 400 крякв учтено в Саранске, Калуге, Курске, Ульяновске, Челябинске, Тюмени, Ижевске, Бийске, Иркутске, Томске и Глазове. Менее 100 птиц учтено в Череповце и Владимире. За семь зимних сезонов суммарная численность доминирующей повсюду, кроме Иркутска, кряквы только в 30-ти исследованных городах выросла на 36% — с 46,8 до 73,4 тысяч птиц. Общее видовое разнообразие зимующих водоплавающих достигает 32 видов. Кряк-ва зимует во всех 30 городах, зимовка гоголя установлена в 17, большого крохали — в 13, свиязи и хохлатой чернети — в 10, красноголового нырка, чирка-свистунка, лысухи и малой поганки — в 9, лутка — в 7, камышницы, белолобого гуся, лебедя-шипуна и морянки — в 6. Серая утка и чомга отмечены на зимовке в 4 городах. Остальные виды единично и не ежегодно зимуют в одном-двух городах.

В Восточной Европе в городах зимует до 200 тысяч крякв (Viksne et al., 2010), в 49 городах России — около 150 тысяч. Число зимующих уток растёт в условиях низких январских температур, в то время как южнее рост не отмечен (Meissner et al., 2015). Быстрый рост численности зимующих птиц свидетельствует о преимуществах обитания в условиях более мягкого городского климата, дополнительных источников корма и отсутствия постоянного преследования со стороны человека. Обособление городских территориальных группировок, начинаясь с зимовок, приводит к изменению пространственной организации вида как целого.

Ежегодная акция «Серая шейка», формально стартовавшая в 2015 году, а как разрозненные кампании начавшаяся гораздо раньше, служит удачным примером сотрудничества орнитологов с массой горожан, особенно — с молодёжью.

Популярная антропология: опыт Биологического музея

Алексеев Ю. А., Антипушина Ж. А.

*Государственный биологический музей
им. К. А. Тимирязева, Москва*

В докладе сделан акцент на формы популяризации научных знаний в области физической антропологии в Биологическом музее.

Сто лет экспозиция музея знакомит посетителей с ведущими направлениями биологии, включая физическую антропологию, а также с наиболее значимыми этапами истории отечественной науки. Основатель музея Б. М. Завадовский совместил разнообразие коллекций и передовых научных достижений с доступностью и доходчивостью для разных категорий посетителей. Это сочетание задач научного учреждения с массовой просветительной деятельностью и сейчас является основным принципом работы нашего музея. Следует отметить, что при разработке любого выставочного проекта в его концепцию изначально закладываются разные формы взаимодействия с посетителями разного возраста.

Экспозиция и формы взаимодействия с посетителем постоянно обновляются согласно новейшим научным данным. Так экспозиционный проект «Как пройти в люди» вырос из «10 черепов, которые потрясли мир» — партнёрской выставки музея и научно-просветительского портала «Антропогенез.ру». Выставка стала победителем конкурса музейных проектов музеев и выставочных залов Москвы, подведомственных Департаменту культуры города Москвы, в номинации «Музей в движении». В отличие от большинства аналогичных экспозиций, она современна, в ней учтены самые актуальные сведения о происхождении человека. Передвижной вариант этой выставки «17 черепов и зуб, или Изменение человека во времени» почти пять лет продолжает путешествовать по городам России. На экспозиции (включая передвижной формат) проводятся экскурсии и интерактивные занятия для самых разных категорий посетителей.

С основания музей знакомит посетителей не только с результатами исследований, но и с самим процессом получения новых знаний. Так фото-выставка «Хождение за три моря» позволила широкой публике увидеть изнутри работу Индийской антропологической экспедиции, познакомиться с бытом и физическими особенностями народа санталов, а также с традициями индуистской погребальной практики.

Многие выставочные проекты становились площадкой для встреч специалистов. К одной из виртуальных выставок музея был приурочен семинар «Командоры и командор: загадки и открытия», на котором среди прочих был представлен доклад «Об идентификации Витуса Беринга 30 лет спустя». С 2012 по 2021 год в стенах музея сотрудники НИИ и Музея антропологии МГУ, ИЭА РАН и кафедры антропологии МГУ прочитали ряд научно-популярных лекций, посвящённых различным разделам физической антропологии: антропогенезу, ауксологии, расоведению и другим.

Сегодня в музее проводится пять классических экскурсий, посвящённых происхождению человека. Их дополняет цикл интерактивных занятий «Жизнь в каменном веке».

Интерактивные занятия по этой теме в исторических и краеведческих музеях в основном сфокусированы на демонстрации орудий труда, наскальной живописи, разведении огня и в меньшей степени на игровой реконструкции верований и обрядов древних людей. Перед музеями биологической тематики при раскрытии этой темы встаёт более сложная задача, поскольку вопросы антропогенеза трудно сопровождать обширным интерактивным материалом. В нашем цикле занятий «Жизнь в каменном веке» мы постарались сделать акцент на взаимодействии древних людей с окружающей средой и на роли знаний об окружающем мире в их жизни. Юные посетители знакомятся с животными, населявшими Европейскую часть России в ледниковом периоде, со свойствами растений и минералов, которые использовали люди каменного века. Огромную роль в закреплении материала играют различные эксперименты и игры.

К этому циклу тесно примыкает мастер-класс «Стрела каменного века», разработанный Ассоциацией экспериментальной археологии «Археос» и посвящённый созданию реконструкции охотничьей стрелы с кремнёвым наконечником.

Кроме того, в репертуаре музея есть интерактивное занятие «О чём говорят кости», посвящённое морфологии и палеопатологии скелета человека и рассчитанное на учащихся 8–11 классов и студентов. Занятие знакомит со строением костной ткани и кости как органа, с нормальной вариативностью строения скелета, а также с принципами определения пола, возраста и заболеваний по скелету. В качестве интерактивных материалов используются скелетные останки как человека, так и крупных млекопитающих.

Своеобразным продолжением цикла интерактивных занятий «Жизнь в каменном веке» стал одноимённый онлайн-квест, прохождение которого доступно на сайте музея. Он охватывает практически все стороны жизни

первобытных людей: охоту и собирательство, приготовление пищи, жилище, одежду и искусство. Этот квест вошёл в список из 31 лучших онлайн-проектов и награждён сертификатом конкурса экопроектов-онлайн, проводимого Неправительственным экологическим фондом им. В. И. Вернадского.

Таким образом, мы стараемся сделать физическую антропологию ближе и доступнее широкой аудитории. Это было бы невозможно без тесного сотрудничества с различными научными организациями и специалистами, на помощь которых музей рассчитывает и в будущем.

Популяризатор и узкая специализация современной науки: помощь идёт?

Волцит П. М.

Писатель-популяризатор

Специализация в современной науке и, как следствие, дробление научных дисциплин непрерывно растут. Время учёных-универсалов давно прошло. При этом в каждой узкой научной дисциплине вал публикаций настолько огромен, что специалист практически не имеет возможности следить за тем, что делается у «соседей».

Это приводит к печальным для науки последствиям. Во-первых, учёные-специалисты могут долго находиться в плену устаревших представлений. Например, многие зоологи до сих пор исходят в своих рассуждениях из тезиса, что бедные видами однородные таёжные леса на подзолистых почвах — это образец «малонарушенной природы», в то время как геоботаники установили, что тайга в её современной форме — результат катастрофического антропогенного преобразования природы. Во-вторых, погружённость в «свои» темы мешает узким специалистам подняться до уровня более высоких обобщений. Современного Ч. Дарвина, способного в одиночку разобраться с систематикой усконогих раков, опылением орхидей, ролью дождевых червей, происхождением пород голубя и разработать общебиологическую теорию, нет и, как кажется, быть не может.

В этой ситуации помощь может прийти со стороны... популяризаторов науки, которые, конечно, не обладают глубиной познаний специалистов, зато имеют время, желание и профессиональную мотивацию следить за наиболее значимыми достижениями в разных областях. И, синтезируя открытия в разных научных дисциплинах, предлагать варианты обобщающей их теории, которая затем может проверяться и уточняться специалистами — как теоретически, там и эмпирически. При этом, поскольку популяризатор пишет простым языком, который легко читают и понимают «без перевода» и условный ботаник, и энтомолог, и геолог, с новой обобщающей концепцией специалисты разных отраслей могут познакомиться в «нерабочее время», без ущерба для работы по основной специальности.

В качестве примера такой новой «общей экологической теории» позвольте представить моё видение развития природы в позднем плейстоцене–голоцене, сложившееся на основе работ геоботаников (команды О. В. Смирновой), почвоведов (М. В. Бобровского), палеозоологов (F. W. M. Vera, N. Owen-Smith,

П. В. Пучков, В. Н. Калякин и др.), метеорологов (В. Г. Горшков, А. М. Макарьева), геологов (В. Г. Чувардинский, Б. Р. Крапивнер и др.).

Основные положения новой концепции:

1. Влияние биоты на неживую природу (почвы, климат) намного выше, чем считалось ранее. Леса способны делать климат намного более гумидным и тёплым, чем ему «положено» быть исходя из широты местности и удалённости от побережий. Бедность современных лесных почв — не «вина» леса, а исключительно антропогенное явление.

2. В природе нет вредных видов, но есть «полезные»: ключевые виды, без которых (в случае их антропогенного истребления) экосистемы деградируют. Такими ключевыми видами на севере (в современной «лесной зоне») были крупные фитофаги, прежде всего мамонты, а на юге (в зоне современных степей) — лесообразующие деревья.

3. Ещё в конце плейстоцена на территории Евразии существовала единая гиперзона от Белого до Чёрного моря; чёткая современная зональность сформирована под влиянием человека. Экосистемы в то время имели иную, более мозаичную и неоднородную структуру, чем современные.

4. Теория покровных оледенений в четвертичный период, которой обычно объясняют различия природы в плейстоцене и голоцене, совершенно несостоятельна и должна быть окончательно и бесповоротно отвергнута.

5. Если новая концепция окажется верной, это потребует кардинального пересмотра сложившихся представлений во многих отраслях биологии (прежде всего, в экологии сообществ), палеонтологии, геологии и климатологии, а также учения о биосфере.

**РеДНКарнация музейных коллекций:
активная помощь гражданской науки
в систематико-эволюционных исследованиях
в рамках проекта Благотворительного фонда
Владимира Потанина в Зоологическом музее МГУ**

Коршунова Т. А.¹, Мартынов А. В.²,

¹Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, Москва

²Зоологический музей МГУ, Москва

В 2021 году Зоологический музей МГУ стал победителем конкурса «Музей 4.0» благотворительной программы «Музей без границ» Благотворительного фонда Владимира Потанина. Проект называется «РеДНКарнация музейных коллекций». Одним из главных результатов проекта должно стать пополнение фондов Зоологического музея МГУ новыми образцами, пригодными для молекулярно-генетических исследований. Это позволит стать коллекции Зоомузея МГУ собранием не только морфологических, но и генетических признаков животных. Но главное, новые материалы предполагается собирать вместе: сотрудникам Зоомузея и всем неравнодушным людям, всем, кто хочет внести свой вклад в сохранение биологического разнообразия нашей планеты, а также расширить свой кругозор и получить новые навыки и знания. Поэтому участником проекта может стать каждый человек в любом возрасте. Это потенциально привлекает общественное внимание к проблемам сохранения природы, музейному делу, а также к образованию и науке в целом.

В современном мире наука не только работает для прогрессивного развития знаний, но и активно взаимодействует с обществом. «Гражданская наука» — современный тренд успешного объединения интересов профессиональных учёных и неравнодушных людей. Научные сотрудники Зоомузея МГУ — настоящие энтузиасты своего дела, но ресурсов и возможностей для сбора нового материала не хватает. С другой стороны, многие любители природы посещают труднодоступные районы, где обитают редкие и малоизученные животные. Люди живо интересуются представителями фауны и искренне хотят помочь в сборе редких животных. Однако для эффективной работы по пополнению музейных коллекций недостаточно просто собрать экземпляры животных. Необходимы специальные умения и знания, чтобы не навредить природе и сохранить собранный материал в пригодном для исследования и хранения виде. В ходе реализации проекта,

на специальных лекциях и тренингах сотрудники Зоомузея МГУ учат не только находить и узнавать животных, но и дают профессиональные навыки сбора и фиксации зоологических коллекций. Новый материал исследуется при помощи как традиционных морфологических, так и современных молекулярно-генетических методов. Благодаря этому выявляются скрытое биоразнообразие и новые для науки виды животных. Полученные новые данные являются базой для широкого круга эволюционных, таксономических и экологических исследований, а также служат важной основой для природоохранных стратегий. В перспективе, «гражданские учёные» продолжают сотрудничество с зоологическими музеями, применяя полученные навыки и знания.

Работа выполняется при поддержке Благотворительного фонда Владимира Потанина (грант № М4–20–000468), а также в рамках ГЗ 18–1–21 № 121032300105–0 (Зоологический музей МГУ) и № 0088–2021–0008 (ИБР РАН).

Об эволюции растений на Земле в музее университета: увлекательная наука офлайн и онлайн

Пикуленко М. М., Ливеровская Т. Ю.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Москва*

Значение естественно-научных университетских музеев как центров популяризации различных направлений биологической науки в системе школьного образования и воспитания в последнее время всё более и более возрастает. Индивидуализация траекторий развития учащихся приводит к популярности непрерывного взаимодействия научного музея университета с самыми разнообразными группами и категориями посетителей. Особенности музея в популяризации науки уже являются уход от формальной подачи материала, ориентация на возбуждение индивидуального интереса у посетителя, иммерсивный подход (сценарии погружения в процесс исследования) при контроле и педагогическом сопровождении в стиле доверительной медиации со стороны специалистов музейных проектов. Особенно успешно в научно-учебном Музее земледовения МГУ им. М. В. Ломоносова в 2019–2021 годах реализовались офлайн- и онлайн-занятия, посвящённые эволюции живых организмов на Земле, в рамках программ абонементов «Уроки в музее».

Целью образовательной программы «Удивительный мир растений» было формирование комплексного представления об эволюционном развитии, роли абиотических факторов окружающей среды и ландшафта на основе творческого осмысления экспозиции музея с привлечением дополнительных интерактивных методик и предметных материалов. Уроки предваряются презентацией «Растительность мира», в ходе которой происходит общее ознакомление слушателей с темой. Далее происходит применение интерактивных коммуникационных подходов — квесты с эффектом «погружения», психологические, творческие практические занятия. Так в «Путешествии с растениями по планете Земля» (во времени и пространстве) квесты «Машина времени» и «Сокровище пиратов» проводятся в форме путешествия по геологическим эпохам и базируются на принципах антитезы времён (прошлое — настоящее) в единстве планетарных природных процессов (от древнейших периодов до современности). При изучении экспозиции и палеонтологических коллекций 26 этажа Музея земледовения МГУ

проводятся параллели с современной флорой и акцентируются моменты узнавания предков современных растений в ископаемых экспонатах. Подобный подход избавляет восприятие учащихся от излишней абстрактности логических построений, создавая на основе реальных ощущений доверие к научным объяснениям, и происходит актуализация тематики важнейшего экологического компонента в изучении растительного покрова планеты — включение в занятия аспекта неразрывной связи мира растений с развитием человеческой цивилизации. Это происходит в зале четвертичного периода (антропогена).

Переход к современной флоре и растительности является логическим продолжением изучения темы и осуществляется в ходе дальнейшего проведения занятий на экспозиции, где нами используется зал «Материки и океаны». Смысловым связующим звеном между учебным материалом экспозиций 26 и 24 этажей является витрина «Древнейшие растения материков», позволяющая ознакомиться с темой, используя визуальные, тактильные и даже вкусовые сенсорные возможности. Занятие завершается практической работой — знакомством (визуальным и тактильным) с гербарными экспонатами растений разных систематических групп из разных эпох и ландшафтов и знакомством с методом определения растений по определителю.

Благодаря предметной и художественной насыщенности естественными природными материалами — гербарные витрины и почвенные профили, муляжи растений и живые экспонаты, научно-художественные макеты ландшафтов и диорамы и т.д. — и доступности художественно-оформительских решений научного статического элемента — плоскостей стендов, экспозиция предполагает непосредственное включение даже неподготовленного посетителя в процесс музейного исследования природы.

В ходе занятия экскурсия по многоплановой экспозиции этажа проводится с более углубленным подходом к рассмотрению значения экологических факторов в жизни растений, к научному обоснованию их физиологических особенностей и потребностей, особенностям размножения, приспособлениям к условиям среды, особенностям существования в фитоценозах и биогеоценозах, рассматривается также понятие жизненных форм. В качестве одного из морфологических критериев определения экологических, филогенетических и онтогенетических особенностей растений в различных условиях среды обитания рассматривается симметрия. Учащимся рассказывается о симметрии в мире растений на разных уровнях биологической организации, её использовании как систематического

признака для определения видовой принадлежности и как критерия экологического состояния растений. Завершает цикл занятий выполнение заданий, относящихся ко второму целевому методическому направлению уроков — самостоятельной практической и творческой работе, для которой отводится специальное время в конце второго занятия, отрабатываются навыки практической работы с определителем и гербарными экспонатами.

Нами разработан ряд учебных заданий и дидактических материалов, которые используются на завершающем этапе цикла уроков. По тематике «Симметрия в мире растений» разработаны задания для самостоятельной работы с определителем и биоиндикационной работы по оценке экологических условий произрастания растений по их морфологическим признакам. Занятия проводятся с использованием гербарных экспонатов, в том числе на основе отобранных фотоматериалов. Самостоятельная творческая работа заключается в создании художественного гербария или фитокомпозиции, основой для выполнения которой служат полученные знания по симметрии растений, строению их органов, усвоенные при работе с определителем и гербарием.

В процессе офлайн- и онлайн-изучения удаётся раскрыть основные теоретические научные представления о развитии мира растений, познакомиться с такими научными разделами, как эволюция растений и палеоботаника, систематика, анатомия, морфология, физиология, экология растений, геномика, геоботаника, фитоценология, география растений и др. Самостоятельная практическая работа по приобретению умений и навыков работы с определителем и выполнению творческих заданий помогает закреплению полученных знаний.

К сожалению, творческие и самостоятельные практические занятия, в отличие от ценностно-образовательных, требуют больших временных затрат, чему препятствует регламент проведения уроков. В результате, часть начатого в музее переходит в домашнее задание, что поддерживает интерес к науке и желание посетить университетский музей неоднократно.

Интерес россиян к научно-популярной информации. Портрет посетителя научно-популярного музея

Полякова В. В.

*Институт статистических исследований
и экономики знаний НИУ ВШЭ, Москва*

Несмотря на признание обществом важности новых знаний и технологий для социально-экономического развития, уровень практического интереса населения к научно-техническим достижениям в России остаётся крайне низким в абсолютном и относительном выражении. Только 15% опрошенных в возрасте 18–65 лет (по данным репрезентативного опроса населения России в возрасте 18–65 лет, проведённого в сентябре 2020 — январе 2021 г. с участием 7 467 респондентов) хотят знать самые свежие новости о том, что происходит в современной науке. Более половины (56%) считают достаточным иметь общее представление об известных событиях в науке и ещё 25% не видят в этом смысла, считая это слишком сложным для неподготовленных людей. В частности, среди последних более половины считают, что большинство людей не смогут понять суть.

В свою очередь, на протяжении многих лет в России наблюдается невысокая активность в посещении музеев, научно-технических выставок и других культурно-просветительских учреждений. Тем не менее, эта группа всё равно является достаточно широкой. Доля посетителей научно-просветительских учреждений — музеев, планетариев, зоопарков, ботанических садов — превышает четверть опрошенных (27% по данным репрезентативного опроса населения России в возрасте 18–65 лет, проведённого в декабре 2018 — январе 2019 г. с участием 7 584 респондентов).

Кроме того, существует ещё одна категория поклонников культурно-просветительского досуга нового формата — открытых лекций, семинаров по научно-технической тематике в парках, кафе, музеях и т.п. и научных фестивалей. Доли респондентов, имеющих подобный опыт, не превышает 12–13% (в общей сложности 16%). Данный формат «научной коммуникации» имеет свою специфику, дифференцирующую его от посещения музеев.

Аудитории этих форматов культурно-досуговых практик пересекаются лишь отчасти. Среди музейной аудитории только 33% также посещают научно-технические выставки или фестивали. Эти две группы существенно различаются по возрастному составу, вовлечённости в разные формы коммуникации о науке и образу жизни в целом.

В докладе будут подробно рассмотрены как специфика поклонников культурно-просветительского досуга в целом, так и различия между этими двумя категориями, а также сделаны выводы о перспективах развития этих и других форм научной коммуникации.

Проект Science Slam и мой опыт участия в нём

Рубцов А. С.

Государственный Дарвиновский музей, Москва

Кто из учёных не мечтает совершить научное открытие или разработать собственную теорию, которая принесла бы ему известность и признание? Но ведь важно не только достичь желаемого результата, но и донести свои знания до людей так, чтобы им было понятно и интересно. К сожалению, далеко не каждый учёный владеет хотя бы начальными навыками ораторского искусства. В этой связи обращает на себя внимание проект Science Slam — «научный кулачный бой». Основная задача слэмера — рассказать о научной проблеме в формате шоу, ярко и увлекательно. Обязательное условие: выступающий должен сам непосредственно заниматься разработкой той научной проблемы, о которой он рассказывает.

Проект зародился в Германии в середине 2000-х, окончательный регламент сложился к 2010 году, когда проект пришёл в Россию. Слэмы проходят в культурных центрах, клубах, барах. В состязании принимает участие 5 учёных из разных отраслей науки, регламент каждого выступления — 10 минут. В конце определяют победителя — по силе и продолжительности оваций, которыми зрители приветствуют каждого из участников. В 2021 году один из таких слэмов проходил в Государственном Дарвиновском музее. Я принимал в нём участие и хочу поделиться своими впечатлениями.

Наиболее интересно и полезно было не столько само состязание, сколько подготовка к нему. Подготовительные занятия проходили под руководством опытного тренера раз в неделю по 1 часу на протяжении двух месяцев в режиме онлайн (в Zoom). Занятия были и групповыми, и индивидуальными. В результате авторы выбрали наиболее подходящие названия для своих докладов, проработали структуру своих сообщений, подготовили презентации. На мой взгляд, наиболее продуктивным было занятие «знаниевый реактор». В нём, помимо ведущего и слэмеров, принимали участие несколько сторонних человек — участников предыдущих состязаний. Занятие проходило поочередно в общей группе и в подгруппах. В каждой подгруппе был «проводник» (докладчик, которому в течение 2–3 минут предстояло рассказать о своей работе), два или три «инопланетянина» (после доклада «проводника» они начинали задавать ему разнообразные вопросы) и «сборщик» (внимательно следит за дискуссией и в конце может задать 1–2 уточняющих вопроса). После 10–15 минут работы в подгруппах занятие

продолжалось в общей группе, где все 5 «сборщиков» рассказывали, что они поняли из докладов «проводников» и последующей дискуссии. Далее состав групп менялся: «проводники» уходили к другим «инопланетянам» и «сборщикам», и процедура повторялась. По своему опыту могу сказать, что «знаниевый реактор» — очень мощный инструмент, который помогает учёному разобраться в сути изучаемой им проблемы и в том, как лучше представить результаты своей работы неподготовленному слушателю.

На конференции я хочу представить вашему вниманию свой доклад, который был подготовлен для Science Slam'a и называется «Воробы, вороны и другие гибриды».

Происхождение многоклеточных животных

Короткий запал кембрийского взрыва: темпы макроэволюции основных филетических стволов билатерий

Дантес О. В.¹, Наговицин К. Е.², Гражданкин Д. В.²

¹Новосибирский государственный университет, Новосибирск

²Институт нефтегазовой геологии и геофизики
им. А. А. Трофимука СО РАН, Новосибирск

С кембрийским взрывом экологического и морфологического разнообразия связывается формирование основных филетических стволов билатерий. Однако до недавнего времени основными источниками палеобиологической информации служили редкие местонахождения ископаемых остатков организмов с уникальной сохранностью мягких тканей (лагерштатты) либо комплексы мелких скелетных остатков. Комплексы уплощённых органостенных микроостатков, извлекаемые из глин благодаря щадящей методике препарирования, содержат фрагменты разнообразных представителей стволовых групп билатерий, позволяя проследить геологическую историю филетических стволов начиная с момента зарождения. Один из таких комплексов обнаружен в чускунской свите кессюсинской серии томмотского яруса нижнего кембрия Оленекского поднятия Сибирской платформы в обнажениях по рр. Хорбусуонке и Керсюке (правые притоки р. Оленек). U-Pb возраст цирконов из вулканических туфов в кровле нижележащей маттайской свиты составил 529.7 ± 0.3 млн лет, что позволяет рассматривать ориктоценоз чускунской свиты древнейшим в мире местонахождением ископаемых остатков билатерий, сопоставимым со знаменитым Burgess Shale.

В составе комплекса обнаружены органостенные остатки priapulida, kinorhyncha, lobopodia, tomotiida. С меньшей достоверностью также можно выделить loricifera, chaetognatha, wiwaxiida, enteropneusta и pterobranchia.

Priapulida: обнаружены четыре экземпляра характерных конусовидных скалид с двумя рядами зубов. Общий план их строения схожий, однако различаются толщина центральной пластинки, а также длина и ширина гребенчатых зубов. От современных скалид приапулид они отличаются меньшими размерами, однако личиночные стадии современных приапулид имеют зубы сопоставимого размера (Малахов, 1995).

Kinorhyncha: один образец из шести (минимум) наложенных друг на друга особей. Различимы части метамерного панциря, на котором отчётливо видны сегменты (зониты) и кутикулярные пластинки. Кутикулярные пластинки имеют различную геометрию, зависящую от места их расположения на теле животного (Yamasaki, 2014). Пластинки, расположенные на туловищном отделе, имеют прямой угол прикрепления, а на головном и хвостовом отделах — острый. Помимо фрагментов панцирей, также были обнаружены три отдельные кутикулярные пластинки, имеющие различные апикальные углы. Одной из важных черт киноринх является наличие шипов и придатков, которые также присутствуют у ряда экземпляров наиболее полно сохранившихся панцирей.

Lobopodia: представлены фрагментом склерита, предположительно, галюцигении. На данном фрагменте отчетливо видна специфичная двуслойная микроструктура (фиброзный нижний и шиповатый верхний слой), характерная для найденных скалид галюцигий (Caron, 2013).

Tommotiida: представлены перфорированным фрагментом раковины в органостенной сохранности. Перфорация на фрагменте расположена рядами предположительно параллельно линиям роста раковины. На одной части фрагмента видно, что поры пронзают толстую многослойную структуру раковины. Такая морфология соотносится с ранее описанной поровой структурой томмотиид (Skovsted, 2014).

Loricifera: представлены несколькими экземплярами, наложенными друг на друга, два из которых отчётливо демонстрируют глоточную часть. Различимы такие структуры как интроверт, латеральные отростки, клавиоскалиды и, возможно, ротовая трубка. Ранее были описаны схожие структуры в ископаемом виде (Peel, 2013). Структуры с похожей морфологией наблюдаются и у современных лорицифер (Naves, 2016).

Chaetognatha: включает изогнутые заострённые скалиды, схожие по форме с хетами современных хетогнат. На образцах наблюдается тонкая продольная микроструктура. Два образца схожи по форме, третий — более мелкий с сохранившимися у основания структурами прикрепления. Также изученный ориктоценоз содержит таксон *Protoherzina*, включающий морфологически схожие (но более широкие, чем описанные выше) скалиды, которые на данный момент относят к chaetognatha (Shu, 2014; Slater, 2018).

Wiwaxiida: представлены двумя различными склеритами — с овальной центральной частью и длинным шипом. На удлинённом склерите отчётливо видна продольная микроструктура, характерная для wiwaxiida (Butterfield, Harvey, 2012).

Enteropneusta: перфорированный фрагмент внешнего скелета, предположительно, полухордового животного *Oesia* (Nanglu, 2016). Фрагмент имеет волокнистое строение, поры имеют форму от круглой до удлинённой овальной и располагаются пересекающимися рядами. Данный фрагмент является частью перфорированной трубкообразной структуры, которая покрывала животное.

Pterobranchia: продольный фрагмент перистожаберного, представляющий шесть метамерных частей трубки. Похожие фрагменты были описаны для *Sokoloviina* (Maletz, 2015; Maletz, 2018).

Начало кембрийского взрыва биоразнообразия связывается с исчезновением эдиакарской мягкотелой макробиоты. Принимая во внимание, что последние представители этой биоты существовали 538 млн лет назад, а уже 529 млн лет оформились основные филетические стволы билатерий, можно судить о высоких темпах эволюционных преобразований и об очень коротком промежутке времени (9 млн лет), за который произошло формирование экосистемы фанерозойского типа.

Исследования проводятся при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант 20–67–46028.

**Эдиакарские (вендские) подвижные
животные: результаты исследования
комплексных телесно-следовых ископаемых**

Иванцов А. Ю., Закревская М. А.

*Палеонтологический институт
им. А. А. Борисяка РАН, Москва*

Подвижность — способность к активному перемещению в пространстве — одно из фундаментальных свойств живых организмов любого уровня сложности. В ископаемой летописи это свойство фиксируется в той мере, в какой организмы были способны нарушать естественную текстуру поверхностей напластования и слоистость осадков. Обстановки, благоприятствующие сохранению следов и тел погибших животных, резко различны. Поэтому в ископаемой летописи фоссилизированные следы и остатки организмов-следообразователей встречаются порознь. Крайне редко находят комбинированные телесно-следовые макроископаемые, которые состоят из остатка тела (отпечатка, слепка, мумифицированного или минерализованного органического вещества, скелета и иных подобных остатков) животного индивида и из самостоятельно сформированной этой особью следовой дорожки. Такие находки прямо указывают на способность определённого вымершего организма к движению, а также дают основания для обоснованных суждений о его анатомии, функциональной морфологии, этологии. Комбинированные телесно-следовые ископаемые позволяют связать вместе и сопряжённо исследовать особенности морфологии и анатомии вымершего животного, восстанавливаемые в ходе анализа его телесных остатков, и данные по функционированию отдельных органов и образу жизни организма в целом, получаемые по его следам. Это особенно важно для существ эдиакарского (вендского) периода, не имеющих очевидных аналогов среди представителей фанерозойской биоты.

К настоящему времени описано 6 родов эдиакарских макроорганизмов, сохранившихся в виде комбинированных остатков (таблица). Именно комбинированные ископаемые послужили финальным доказательством их принадлежности к царству животных.

Итоговая информация качественно превосходит ту, что могла быть получена при изучении телесных остатков и следов по отдельности. Например, установлено, что кимберелла имела зубы в вытягивающемся приротовом отделе, целенаправленно повреждала микробный мат в процессе питания

Организм; распространение; приблизительное время существования	Признаки, установленные в результате изучения остатков тела; размеры	Виды следов	Морфологические признаки и функциональные возможности, выявленные на основании анализа комбинированных остатков
<i>Kimberella</i> Wade, 1972 (животное, близкое к моллюскам); Ю. Австралия, В. Европа; 557-553 млн лет назад	Тело овальной формы, высокое, сложно устроенное, мощная мускулатура, обособленный приротовой отдел; длина до 10-15 см	Питания (<i>Kimberichnus</i>), временного прикрепления; фекальные пеллеты	Твёрдые тонкие «зубы», далеко вытягивающаяся околоротовая область, плоское прикрепительное образование, сквозной кишечник, органы ориентировки в пространстве; объект питания — микробный мат, движение аборальным концом вперёд
<i>Dickinsonia</i> Sprigg, 1947 (Metazoa вымершего в докембрии типа Proarticulata); Ю. Австралия, В. Европа; 557-553 млн лет назад	Низкое овальное тело, разделённое на множество поперечных элементов с узкой лопастью субтреугольной формы на переднем конце; длина до 0,5 м и более	Питания (<i>Epibaion costatus</i> , <i>E. axiferus</i>), временного прикрепления, движения	Различная морфология спинной и брюшной сторон, способность к ориентировке в пространстве, питание верхним слоем микробного мата за счёт вентральной поверхности
<i>Yorgia</i> Ivantsov, 1999 (Metazoa вымершего в докембрии типа Proarticulata); Ю. Австралия, В. Европа; около 553 млн лет назад	Округлое тело небольшой высоты, поперечно расчленённое с подковообразной передней лопастью; длина до 15-20 см	Питания (<i>Epibaion waggoneris</i>)	Различная морфология спинной и брюшной сторон, способность к ориентировке в пространстве, питание верхним слоем микробного мата за счёт вентральной поверхности, с механическим «расчёсыванием» субстрата
<i>Tribrachidium</i> Glaessner, 1959 (животное «кишечно-полостного» уровня организации); Ю. Австралия, В. Европа, 557-553; млн лет назад	Круглое щитовидное тело, состоящее из трёх идентичных антимер, с системой ветвящихся борозд на верхней стороне и полузамкнутыми внутренними полостями; диаметр до 4 см	Движения	Горизонтальное скольжение, вероятно, за счёт мерцательного эпителия

<i>Yilingia</i> Chen, Zhou, Yuan, Xiao, 2019 (билатеральный сегментированный организм); Ю. Китай, эдиакарий; 551–539 млн лет назад	Длинное двусторонне-симметричное тело, метамерное, с повторяющимися и трёхлопастными единицами, каждая из которых состоит из ромбовидной центральной доли и двух направленных назад субтреугольных боковых долей (интерпретируются как боковые придатки), нижняя и верхняя стороны идентичны; до 25 мм шириной и до 27 см длиной	Движения	Ползание на боковых придатках
<i>Ikaria</i> Evans, Hughes, Gehling, Droser, 2020 (неопределённый билатеральный организм); Ю. Австралия; 560–551 млн лет назад	Овоидальное высокое тело со слегка расширенным передним концом и некоторым намёком на сегментацию; до 7 мм длиной и 5 мм шириной	Линейный, извилистый след перемещения в осадке (<i>Helminthoidichnites</i>) с валиками по краям и поперечными дамбами; пересекает микробные структуры и отпечатки тел макроорганизмов	Передне-задняя дифференцировка, перистальтическое движение (целом?), сквозная кишка; факультативный падалеяд

и двигалась аборальным концом вперёд; у дикинсоний верхняя и нижняя стороны тела различались морфологически, животные двигались терминальной лопастью вперёд и «выедали» верхний слой мата своей брюшной стороной.

Тем не менее, к некоторым опубликованным результатам нужно относиться с осторожностью. Так, пока известен только один экземпляр следа трибрахидиума, чего, очевидно, недостаточно для достоверности заключений. Структура, интерпретируемая как отпечаток тела икарии, не была встречена в непосредственном соединении с приписываемым ей следом *Helminthoidichnites*, и потому она не может являться источником прямых данных о морфологии формировавшего след организма. Механизм

образования своеобразных ископаемых остатков *Yilingia* остался невыясненным, поэтому интерпретация их как объёмного минерального слепка тела и тянувшейся за ним следовой дорожки сомнительна.

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 19-14-00346.

Особенности организации древнейших (кембрийских) кроновых губок

Колесников К. А.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра биологической эволюции, Москва*

Губки являются одной из ключевых групп для понимания происхождения древнейших многоклеточных животных. Сравнительно-анатомические и эмбриологические исследования предполагают примитивность их онтогенетического развития и клеточной организации. Молекулярные исследования также указывают на раннее ответвление этой линии, но не дают однозначного ответа о большей древности Porifera, Stenophora или Placozoa. В случае с губками в целом наблюдаются разительные расхождения в датировках времени появления классов между молекулярными, палеонтологическими и неонтологическими данными. Не существует ясных представлений о морфологии общего предка монофилетической группы Silicea, выделенной на основе молекулярных данных и объединяющей классы обыкновенных (Demospongiae) и шестилучевых (Hexactinellida) губок. В схожем контексте прослеживается прямое родство известковых и гомосклеридных губок.

На данный момент, палеонтологические находки с достаточной надёжностью позволили выделить кроновых представителей классов из группы Silicea в ордовикском периоде. Кембрийский период отличается очень высоким биоразнообразием губок, причём полностью сохранившиеся скелеты могут совмещать спикулы, свойственные разным современным классам. У некоторых ископаемых наблюдается гипертрофированное развитие единичных спикул, формирующих уникальные по своему строению скелеты, не встречающиеся среди современных губок. К сожалению, микросклеры и фоссилизированные мягкие ткани до сих пор практически не находили.

Поэтому особый интерес представляют отложения нижнекембрийской синской свиты возрастом 513–510 млн лет, распространённые на Сибирской платформе в среднем течении р. Лена, Республика Саха (Якутия). В частности, три новых вида из синской свиты были выявлены в образцах, предоставленных А. Ю. Иванцовым (ПИН РАН). Все эти виды содержат признаки кроновых обыкновенных губок, включая двуслойный скелет, составленный из одноосных спикул и обособленной дермальной мембраны

с уникальной скелетной решёткой. Были обнаружены настоящие микроскелеры сигмоидного типа, характерные для обыкновенных губок и соразмерные как с одноосными макроскелерами, так и с сигмами современных губок. Помимо этого, известны находки спикул шестилучевых губок из разрезов на рр. Малая и Большая Куонамка, датированные нижним и средним кембрием (около 510–505 млн лет).

С учётом ранее открытых среднекембрийских губок из семейства *Ulospongiidae*, в составе скелета которых есть видоизменённые спикулы сигмоидного типа, характерные для современных обыкновенных губок, максимальный возраст кроновых представителей классов обыкновенных и шестилучевых губок может быть датирован нижним кембрием. Эти данные усиливают согласованность молекулярных и палеонтологических представлений о времени появления губок и могут уточнить последующие калибровки по ископаемым. Филогения гомосклеридных губок всё ещё является предметом дискуссии, а кроновые известковые губки вполне могли существовать уже в кембрийском периоде, исходя из достоверных находок в нижнекембрийских отложениях кальцитовых спикул, характерных для кроновых представителей этого класса.

Что остаётся от трихоплакса в ископаемой летописи?

Наймарк Е. Б., Никитин М. А., Люпина Ю. В.

Палеонтологический институт им. Борисяка РАН,
лаборатория древнейших организмов, Москва

В поисках остатков древнейших многоклеточных животных в ископаемой летописи исследователь гласно или негласно опирается на известных современных животных, а точнее на то, что может остаться от них после смерти. Очевидными ориентирами в этом смысле являются губки, книдарии и Placozoa (наиболее известный вид *Trichoplax adhaerens*) — те группы, которые находятся в основании филогенетического дерева современных многоклеточных. Наибольший интерес вызывают представители пластинчатых, так как их план строения представляется наиболее простым — двуслойный организм, не имеющий базальной мембраны, подстилающей клеточные слои. Могут ли подобные организмы фоссилизироваться, и если могут, то как они будут выглядеть?

Поиск по литературным данным привёл к любопытному заключению: нет никакой информации о том, как умирает трихоплакс, и что происходит с его телом после смерти. А это означает, что мы вообще не знаем, могут ли в принципе образоваться фоссилии этих животных. Точно так же отсутствует какая-либо информация о движении трихоплакса в мягком субстрате, то есть не известно, какого типа ихнофоссилии можно в принципе приписать пластинчатым. Таким образом, требуется большой объём экспериментальной работы, чтобы начать рассуждать о присутствии пластинчатых в ископаемой летописи.

Было показано, что мягкотелые многоклеточные животные могут сохраняться в алюмосиликатных осадках в силу быстрого связывания ионов Al с адгезивными белками, обеспечивающими у многоклеточных межклеточные контакты (Naimark et al., 2021). Так как у трихоплакса комплекс адгезивных белков имеется, то вполне очевидно и экспериментально нами продемонстрировано, что они способны осаждать консервирующие алюмо-ионы на поверхности клеток. Таким образом, трихоплакс потенциально может подвергнуться консервации в ископаемой летописи. Однако в ходе дальнейших экспериментов выявился ещё один ключевой фактор, ставящий под сомнение такую возможность. И он связан с процессом посмертных изменений тела трихоплакса.

Был проведён ряд опытов, демонстрирующих как происходит смерть трихоплакса, а также устойчивость этих животных к различным факторам, предшествующим захоронению. Для изучения процесса смерти трихоплакса животных погружали в 15% этиловый спирт. В этом случае смерть животного и его отдельных клеток наступает быстро. Тела животных в этом случае через 1 минуту распадались на отдельные клетки; в отсутствии диффузии получалось облако клеток. Если летальным фактором служила глубокая заморозка, то после размораживания тоже получалось облако отдельных клеток. Высокие концентрации азида натрия — вещества, блокирующего клеточное дыхание — тоже давали схожую картину. В этом случае очень быстро отделяются клетки края, оставляя бесформенную центральную часть, которая распадается в течение нескольких часов. Данные результаты говорят о том, что посмертные изменения животного, не имеющего базальной мембраны, объединяющей и скрепляющей клеточный слой, сводятся к быстрому, если не мгновенному, распадению на отдельные клетки и, следовательно, образ «многоклеточного» исчезает. Палеонтолог не увидит остатки многоклеточного, в лучшем случае он увидит облако остатков отдельных клеток.

Некоторую надежду на формирование фоссилий пластинчатых даёт образование т.н. посмертной маски из бактерий и грибов. Однако эксперимент с образованием посмертных микробиальных нарастаний на теле отмершего трихоплакса показал, что клеточный комок, оставшийся от мёртвого трихоплакса, исчезает полностью за 10 дней. При этом в комке, покрытом микроорганизмами и грибными нитями, не сохранялось ни одного признака, по которым можно было бы опознать остатки многоклеточного тела.

Не способствует образованию фоссилий и высокая устойчивость трихоплакса к губительным факторам захоронения. Так, смертельная концентрация азида натрия для трихоплакса была в разы выше, чем для прочих многоклеточных. Организмы выживали и продолжали двигаться в течение двух дней наблюдений в сероводородной среде, близкой к максимальной для придонных вод Чёрного моря (300 мг/л). Они выдерживали без видимого ущерба резкое понижение температуры, а также некоторое подкисление морской воды (до pH6). Мало того, при засыпании осадком трихоплаксы способны как выбираться на поверхность, так и выживать и даже размножаться в осадке.

Необходимо подчеркнуть, что если тело взрослого трихоплакса, по-видимому, не может остаться в ископаемой летописи в опознаваемом виде, то

о других формах его жизненного цикла — эмбрионах, бродяжках, клеточных сферах, имеющих специфические покровные оболочки, — этого сказать нельзя. Данная возможность требует специальной проверки.

Изучение следов трихоплакса в неконсолидированном осадке, а не на твёрдом стекле, дало неожиданный результат. Трихоплакс движется в осадке, оставляя интересный трёхмерный след. В начале трихоплакс, двигаясь по кругу и выделяя слизь, формирует уплотнённую выпуклую площадку, от которой затем начинает продвигаться в выбранном направлении. Это продвижение трихоплакс совершает, уплотняя телом один за другим комочки осадка; эти комочки плотно прилегают друг к другу и выстраиваются в цепочку неправильных полусфер. Цепочка получается трёхмерной, так как комочки осадка охватывается трихоплаксом со всех сторон, а не только с поверхности осадка. В целом цепочка приобретает конфигурацию, напоминающую некоторые менискообразные докембийские следы. Следовые дорожки трихоплакса не имеют выраженной направленности, сливаются друг с другом и разветвляются, когда животное возвращается к средней точке пути и начинает строить новую цепочку. Похожие признаки имеют докембийские менискообразные ихнофоссилии. Можно предположить, что они принадлежат животным с типом строения и движения, подобным пластинчатым.

Возникновение и дивергенция типов клеток как основа перехода к многоклеточности

Русин Л. Ю.

*Институт проблем передачи информации
им. А. А. Харкевича РАН, Москва*

Базовой характеристикой многоклеточности является пространственное сосуществование разных типов клеток, реализующих разную функцию на основе единой генетической программы. Феномен настоящей многоклеточности возникал независимо в ходе эволюции у предков животных, грибов, наземных растений, зелёных, красных и бурых водорослей, свидетельствуя о базовых эволюционных преимуществах такого перехода.

В отличие от временных клеточных агрегатов у колониальных одноклеточных эукариот, настоящие многоклеточные формы являются клональными (реализуются на основе генома единой родительской клетки) и поддерживают целостность колонии на счёт клеточной дифференцировки в ходе развития. Стабильность и координация такой дифференцировки необходимы для слаженного и эффективного соисполнения функций отдельными клетками и избегания ущерба выживанию и целостности всего организма при эксплуатации его типами клеток с изменённой программой развития, как происходит в случае раковых клеток.

Сегодня достоверно установлено, что основные семейства генов, необходимые для настоящей многоклеточности, возникали уже у предковых одноклеточных форм и определили предпосылки для реализации базовых клеточных функций в пространственно-стабильной колонии: межклеточная адгезия, коммуникация и трансдифференцировка (способность к смене дискретного функционального морфотипа в ходе жизни отдельной клетки). Это наблюдение определяет базовую связь между молекулярными основами клеточной дифференцировки и её управлением у современных многоклеточных и механизмами перехода к постоянной многоклеточности и делает сравнительно-эволюционный анализ клеточных типов основой изучения этих процессов.

В 2020 году опубликованы первые систематические исследования с охватом основных групп животных (Metazoa, многоклеточные в традиционном понимании), совмещающие изучение эволюции генных семейств со сведениями о структуре генома и составе транскрипции. Было показано, что большинство генных семейств появилось или дуплицировалось на уровне

общего предка животных, и в меньшей степени — на уровне отдельных крупных таксонов, а основным трендом является массовая систематическая потеря генов, особенно в пределах групп с наибольшим разнообразием морфологических форм, типов клеток и тканей (включая всех вторичноротых Bilateria). Этот факт означает, что эволюционный успех животных не связан с обогащением геномного репертуара, как считалось ранее, а предполагает иные, в первую очередь регуляторные механизмы возникновения, перенятия или смены функции у генов-потомков ограниченного набора предковых семейств — для формирования новых и трансформации предковых молекулярных систем.

Развитие инструментов геномики одиночных клеток (single-cell genomics) сделало возможным исследовать экспрессию на уровне разрешения ген/клетка, формализовать и очертить молекулярно-генетическую основу «типа клетки» как элементарной биологической единицы в реализации программы «генотип — регуляция — фенотип». За короткое время получены большие объёмы данных о составе клеточного транскриптома и определена структура генома у представителей ряда групп ключевого значения для понимания механизмов перехода к многоклеточности у животных, а значит, и изучения клеточной дифференцировки. Состав экспрессии выявил случаи сходства между морфологически разными типами клеток у эволюционно далёких родственников и в то же время — различия среди гистологически неразличимых популяций клеток в составе тканей, что породило гипотезы об эволюционном родстве отдельных типов клеток и высокой пластичности их реализации на сходной геномной основе.

В 2021 году численное сравнение сходства профилей экспрессии позволило построить первые схемы филогении типов клеток для основных эволюционных стволов животных из состава Planulozoa (Cnidaria, первичноротые и вторичноротые Bilateria). Реконструкции показали значительную гетерогенность традиционных клеточных морфотипов: нейрона, мышц (гладких и скелетных), эпителиев, эндотелиев, пролиферативных, стромальных и иммунных клеток. Было показано, что профили экспрессии только отчасти маркируют традиционные морфотипы, выявляют значительное число скрытых типов клеток, и разные морфотипы могут иметь сильные категории сходства между разными стволами животных.

Нейрон и мышечные типы являются наиболее консервативными по составу экспрессии, т.е. наиболее сходны по программе клеточной дифференцировки, а наиболее вариабельными являются эндотелии и пролиферативные клетки. Это означает, что не все морфотипы являются потомками

единых клеточных линий, и сходство некоторых морфотипов возникло независимо (имеет гомопластичную природу). Возникает потребность разделения понятия гомологичности на молекулярном и фенотипическом уровнях для интерпретации эволюционного родства: сходство геномной программы дифференцировки (состав активных генов и их регуляция) оказывается по значимости первично, сходство фенотипа — вторично. Современная теория клеточной дифференцировки должна объяснять наблюдение, что традиционные морфотипы могут оказываться неродственными генетически. Одним из таких обобщений может являться интерпретация типа клетки как «временной реализации» в онтогенезе части генома, определяющей конечный морфотип, в составе общей программы дифференцировки. Такая интерпретация объясняет наблюдаемую схожесть сценариев эволюции клеточных типов и генных семейств через аналогичные события дупликаций, возникновений и мозаичной утраты в ходе видовой эволюции (эволюции генома зародышевой линии). Такие «временные реализации» являются базовыми единицами отбора на клеточном уровне, что предполагает возможность появления независимого сходства морфотипов в ходе адаптивной эволюции, например, в результате конвергенции. Дальнейшее накопление сведений и формирование теории происхождения клеточных типов будут иметь решающее значение для понимания предпосылок и механизмов перехода к постоянной колониальности.

Роль акустических сигналов в видообразовании

Вклад акустического репертуара в процесс гибридологической изоляции на примере гекконов рода *Ptyodactylus*

Богатова П. Д.¹, Назаров Р. А.²

¹Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Москва

²Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ
им. М. В. Ломоносова, Москва

Акустическая коммуникация среди пресмыкающихся развита слабее относительно других групп амниот. За редкими исключениями, только представители гекконовых ящериц активно используют звуковые сигналы для коммуникации с конспецификами. Поэтому именно в этой группе ящериц структура акустических сигналов — это важный филогенетический маркер, который стоит учитывать при исследовании гекконов.

В рамках данного исследования мы попытались ответить на вопрос, в какой момент акустический канал связи становится значимым фактором репродуктивной изоляции в группе вееропалых гекконов.

В качестве модельной группы была выбрана компактная группа гекконов рода *Ptyodactylus*, состоящая из 12 видов, распространённых от Северной и Центральной Африки до Ближнего Востока и Аравийского полуострова. Высокое разнообразие акустического репертуара и детально реконструированная филогения этого рода позволяют нам сопоставить генетическую дивергенцию с разнообразием акустического репертуара. Наиболее пристальное внимание мы уделили комплексу *hasselquistii*, включающему в себя популяцию на материковой части Египта *P. hasselquistii* s.s. с типовой территорией Каир и популяцию, населяющую территорию Синайского п-ова *P. cf. Hasselquistii*, и предполагаемой зоне интерградации описанных форм в северной части Египта. Кроме того, из этого комплекса были проанализированы сигналы и других видов *P. ananjevae*, *P. orlovi* и др.

Акустические сигналы записывали на ноутбук при помощи выносного микрофона (формат WAV, частота дискретизации 44 кГц). Спектральный анализ проводился с помощью программы Raven Pro, перекрывание по временной оси (overlap) — 90%, FFT-length — 512 точек; окно Хэмминга.

В ходе работы нами было записано и обработано более 200 серий сигналов, полученных от четырёх самцов *Pt. hasselquistii*, семи гибридных самцов и восьми самцов *Pt. cf. hasselquistii*. Были выявлены глубокие различия акустического репертуара между видами с перекрывающимся ареалами, в частности, между *Pt. hasselquistii* и *Pt. cf. hasselquistii*, а также между гибридными формам, полученными в лабораторных условиях.

Полученные нами данные позволяют предполагать, что различия вокального репертуара у симпатричных недавно разошедшихся форм имеют решающее значение в формировании гибридологической изоляции. При сравнении репертуара двух сестринских комплексов видов *guttatus* и *hasselquistii* мы наблюдаем глубокую дивергенцию как генетическую, так и в структуре акустических сигналов. Однако эти процессы, вероятно, связаны с длительной изоляцией данных комплексов, и механизмы формирования структуры сигналов остаются неопределёнными.

Механизмы акустической изоляции у птиц

Звонов Б. М.

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Использование акустической информации в жизни птиц так же необходимо, как питание и размножение. Именно акустическая сигнализация обеспечивает птицам изоляцию при образовании пары, выкармливании птенцов и их воспитании, обеспечивая защиту своей территории от видовых соперников (Звонов, 2020).

Акустическая сигнализация обеспечивает безопасность, когда птицы издадут тревожные и сигналы бедствия не только для своего вида, но и для других видов. Чтобы выяснить, какие способы передачи акустической информации используют птицы в своей жизнедеятельности, обратимся к созданию акустического изолирующего механизма во внутривидовом общении.

Рекламирующая видовая песня птиц является маркером для фиксации территориального участка многих видов птиц. Её значение настолько велико, что во весь период от откладки яиц парой до полного выращивания птенцов песня самца маркирует их территориальный участок и оберегает птиц своего вида от нежелательного проникновения соседей. Такое определяющее действие акустического сигнала заставляет исследовать механизм образования элементов сигнала, которые отличают песню данного самца от соседей, оставаясь при этом в пределах видового сигнала.

Первоначально структура акустического сигнала у птиц определяется морфологическими структурами, формирующими его. Это относится к сигналам, генерируемым дыхательной системой птиц, а не механическим, образуемым, например, ударами клювом о посторонние предметы или трением отдельных частей тела друг о друга. По мере эволюционного развития изменялись внешние условия существования видов и, в связи с этим, изменялась структура акустического сигнала, который обеспечивает не только идентификацию вида, но и несёт информацию индивидуального характера.

Как известно, идентификация вида обеспечивает необходимый изолирующий механизм, ответственный за выживание вида. Индивидуальные отличия обеспечивают поддержание устойчивости репродуктивной пары, защищающей свой территориальный и кормовой участок. В условиях конкуренции каждый вид имеет набор сигналов, отражающих эмоциональное

состояние, вызываемое тревожной и катастрофической ситуацией. Такие сигналы должны быть понятны любому виду-соседу и, следовательно, похожи. Их структура должна быть такой, чтобы обеспечить дальность передачи, что диктует определённые физические параметры сигнала.

Для того чтобы понять развитие акустического сигнала у птиц, мы обратились к анализу структуры сигналов птиц ещё в яйце, особенно у неворобьиных птиц, как первоначального сигнала в развитии особи и, вероятно, отражающего его начальное развитие. Важную роль в становлении сигнала играет первоначальная регуляция звукоиздающего аппарата — сирикса. Методами денервации сирикса мы попытались восстановить структуру сигнала без нервной регуляции. Получен некоторый материал при декапитации птиц, когда структуру сигнала определяют лишь механические параметры трахеи.

Наконец, очень важно проследить за физической структурой сигналов тревоги и бедствия у различных видов, т.к. есть вероятность, что это наиболее древние сигналы, которые не подвергались значительным изменениям, а их структура идентична у различных видов. Исследование механизма акустической изоляции у птиц на примере пеночки теньковки (*Phylloscopus collybita*) достоверно доказало, что в основе этого механизма лежит возможность акустического аппарата птиц генерировать сигналы с временной дискретностью (Звонов, 2020). В результате временных различий — в несколько секунд — рекламирующих песен одной особи от другой обеспечивается акустический образ индивидуальности. При этом слуховая система птиц адаптирована к анализу именно экстремальных по сравнению с возможностями человеческого слуха отличий во временных параметрах (Звонов, 2005; Konishi, 1969).

Известно, что акустический сигнал, издаваемый птицей для передачи информации, имеет аналоговую форму. При этом его структура изменчива в зависимости от жизненной ситуации (тревога, охрана территории, связь с птенцом, коммуникация с партнёром и т.д.). И эта изменчивость структуры определяется подвижностью временных параметров отдельных слогов сигнала и интервалов между ними за счёт влияния нервной регуляции, что создаёт неограниченные возможности информационного многообразия. В то же время частотный диапазон сигнала определяется возможностями морфологических структур звукоиздающего аппарата птиц: у мелких воробьиных он располагается в более высокочастотном спектре, а крупных птиц — в низкочастотном. Такой аналоговый сигнал уже на первичном уровне обработки нейронными сетями слуховых ядер

преобразуется в цифровую форму, т.к. разряды нейронов имеют импульсную структуру, и дальнейший ход обработки информации строится по цифровой форме в виде «0–1» (Звонов, 2021).

Песня птиц в локальных популяциях, на пространстве ареалов и в гибридных зонах

Иваницкий В. В., Марова И. М.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва*

Рекламная вокализация певчих птиц (Oscines) имеет врождённую основу, но для полного развития видоспецифичной песни молодая птица должна слышать и запоминать пение взрослых особей своего вида. Как следствие, структурные особенности песни могут независимо передаваться от поколения к поколению и по генетической линии, и по каналам культурной преемственности, т.е. путём обучения. Это порождает сложную и динамичную картину изменчивости песни, которую можно изучать на разных уровнях, начиная от отдельных поселений и локальных популяций вплоть до всего пространства ареала данного вида. Проблема внутривидовой и межвидовой (географической) изменчивости песни птиц давно привлекает к себе большое внимание и в настоящее время подвергается всестороннему исследованию с применением новейших методов биоакустики, популяционной экологии и молекулярной генетики.

Певчие птицы служат привлекательным объектом для исследований процессов микроэволюции, в том числе и в зонах вторичного контакта и гибридизации близкородственных форм. Во многих орнитологических работах по изучению гибридных зон, заслуженно называемых «лабораториями эволюции», большое значение придаётся акустической сигнализации птиц. Известно, что у певчих птиц репродуктивная изоляция между близкими видами в значительной степени обеспечивается за счёт различий в их рекламных песнях. В то же время, способность певчих птиц к копированию вокальных конструкций затрудняет использование песни в качестве маркера гибридизации и обуславливает необходимость параллельного изучения морфологических и генетических признаков для суждения о масштабах интрогрессии и степени сопряжённости изучаемых параметров. Генетическая идентификация особей значительно расширяет поле сравнительного анализа и вместе с морфологическими и поведенческими (в первую очередь биоакустическими) признаками позволяет выносить более обоснованное суждение о наличии гибридизации, её характере, масштабах и последствиях.

В зонах вторичного контакта и гибридизации признаки рекламной песни сближаются при взаимном копировании и/или генетической

интрогрессии. Песни теньковок (восточно-европейская *Phylloscopus collybita abietinus* и сибирская *Ph.c.tristis*) и зелёных пеночек (западная *Ph.trochiloides viridanus* и восточная *Ph.t.plumbeitarsus*) из зон симпатрии более сходны друг с другом, нежели песни из аллопатрических популяций. В зонах симпатрии самцы реагируют как на конспецифическую, так и на гетероспецифичную вокализацию, тогда как в аллопатрических популяциях реакция на песню близкородственной формы отсутствует.

В гибридной зоне восточно-европейской и сибирской теньковки на Южном Урале граница между вокальными диалектами отчётливо выражена и приурочена к границе между широколиственными и хвойно-мелколиственными лесами. Диалекты полностью сменяют друг друга в полосе около 20 км. Смена морфотипов и митотипов в этом регионе охватывает более широкую полосу (60–70 км). В северной (Архангельская область) и центральной (Республика Коми) частях зоны гибридизации этих форм чётких границ в пространственном распределении диалектов, морфотипов и митотипов не обнаружено.

В зоне гибридизации восточно-европейской и сибирской теньковок отчётливо выражено совпадение между диалектом и генотипом особей. Особи с сибирским морфотипом практически всегда несут одноимённый митотип и исполняют сибирскую песню, тогда как многие особи с европейским морфотипом несут, тем не менее, сибирский митотип и исполняют сибирскую же песню. Таким образом, связь между акустическими и генетическими признаками выглядит достаточно жёсткой. Вероятно, при формировании песни теньковки немаловажную роль играет врождённый (генетический) компонент.

Ещё одним направлением исследований, заслуживающим внимания, представляется параллельный анализ изменчивости песни и позывок на пространстве ареалов разных подвидов, включая зоны их вторичного контакта. В этой связи исключительный интерес представляет юг Европейской России, где локализованы ареалы нескольких подвидов зяблика: крымского (*Fringilla coelebs solomkoi*), кавказского (*F.c. caucasicus*) и номинального (*F.c. coelebs*). Зона интерградации крымских и кавказских зябликов приурочена к Западному Кавказу и простирается здесь от Черноморского побережья к востоку примерно до 40° восточной долготы. Эта гибридная зона впервые описана в начале прошлого века и, по-видимому, существует давно. Напротив, зона интерградации кавказского и номинального подвидов сформировалась относительно недавно. Изначально северная граница распространения кавказского зяблика проходила по долине реки Кубань,

и разрыв между ареалами двух этих подвигов составлял не менее 240 км. Но уже к началу 1970-х годов кавказские зяблики, быстро расселяясь к северу по лесополосам и искусственным лесам степного Предкавказья, преодолели это расстояние, достигли низовий реки Дон и вступили здесь в гибридизацию с зябликами номинального подвида.

Цель нашей работы состояла в том, чтобы изучить структурное разнообразие и частотно-временные параметры песен и позывок зяблика в области контакта кавказского и крымского подвигов на северо-западном Кавказе, а также номинального и кавказского подвигов в северном Предкавказье. Главный вопрос, который нас интересует, как выглядит изменчивость песни и позывок при пересечении границы между разными подвидами? Полученные данные мы сравниваем с синхронными материалами из Крыма, Северного Кавказа, западного и восточного Предкавказья. Для сравнения с более удалёнными районами мы используем наши записи зябликов из Воронежской области (заказник Шипов лес) и города Москвы.

Наши исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (грант 20-04-00341).

Направления эволюции акустической сигнализации насекомых

Корсуновская О. С.· Жантиев Р. Д.

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Москва*

В состав насекомых (Insecta), согласно современным представлениям, входит около 30 отрядов, для многих из которых установлено наличие звуковой сигнализации. Её функции в разных таксонах могут существенно различаться. Как правило, насекомые, обладающие способностью издавать акустические сигналы, могут использовать их для отпугивания хищников, но в нескольких отрядах звуковая сигнализация достигла высокого уровня развития и стала надёжным презиготическим механизмом репродуктивной изоляции и средством регуляции внутривидовых отношений.

Для насекомых характерно значительное экологическое, этологическое, физиологическое разнообразие, но, тем не менее, можно сформулировать некоторые общие направления совершенствования их акустической сигнализации. Первое реализуется при взаимоотношениях хищник-жертва и направлено на отпугивание потенциального врага (сигналы протеста, издающиеся почти всеми акустически активными видами) или затруднение нахождения им издающего звуки насекомого. Последнее, например, может выражаться во внесении акустических помех в канал связи (бабочки сем. Arctiidae), возникновении «медленной» сигнализации или сокращении времени акустической сигнализации и переходу к вибрационной коммуникации у некоторых кузнечиков. Кроме того, в эту же группу сигналов входят предупреждающие звуки ядовитых видов (осы сем. Mutillidae, бабочки сем. Arctiidae и Ctenuchidae). В отряде Lepidoptera апосематические сигналы имитируются бабочками того же семейства, издающими сигналы-миметики. Особым случаем сигналов-миметиков являются сигналы социальных паразитов, таких, например, как некоторые виды голубянок, гусеницы и куколки которых имитируют звуки рабочих муравьев и царицы. По-видимому, под давлением хищников происходит также развитие сателлитного поведения, при котором часть самцов перестаёт продуцировать звуковой сигнал или сокращает его длительность и, находясь в непосредственной близости от активно поющего соседа, «перехватывает» привлечённых им самок.

Второе направление эволюции акустической сигнализации связано с совершенствованием внутривидовых взаимоотношений:

брачного и территориального поведения, коммуникации родителей и потомков, взаимоотношений в группе, в том числе в семьях общественных насекомых.

Основные функции сигналов, используемых при образовании пары,— это обеспечение встречи половых партнёров, подготовка самки к копуляции и поддержание репродуктивной изоляции близких симпатрических видов. Для успешной реализации первой из перечисленных функций необходима высокая помехоустойчивость акустического сигнала. Она достигается в процессе эволюции звуковых органов, в результате которой возникают необходимые адаптации сигнала к существующему акустическому ландшафту, такие, в частности, как спектральный состав сигнала, минимизирующий фильтрацию и ослабление звука растительностью. Повышение дальности связи может достигаться также с помощью некоторых морфологических особенностей, специфических поведенческих актов и использования особых свойств атмосферы (окон прозрачности). Снижение влияния акустических помех биотического происхождения, например, звуков симпатрических синхронно поющих видов, повышается в процессе коэволюции такого видового сообщества. В результате, в некоторых группах насекомых формируются акустические ниши, основными параметрами которых являются акустический репертуар, физические характеристики сигнала (временные и частотные), элементы акустического поведения (способ ориентации, точная ритмика акустической активности, выбор места издавания сигнала), специфические адаптации (например, особое устройство нор). Размер фундаментальной и реализованной ниш зависит преимущественно от характера меж- и внутривидовых взаимодействий.

Функции территориальных сигналов способны выполнять призывные звуки (отр. Coleoptera, Orthoptera), однако в некоторых таксонах наблюдается расширение акустического репертуара за счёт возникновения специфических территориальных звуков.

Звуковая сигнализация общественных насекомых в настоящее время изучена недостаточно. Известно, однако, что термиты и эусоциальные перепончатокрылые могут издавать акустические сигналы в разных поведенческих ситуациях. Так, описаны мандибулярные звуки голодных личинок ос, сигналы, сопровождающие трофаллаксис у муравьёв, звуки цариц и маток, звуки пчёл-сборщиц, сигналы опасности термитов и муравьёв и др. Однако, по-видимому, все они воспринимаются преимущественно виброрецепторами конечностей. Роль джонстоновых органов в восприятии этих сигналов ещё предстоит выяснить.

Роль акустической коммуникации в репродуктивной изоляции гекконовых ящериц

Назаров Р. А.

*Институт проблем эволюции и экологии
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

Изучению акустической коммуникации (АК) животных уделяется всё больше внимание специалистов. И если раньше работы велись преимущественно в сравнительно-описательной плоскости, то в современных исследованиях акцент сместился в сторону изучения формирования структуры сигналов в эволюционном контексте.

Среди позвоночных животных рептилии представляют особый интерес, так как представители этой группы (за исключением гекконов) практически не используют акустические сигналы в коммуникации. У амфибий и птиц этот канал связи если не превалирует, то, по крайней мере, значительно более развит.

Гекконовые ящерицы — это одна из немногих групп рептилий, использующих звуковые сигналы для внутривидовой коммуникации. Было показано, что переход к ночному образу жизни коррелирует с развитием и усложнением акустического репертуара, а наличие видов, вторично перешедших к дневному образу жизни и практически утративших способность к звуковой коммуникации, наглядно подтверждает эту взаимосвязь. Кроме того, показано, что различия в структуре акустических сигналов ведёт к репродуктивной изоляции.

На примере различных групп гекконовых ящериц мы провели сравнение генетической дивергенции с уровнем развития АК. Учитывались такие параметры, как количество типов сигналов в репертуаре видов, частотная структура сигналов, длительность отдельных серий и степень их модулированности. Кроме того, мы выделяли простые и составные сигналы и определяли диапазон внутривидовой изменчивости акустических сигналов.

В результате по надсемейству Gekkota мы получили такое распределение: у наиболее анцестральной группы *Eublepharidae* АК практически не развита. Большинство представителей *Diplodactylidae* используют достаточно простые звуки. У *Carphodactylidae* примерно половина группы использует АК. Предположительно у всех представителей *Pygopodidae* есть простая АК. В семействе *Gekkonidae* мы наблюдаем наиболее развитую АК среди

Gekkota, но есть и «молчаливые» группы. Представители *Sphaerodactylidae* практически не используют АК, тогда как примерно у половины видов *Phyllodactylidae* не выявлена АК.

При более детальном анализе различных представителей этих групп нам удалось проанализировать изолирующие механизмы АК. Результаты этого исследования будут представлены в докладе.

**Эволюция акустической коммуникации
в подсемействе Gomphocerinae
(Orthoptera, Acrididae)**

Севастьянов Н. С., Веденина В. Ю.

*Институт проблем передачи информации РАН
им. А. А. Харкевича, Москва*

Обладающие развитой акустической коммуникацией саранчовые подсемейства Gomphocerinae пристально изучаются в контексте видообразования, эволюции репродуктивных барьеров и полового отбора. Процессы видообразования в различных таксономических группах внутри подсемейства предположительно идут с разной скоростью, что может зависеть, в том числе, и от уровня сложности систем коммуникации, являющихся основным репродуктивным барьером в данной группе. Два типа сигналов, призывный сигнал и сигнал ухаживания достигают разного уровня сложности в различных группах. В составе призывного сигнала нами выделены два иерархических уровня, серии и фразы. Сигнал ухаживания может включать от одного до пяти различных звуковых элементов, а также визуальные сигналы. С использованием новых филогенетических данных и на основании сравнительного анализа призывных сигналов и методов реконструкции предкового состояния построена реконструкция эволюции призывного сигнала и сигнала ухаживания. Рассмотрены пути усложнения структуры призывного сигнала в ходе эволюции гомфоцерин и предложены возможные эволюционные пути усложнения строения серии. Проанализирована эволюция структуры фраз призывного сигнала и направления диверсификации сигнала, предложена типология вариантов строения серии. Проанализировано независимое появление сложных сигналов ухаживания в трёх различных группах: трибе Stenobothrini и подродах *Glyptobothrus* и *Chorthippus*. Во всех случаях наблюдается увеличение числа элементов сигнала (особенно быстрое в подроде *Chorthippus*) и появление визуальных элементов, приводящее к формированию сходных морфологических структур в разных группах.

**Разная избирательность
к акустическим сигналам у самок
двух близкородственных видов саранчовых
из группы *Stenobothrus eurasius***

Тарасова Т. А., Севастьянов Н. С., Веденина В. Ю.

*Институт проблем передачи информации
РАН им. А. А. Харкевича, Москва*

Орган звукоизлучения саранчовых подсемейства Gomphocerinae представляет собой феморо-тегминальный стридуляционный аппарат, который присутствует у обоих полов. В процессе стридуляции утолщённая жилка надкрылья трётся о ряд зубчиков, расположенный на внутренней стороне заднего бедра, и производится звук. Небольшое число видов помимо феморо-тегминальной стридуляции могут использовать ударные механизмы звукоизлучения и генерировать звук за счёт крыловых вибраций (Meyer, Elsner, 1996, Elsner, Wasser, 1995, Berger 2008, Tarasova et al, 2021).

Два вида саранчовых группы *Stenobothrus eurasius* издают очень разные акустические сигналы, используя при этом разные механизмы звукоизлучения. (Tarasova et al., 2021). Самцы *S. eurasius* издают звуки путём обычной феморо-тегминальной стридуляции. Их призывный сигнал состоит длинной посылки, состоящей из сложных серий, которые генерируются за счёт ступенчатых поднятий и опусканий ног. Сигнал ухаживания состоит из трёх элементов: начального — последовательности серий коротких пульсов, основной части, совпадающей с призывным сигналом по структуре, и взмахов ног.

Самцы *S. hyalosuperficies* используют не только стридуляцию, но и крыловые вибрации. Его призывный сигнал состоит из коротких крыловых посылок. Сигнал ухаживания состоит из трёх элементов, которые располагаются в произвольном порядке: элемент А состоит из одиночных пульсов, элемент С представляет собой взмахи ног, отличающиеся от таковых у остальных представителей группы и элемент D — крыловой сигнал. Элементы, которые генерируются за счёт стридуляции, имеют упрощённый паттерн движения ног. Элемент С сопровождается визуальным сигналом — взмахом голени и антеннами.

Несмотря на то, что сигналы этих двух видов принципиально отличаются друг от друга, виды вступают в гибридизацию. Чтобы лучше понять причины гибридизации мы решили выяснить, как самки обоих видов

оценивают сигналы конспецифических и гетероспецифических самцов и какие элементы песни являются для них более важными.

В поведенческом эксперименте участвовали девственные самки обоих видов. Самкам предъявлялись записи, скомбинированные из сигналов самцов чистых видов. Запись для оценки предпочтений разных типов сигнала (первый опыт) состояла из последовательности призывных сигналов и сигналов ухаживания конспецифических и гетероспецифических самцов. Запись для оценки предпочтений отдельных элементов сигнала ухаживания (второй опыт) состояла из последовательности призывных сигналов и разных элементов сигнала ухаживания самцов обоих видов. Самок помещали в индивидуальные непрозрачные садки 8х8х8, четыре садка помещали рядом с высокочастотным динамиком (диапазон воспроизводимых частот до 34 кГц), через звуковую карту (Asus Xonar U7 MK2, диапазон воспроизводимых частот до 46 кГц) подсоединенным к компьютеру, на расстояние 20 см и проигрывали запись. Ответ самки считали положительным, если она издавала ответный сигнал во время проигрывания сигнала и/или следующего за ним промежутка. Поведение самок в ходе эксперимента записывалось на камеру.

Ответные сигналы самок *S. eurasius* и *S. hyalosuperficies* заметно отличались друг от друга по структуре. Ответный сигнал самок *S. eurasius* генерировался за счёт феморо-тегинальной стридуляции. Ответные сигналы самок *S. hyalosuperficies* были разнообразны. Они могли издавать тихие серии, генерируемые движениями ног, громкие крыловые посылки и сочетать оба типа сигналов в течение одного ответа.

Самки *S. eurasius* демонстрировали хорошо выраженные предпочтения конспецифических сигналов, на сигналы ухаживания самки отвечали охотнее. Наиболее привлекательным из элементов сигнала ухаживания оказался конспецифический элемент В.

Самки *S. hyalosuperficies* показали меньшую селективность и часто отвечали на гетероспецифические сигналы. В экспериментах с проигрыванием отдельных частей сигнала ухаживания они активно отвечали на конспецифический элемент С и гетероспецифический элемент В.

Таким образом, низкая селективность самок *S. hyalosuperficies* благоприятствует гибридизации между двумя обсуждаемыми видами. Причины же самой низкой селективности неясны. Мы можем предложить несколько возможных объяснений. Сложная серия элемента В *S. eurasius* состоит из двух полусерий, одна из которых напоминает крыловой сигнал *S. hyalosuperficies* по длительности и частоте повторения пульсов. Возможно, эти повторяющиеся полусерии распознаются самками *S. hyalosuperficies*

как череда крыловых сигналов. С другой стороны, исследования на другой группе близкородственных гибридирующих видов показали, что более древний вид обладает меньшей избирательностью (Vedenina et al., 2007). Если бы *S. hyalosuperficies* оказался более древним, это могло бы объяснить полученные нами результаты.

Роль подслушивания в эволюции межвидовой коммуникации насекомых

Шестаков Л. С.

Институт проблем передачи информации
им. А. А. Харкевича РАН, Москва

Считалось, что взаимное подслушивание в межвидовой коммуникации характерно в основном для взаимоотношений хищника и жертвы, однако это не всегда так. К примеру, самки клопов имеют сходные по структуре сигналы протеста, которые вызывают реакцию прекращения ухаживания и у самцов близких видов. У некоторых цикадок самец при обнаружении копулирующей пары издаёт специальный сигнал, который прерывает копуляцию. Хищные членистоногие при поиске жертвы часто используют случайные колебания, возникающие при перемещении по субстрату. Так, некоторые пауки находят свою добычу, используя вибрации, возникающие при её движении. Сигналы, сопровождающие механическую активность насекомых, имеют меньшую амплитуду, чем сигналы, используемые для коммуникации. Однако хищные членистоногие с успехом используют и их для обнаружения добычи. Так, клоп *Podisus maculiventris* надёжно локализует источник вибраций, создаваемых гусеницами на растении. Вибрационные сигналы жертвы сильно повышают поисковую активность паразитических перепончатокрылых на растении. Но хищные насекомые не ограничиваются простым подслушиванием. Некоторые из них имитируют сигналы жертвы. Клоп *Stenolemus*, охотящийся на пауков, имитирует вибрации, генерируемые борющейся добычей, чтобы привлечь паука. На *Phymata crassipes* показано, что он может вступать в перекличку с потенциальной жертвой, имитируя её сигналы. Лабораторные исследования показали, что паразитоид *Telenomus podisi* избирательно привлекается сигналом самки своего хозяина — *Euschistus heros*. Т. е. в процессе эволюционного отбора закрепляется реакция именно на сигналы жертвы. Подслушивание хищниками сигналов жертвы может приводить к сильным изменениям. Так высокий прессинг мух-тахин на изолированных популяциях сверчков *Teleogryllus oceanicus* на Гавайских островах привёл к почти полной утрате поющих самцов в популяции. При этом утрата пения у самцов из популяций на разных островах произошла благодаря мутациям разных генов, т.е. независимо в ходе отбора. Похожие данные получены и на сверчках рода *Laupala*. Нами на примере взаимодействия Tachinidae и клопов-щитников

было показано, что сигналы клопов сильно повышают поисковую активность мух, в отличие от механических шумов. Т. е. именно видоспецифический сигнал жертвы является наиболее предпочитаемым. Однако специфических реакций на сигналы мух у полужесткокрылых обнаружено не было. Выраженные реакции были обнаружены на вибрационные сигналы хищных клопов подсемейства Asopinae. При их предъявлении *Palomena prasina* замирали или покидали растение. Таким образом, факт использования конкурентами, а также хищниками и паразитами сигналов жертвы не вызывает сомнений.

Теория *carcino-evo-devo*: эволюционная онкология и прогрессивная эволюция

Взгляд эмбриолога на теорию *carcino-evo-devo*

Дроздов А. Л.

Национальный научный центр морской биологии
им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

Как писал великий классик биологии, заниматься наукой, не имея теории, всё равно, что перебирать камушки в карьере каменоломни. Физики-теоретики давно пропагандируют, что хорошая научная теория может заменить значительный коллектив экспериментаторов.

У многоклеточных животных многие ткани постоянно обновляются, что обеспечивается митотическим делением клеток. В быстро обновляемых тканях — в крови, коже, эпителии пищеварительного тракта — есть пул тканевых стволовых клеток, способных восстановить ткань за короткое время. В норме их деление завершается дифференцировкой, а дифференцированные клетки не делятся. Нарушение этого гармонично согласованного механизма может приводить к трансформации клетки и к возникновению опухоли. Проблема дифференцировки клеток у *Metazoa* относится к нерешённым проблемам биологии. Вопрос вопросов — что заставляет клетку в конце телофазы митоза выбирать один из четырёх вариантов: включать программу запрограммированной смерти, идя по пути апоптоза; оставаться стволовой клеткой, сохраняя способность к неограниченному делению вопреки принципу Хейфлика; дифференцироваться как нормальные клетки из её тканевого окружения, теряя способность к делению; или, наконец, малигнизироваться, утратив контроль со стороны организма, но приобретая способность к неограниченному росту своих потомков. Первые три пути в норме широко встречаются у *Metazoa*, без них невозможны рост тканей, дифференцировка клеток и формирование органов. Четвёртый вариант — смерть организма из-за трансформации одной клетки — не имеет биологического смысла? Однако это противоречит принципу оптимальности биологических систем: природа стремится к экономии, оптимальности [Розен, 1967]. С ним не согласуется явление образования опухолей, встречающееся у всех метазой от кишечнорастных до высших вторичноцеломических животных [Domazet-

Loso et al., 2014]. Теория эволюционной роли опухолей — *carcino-evo-devo* — устраняет этот парадокс. Конкретному организму опухоль бесполезна, даже вредна, но она выгодна популяции и виду, как резервуар клеток для реализации функций эволюционно новых генов и формирования новых типов клеток и, как следствие, новых тканей и органов.

Проблема возникновения новых типов тканей относится к одной из нерешённых проблем сравнительной гистологии. Предполагается, что новые ткани есть результат дивергенции, то есть расхождения признаков структурных компонентов в клетках, функционирующих в новых физиологических условиях [Северцов, 1939; Заварзин, 1953]. О механизме такой дивергенции никаких гипотез гистологи не выдвигают. Теория *carcino-evo-devo* впервые объясняет этот процесс на молекулярно-биологическом и цитологическом уровне.

Известно выражение, что хорошая теория имеет и значительный практический интерес. Не исключение и теория об эволюционном значении опухолей. В рамках теории *carcino-evo-devo* анализируется обширная онкологическая литература, которой за последние десятилетия накопилось безбрежное море. У животных, в том числе и у человека, описано огромное количество опухолей, которые характеризуются разной степенью злокачественности. Она зависит от уровня включённости клеток в дифференцировку. Согласно новой теории, балансирование опухоли между включением в дифференцировку и злокачественностью может служить базой для тонких терапевтических подходов, позволяющих сдвигать клетки опухоли в состояние равновесия. В свете этого дифференцировочная терапия и метрономная/адаптивная терапия опухолей могут рассматриваться весьма обнадеживающими и перспективными.

Современное состояние теории *carcino-evo-devo*

Козлов А. П.

*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва
Биомедицинский центр, Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский политехнический университет
Петра Великого, Санкт-Петербург*

Гипотеза возможной эволюционной роли наследуемых опухолей (основная гипотеза) была впервые опубликована нами в 1979 году в журнале J. Theor. Biol. и с тех пор развивалась в серии публикаций. Основная гипотеза заключается в том, что эволюционная роль наследуемых опухолей состоит в предоставлении эволюционирующим организмам дополнительных клеточных масс для экспрессии эволюционно новых генов, возникающих в ДНК зародышевых клеток, и эволюционно новых сочетаний генов, что приводит к возникновению эволюционно новых типов клеток, тканей и органов [Козлов, 1983, 1987, 2008; Kozlov, 1979, 1996, 2010, 2014].

К предпосылкам новой теории можно отнести теорию Конгейма об эмбриональных зачатках опухолей [Cohnheim, 1877, 1889]; теорию А. Н. Северцова о морфологических закономерностях эволюции [Северцов, 1939]; теорию evo-devo о закономерностях эволюции онтогенеза [Gould, 1977]; концепцию опухолей как болезни дифференцировки [Markert, 1968]; представление о роли «перспективных монстров» в эволюции [Шимкевич, 1915; Goldschmidt, 1940]; осознание роли различных патогенов и патологий в эволюции [Anderson, 1970]; Дарвиновскую медицину [Williams and Nesse, 1991], эволюционную эпидемиологию [Ewald, 1994], сравнительную и эволюционную онкологию [Петров, 1958].

После выхода в свет нашей монографии *Evolution by Tumor Neofunctionalization*, Elsevier/AcademicPress, 2014, впоследствии переведённой на русский и китайский языки, основная гипотеза стала принимать очертания теории. В монографии, кроме обсуждения предпосылок и формулировки основной гипотезы, были также суммированы экспериментальные данные, полученные в лаборатории автора и другими авторами, подтверждающие нетривиальные предсказания основной гипотезы.

В работе, опубликованной в отечественном журнале *Acta Naturae* в 2019 году, был сделан следующий важный шаг в развитии теории — были проанализированы взаимоотношения новой теории с уже существующими

биологическими теориями, и предпринята попытка объяснения целого ряда необъяснённых биологических явлений с позиций новой теории. Был сделан вывод о непротиворечивости и взаимной дополнительности новой теории по отношению к существующим теориям. Теории было дано название — *carcino-evo-devo*, которое происходит из понятий *carcinoembryonic* и *evo-devo*, уже имевших распространение в научной литературе и восходящих к работам выдающихся отечественных учёных Г. И. Абелева и А. Н. Северцова.

Несколько нетривиальных предсказаний теории *carcino-evo-devo* были подтверждены в лаборатории автора.

Возможность участия опухолей в образовании эволюционно новых органов была подтверждена на модели «шапочек» золотых рыбок. «Шапочки» золотых рыбок обладают способностью к неограниченному росту, что является опухолевым признаком, а симметрия, определённая локализация и связь с определёнными стадиями развития являются признаками нормальных органов. Нами было гистологически доказано, что «шапочки» являются доброкачественными опухолями [Козлов и соавт., 2012]. Это первый описанный в мировой литературе пример искусственного отбора опухолей на новую функцию в организме.

Предсказание об экспрессии в опухолях эволюционно новых генов было подтверждено во многих наших публикациях. Нами был описан новый класс генов — эволюционно новые гены, экспрессирующиеся преимущественно в опухолях (*TSEEN genes*—tumor specifically expressed, evolutionarily novel genes) [Kozlov et al., 2006; Samusik et al., 2013; Plev et al., 2014; reviewed in Kozlov, 2016]. Мы описали как единичные *TSEEN* гены (например, ген *PBVO1*, характеризующийся повышенной экспрессией в опухолях молочной железы и простаты, возникший *de novo* у человека [Samusik et al., 2013]), так и целые семейства *TSEEN* генов [Dobrynin et al., 2013].

Предсказание о параллельной эволюции отдельных классов генов, связанных с опухолегенезом и дифференцировкой — онкогенов, генов-супрессоров опухолевого роста, и дифференцировочных генов — было подтверждено с помощью компьютерного геномного анализа [Makashov et al., 2019]. В этой же работе было подтверждено предсказанное ещё в 1987 году соответствие между числом онкогенов и числом типов дифференцированных клеток [Козлов, 1987]. В 1987 году было известно всего несколько онкогенов, а в настоящее время — более трёхсот, что примерно соответствует числу описанных морфологических типов клеток.

С использованием модели трансгенных индуцибельных опухолей рыб нами было показано приобретение прогрессивных функций, не

встречающихся у рыб, человеческими ортологами *TSEEN* генов рыб [Matyunina et al., 2019]. Эти данные являются прямым подтверждением основной гипотезы.

В этом году вышла наша статья “Mammalian tumor-like organs. 1. The role of tumor-like normal organs and atypical tumor organs in the evolution of development (*carcino-evo-devo*)”, в которой мы рассмотрели ещё одно нетривиальное предсказание нашей теории: эволюционно новые органы, если они действительно происходили из наследуемых опухолей или опухолеподобных структур, должны рекапитулировать некоторые признаки опухолей в своём развитии. В статье были рассмотрены многочисленные свидетельства, что такие эволюционно молодые органы, как плацента, молочная железа, простата и человеческий мозг действительно имеют много признаков опухолей, включая инвазивность на определённых стадиях развития и более высокую заболеваемость раком. Мы предложили называть эволюционно молодые органы, имеющие много признаков опухолей, опухолеподобными органами [Kozlov, 2022a].

В следующей работе из этой серии, «Mammalian tumor-like organs. 2. Mammalian adipose has many tumor features and obesity is a tumor-like process», были рассмотрены опухолевые признаки жировых тканей млекопитающих, в совокупности составляющих, согласно современным воззрениям, эволюционно новый жировой орган млекопитающих. Оказалось, что для жирового органа млекопитающих характерно большинство т.н. «основных признаков опухолей» (“hallmarks of cancer”), включая способность к безграничной экспансии и способность инфильтрировать нормальные органы и разрушать их [Kozlov, 2022b].

Данные, опубликованные в этой серии работ, позволяют предположить, что при происхождении морфологических новшеств млекопитающих опухолевые или опухолеподобные процессы могли играть существенную роль.

Таким образом, новая биологическая теория *carcino-evo-devo* объединяет в едином рассмотрении три основных вида биологического развития: эволюционное, индивидуальное и неопластическое развитие, и поэтому имеет потенциал объединения существующих биологических теорий. Эта теория описывает коэволюцию нормального и неопластического развития. Она обладает предсказательной силой и объясняет целый ряд необъяснённых биологических явлений.

**Онкогены, гены-супрессоры
опухолевого роста и дифференцировочные гены
являются наиболее древними классами генов
человека и эволюционируют параллельно**

Макашов А. А.¹, Малов С. В.⁴, Козлов А. П.^{1,2,3}

¹*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва*

²*Биомедицинский центр, Санкт-Петербург*

³*Санкт-Петербургский политехнический университет
Петра Великого, Санкт-Петербург*

⁴*Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург*

В предыдущих публикациях мы разработали теорию возможной эволюционной роли наследуемых опухолей — теорию carcino-evo-devo [Kozlov, 1979, 1996, 2010, 2014, 2019]. Согласно этой теории, наследуемые опухоли предоставляли эволюционирующим организмам дополнительные клеточные массы для экспрессии эволюционно новых генов, возникающих в ДНК зародышевых клеток, и для экспрессии новых сочетаний генов. Теория carcino-evo-devo сформулировала несколько нетривиальных предсказаний, подтверждению которых были посвящены наши предыдущие работы. Одним из таких предсказаний является предсказание об экспрессии в опухолях эволюционно новых генов. Действительно, мы открыли и описали новый класс генов — эволюционно новых генов, экспрессирующихся преимущественно в опухолях (Tumor Specifically Expressed, Evolutionarily Novel (TSEEN) genes) [reviewed in Kozlov, 2016]. Ещё одним нетривиальным предсказанием нашей теории является предсказание о параллельной эволюции онкогенов, генов — супрессоров опухолевого роста и дифференцировочных генов [Kozlov, 2014], и о необходимости соответствия числа онкогенов числу дифференцированных клеточных типов [Козлов, 1987]. В настоящей работе мы осуществили исследование эволюционных возрастов различных классов генов с помощью изучения гомологий (программы ProteinHistorian и HMMER) в геномах различных представителей эволюционной линии человека (в 26 полностью секвенированных геномах). Мы установили, что различные классы генов человека имеют различные эволюционные возраста и подтвердили существование класса TSEEN генов. Наиболее древними классами генов (после генов домашнего хозяйства) являются онкогены, гены — супрессоры опухолевого роста и дифференцировочные гены.

Эти классы генов эволюционируют параллельно — кривые распределения эволюционных возрастов генов, принадлежащих к этим классам, практически совпадают, а при кластерном анализе образуют кластер со 100%-м значением bootstrap value. Мы подтвердили предсказанное соответствие между числом онкогенов и числом типов дифференцированных клеток у различных многоклеточных организмов. Мы также обнаружили новое семейство TSEEN генов человека. Среди эндогенных вирусов человека мы описали самое эволюционно молодое семейство — ретровирусы HERV-K HML-2, локализованные на X-хромосоме. Принадлежащие к этому семейству двенадцать эндогенных ретровирусов экспрессируются с высокой специфичностью в нескольких типах опухолей человека.

**Ортологи эволюционно новых генов рыб,
экспрессирующихся в опухолях рыб,
участвуют в развитии прогрессивных
признаков у людей**

**Матюнина Е. А.¹, Емельянов А. В.^{2,4}, Курбатова Т. В.²,
Мизгирёв И. В.⁵, Козлов А. П.^{1,2,3}**

¹*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва*

²*Биомедицинский центр, Санкт-Петербург*

³*Санкт-Петербургский политехнический университет
Петра Великого, Санкт-Петербург*

⁴*IRCAN — Институт исследований рака и старения,
Франция, Ницца*

⁵*НМИЦ онкологии им. Н. Н. Петрова,
Санкт-Петербург*

Нас интересует возможная роль опухолей в эволюции. В предыдущих публикациях [Козлов 2014, 2016] была сформулирована гипотеза о возможной эволюционной роли наследственных опухолей. Согласно этой гипотезе, наследственные опухоли на более ранних стадиях прогрессии, или доброкачественные опухоли, явились источником дополнительных клеточных масс, которые могли быть использованы в ходе эволюции многоклеточных организмов для экспрессии эволюционно новых генов, для возникновения новых дифференцированных типов клеток с новыми функциями и для построения новых структур, представляющих собой эволюционные инновации и морфологические новшества.

Проводя исследование на модели индуцированной опухоли у двойных трансгенных рыбок данио рерио, путём сравнения результатов глубокого секвенирования РНК из нормальной печени, опухоли печени и печени после регрессии опухоли мы вручную выбрали 1502 гена, которые были активированы в опухолях и продолжили экспрессироваться после регрессии опухоли.

Из этих 1502 генов были выбраны 870 генов, которые имели стабильные идентификаторы в базе данных Ensembl. Мы искали ортологи этих 870 генов в 5 геномах разных видов, которые были отобраны относительно филогенетического положения рыбок данио. Мы определили 409 генов, не имеющих ортологов в геномах организмов ниже миноги в филогенетическом ряду, как эволюционно новые для рыб (использовали алгоритмы

BLAST, EnsemblCompara, OMA). Эти гены представляют собой эволюционно новые гены, экспрессирующиеся в опухолях и в опухолях после регрессии (*TTRgrEEN genes*).

Чтобы изучить появление новых функций у эволюционно новых генов рыб в последующей эволюции, мы искали ортологи *TTRgrEEN* генов рыб в геноме человека с использованием алгоритмов базы данных Ensembl и обнаружили, что 296 *TTRgrEEN* генов рыб (72,4%) имеют 343 ортолога в геноме человека, а остальные 113 *TTRgrEEN* генов рыб согласно базе данных Ensembl не имеют ортологов в геноме человека. В сравнении с этими данными интересно, что из общего числа 22 897 эволюционно новых генов рыб (по сравнению с геномом миноги) только 8230 (35,9%) сохраняются в геноме человека.

Чтобы оценить возможные функции генов рыб данио и их ортологов в геноме человека, мы использовали подход Генной онтологии (GeneOntology (ГО)). С помощью функциональной аннотации ГО, гены были сгруппированы следующим образом:

- гены, участвующие в процессах развития,
- гены, участвующие в транскрипции,
- гены, участвующие в различных сигнальных путях,
- гены, участвующие в каскадах иммунной системы.

По результатам было показано, что *TTRgrEEN* гены рыб имеют меньше соответствующих аннотированных функций, чем их ортологи в геноме человека.

Увеличение количества аннотаций функций генов для ортологов человека особенно очевидно для функций, вовлеченных в процесс развития и иммунную систему, по сравнению с регуляцией транскрипции и сигнальными путями. Некоторые из 296 *TTRgrEEN* генов рыб обладают аннотированными функциями связывания ДНК, последовательного связывания ДНК и регуляции транскрипции, эти функции определяются последовательностью ДНК. Их ортологи в геноме человека, в дополнение к вышеупомянутым функциям, имеют аннотированные функции, вовлеченные в развитие анатомических структур, участвующих в морфогенезе и развитии определенных типов клеток и органов.

Статистический анализ обогащения ГО функциями при анализе ортологов *TTRgrEEN* генов рыб в геноме человека был выполнен с помощью инструмента функциональной кластеризации PANTHER13.1 [Huaiyu Mi et al., 2016]. В качестве фона мы использовали все гены человека. Мы обнаружили обогащенные функционально связанные морфогенетические группы

генов, например гены, участвующие в развитии анатомических структур (кратное обогащение: 19,360, исходное значение $P\ 1,93 \times 10^{-7}$) и гены развития различных систем организма (кратное обогащение: 21,916, исходное значение $P\ 3,02 \times 10^{-7}$)).

Среди 343 ортологов *TTRgrEEN* генов рыб в геноме человека мы обнаружили гены с функциями, которые составляют прогрессивные черты, сформировавшиеся на эволюционном пути от рыб к человеку. Этих функций не может быть у рыб, например, участие в развитии легких, развитии молочных желез млекопитающих, развитии плаценты, развитии межжелудочковой перегородки и других прогрессивных признаков у человека.

Некоторые ортологи *TTRgrEEN* генов рыб участвуют в развитии сразу нескольких прогрессивных признаков. Так, ген *TGFBR2* участвует в развитии легких, морфогенезе молочной железы и развитии межжелудочковой перегородки; ген *ID2* — в развитии молочной железы и межжелудочковой перегородки; и ген *WNT7B* — в развитии легких, морфогенезе плаценты и развитии молочной железы. Наоборот, в развитии некоторых прогрессивных признаков участвуют несколько ортологов человека *TTRgrEEN* генов рыб. Например, гены *ETNK2*, *FOSL1*, *LEP* и *DAZAP1* участвуют в развитии плаценты; гены *TGFBR2*, *SOX9* и *SPRY1* — в развитии легких; гены *TGFBR2*, *ID2* и *SOX9* — в развитии молочной железы и др.

Возникновение этих функций стало возможным благодаря тому, что *TTRgrEEN* гены могли экспрессироваться в опухолях различных локализаций, что, возможно, привело к возникновению большого разнообразия морфогенетических функций генов. Это подтверждается нашими экспериментальными данными по экспрессии *TTRgrEEN* генов рыб и их ортологов в геноме человека в различных нормальных тканях человека. Нами обнаружена экспрессия человеческого гена *LEP*, функция которого связана с плацентой человека согласно ГО, в плаценте человека. Точно так же ген человека *NR2E1*, функция которого связана с мозгом согласно ГО, экспрессируется в мозге и мозговой ткани плода. *LMX1B* экспрессируется в плаценте в соответствии с ГО. Напротив, гены *LEP* и *NR2E1* практически не экспрессируются в опухолях человека.

Такие эволюционно новые гены рыб, экспрессирующиеся в опухолях рыб и приобретающие морфогенетические, онтогенетические и другие важные функции, участвующие в эволюции прогрессивных признаков у высших отрядов позвоночных с повышенной сложностью, мы предлагаем называть *carcino-evo-devo* генами, чтобы подчеркнуть их роль в эволюции онтогенеза.

Сравнительно-эволюционный подход к изучению опухолевого роста у рыб

Мизгирев И. В.

*НМИЦ онкологии им. Н. Н. Петрова Минздрава РФ,
Санкт-Петербург*

Возникновение злокачественных новообразований наблюдается практически у всех видов многоклеточных животных, включая позвоночных. Нами на большом экспериментальном материале были изучены различные аспекты биологии опухолевого роста у рыб *Danio rerio* (zebrafish). На различных моделях опухолей, индуцированных химическими канцерогенами или развившихся у рыб после введения в яйцеклетки на стадии зиготы генетических конструкций, содержащих онкогены, нами были получены данные по опухолевой прогрессии, темпам роста опухолей *in vivo* и изменению их морфологии при серийных трансплантациях, а также по способности к образованию отдалённых метастазов. Полученные данные свидетельствуют о том, что все основные параметры опухолевого роста у низших позвоночных, полностью совпадают с клинической картиной развития опухолевого процесса у млекопитающих. Отмеченное сходство по нашему мнению обусловлено тем, что мутации, являющиеся пусковым механизмом большинства опухолей, происходят в высоко консервативных генах (онкогенах, генах супрессорах) отвечающих в норме за базовые функции жизнедеятельности клеток, а именно за деление, рост и дифференцировку и, в силу этого, сохраняющие структурное и функциональное сходство у всех организмов, относящихся к классу позвоночных.

Матротрофия и плацентарные аналоги у Animalia: распространение, структура, эволюция

Островский А. Н.

*Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург*

В противоположность общепринятому мнению, матротрофия (экстра-эмбриональное питание), т.е. снабжение питательными веществами эмбриона во время беременности, широко распространена не только среди хордовых, но и среди беспозвоночных. Доказанная или предполагаемая матротрофия и её наиболее сложная форма — плацентотрофия, зарегистрированы в 22 из 34 типов животных. Распределение основных модусов полового размножения по типам Animalia предполагает, что эмбриональное питание возникало около 170 раз у животных во всех основных суперкладах. Матротрофия связана с живорождением у представителей 21 типа, тогда как с вынашиванием — у 10. В девяти типах животных отмечены оба типа матротрофного инкубирования, а в двух типах оба типа присутствуют в одном жизненном цикле. Среди шести способов матротрофного питания (фагоцитоз, оофагия, адельфофагия, гистофагия, гистотрофия и плацентотрофия) наиболее распространены гистотрофия и плацентотрофия, тогда как фагоцитоз встречается только у Porifera. Эволюция матротрофических структур демонстрирует многочисленные примеры конвергенции на всех уровнях — позиционном, структурном и физиологическом. Матротрофные животные — хордовые и беспозвоночные — для питания зародыша используют один и тот же набор исходно существовавших или «специально сконструированных» камер (полости тела, половые пути или складки стенки тела и инвагинации), применяя сходные способы увеличения общей секретирующей и всасывающей поверхностей (за счёт возникновения различных придатков и оболочек — опять-таки «готовых» или развившихся исключительно в связи с матротрофией), задействуя одни и те же трофические способы и механизмы (заглатывание и всасывание на основе диффузии, активного транспорта и эндоцитоза). Плацентарные аналоги низших хордовых и беспозвоночных (сальп, онихофор и некоторых брюхоногих моллюсков и членистоногих) в наиболее специализированных случаях имитируют простейшие плаценты позвоночных. Последние имеют в целом более сложную структуру, однако матротрофные адаптации беспозвоночных более разнообразны. И у хордовых, и у беспозвоночных эволюция в сторону

«продвинутой» матротрофии сопровождалась соответствующей редукцией вителлогенеза. По-видимому, этот эволюционный сдвиг в распределении ресурсов шёл через промежуточную фазу так называемой начальной матротрофии, сочетающей относительно большое количество желтка, накопленного во время оогенеза, и небольшую или умеренную степень питания во время инкубации эмбриона.

Городская экология

Внутривидовая дифференциация кряквы (*Anas platyrhynchos*): городская и природная популяции (на примере Москвы)

Авилова К. В.¹, Скобеева В. А.¹, Артюшин И. В.¹,
Голубева Т. Б.¹, Фокин С. Ю.²

¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, Москва

²Русское общество сохранения и изучения птиц (РОСИП)

Формируются ли устойчивые группировки городских птиц не только в силу пластичности, свойственной этим видам, но и в процессе естественного отбора в малых популяциях? У городских крякв в Италии были обнаружены значимые генетические отличия от природных при отсутствии биологических и поведенческих отличий между ними (Baratti et al., 2014). Были выявлены подобные различия между мигрирующими и оседлыми популяциями кряквы в разных местах восточной части Балтийского региона (Sruoga et al., 2005; Svazas et al., 2006; Budrys, 2009). Задачи настоящей работы были направлены на поиски ответа на следующие вопросы: а) есть ли отличия биологии и поведения городских крякв Москвы от крякв в природной обстановке Московской области; б) есть ли генетические отличия крякв оседлой городской группировки Московского зоопарка от перелётных крякв из охотничьих угодий Владимирской области. Определяли дистанцию вспугивания и предпочитаемую дистанцию по отношению к человеку в Москве и в Московской области. Проанализировали по шестимикросателлитным локусам ДНК крякв Московского зоопарка в сравнении с таковыми крякв из охотничьих угодий Владимирской области. На рыбоводных прудах Московской области в условиях, близких к природным, кряквы ведут себя гораздо осторожнее, чем в городе, не подпускают человека на близкое расстояние, предпочитая подниматься в воздух или, реже, оставаясь на воде, никогда не приближаются по собственной инициативе. Этим они сильно отличаются по поведению от крякв, обитающих в Москве. Для всех птиц дистанция вспугивания составляла соответственно в Московской области и в Москве — 59 ± 11.7 и 3.07 ± 0.28 м (тест Манна-Уитни при $U=3.0$; $Z=6.44$; $p<0.001$; $n=69$), предпочитаемая дистанция соответственно в Московской области и в Москве — 57.7 ± 5.9 и 3.5 ± 0.43 м (тест Манна-Уитни при $U=16$;

$Z=7.36$; $p<0.001$; $n=93$). Наши многолетние наблюдения за размножением городских крякв в Москве позволили выявить не только эти различия, но и основные направления трансформации годового цикла (Авилова, 2016). Они затронули разные этапы. В первую очередь это касается редукции сезонных миграций. В Москве кряквы стали с каждым годом приступать к гнездованию в более ранние сроки ($r = -0.60$; $p=0.008$; $n=18$). В годы с ранним наступлением весны время начала размножения кряквы в Москве (22.03–19.04) соответствует его началу в южных регионах России (в Крыму и в Ростовской области — конец марта, в дельте Волги — первая половина апреля). Удлинился и общий период размножения ($r = 0.56$, $p < 0.05$; $n=18$).

Результаты сравнения ДНК, выделенной из образцов тканей, в среде R пакет *hierstat* выявили сниженную в сравнении с ожидаемой гетерозиготность по всем шести локусам. Также выявлено наличие небольших, но значимых различий в частотах аллелей между городскими и дикими популяциями по данным локусам. Анализ частот аллелей исследованных локусов методом главных компонент показывает, что птицы из популяции зоопарка и из популяции Владимирской области довольно сильно различаются. Индекс фиксации Фишера F_{st} принимает значения от 0.008 до 0.1 по различным локусам, интегральное значение равно 0.1. Это различие значимо, бутстрэпные оценки дают для индекса Фишера значения от 0.037 до 0.128. Дистанция по Нею (1972) между популяцией зоопарка и популяцией Владимирской области равна 0.24. Этот уровень различий можно считать значимым. Реальный уровень гетерозиготности значительно, по некоторым локусам — практически в два раза, снижен в сравнении с ожидаемым. Коэффициент инбридинга различается между разными локусами, в объединенной выборке он варьирует от 0.18 до 0.62, что соответствует значительному инбридингу. В популяции Владимирской области разнообразие аллелей в каждом локусе больше, чем в популяции зоопарка. Последняя генетически более мономорфна. Это говорит о значительной роли эффекта основателя в генетическом своеобразии популяции крякв Московского зоопарка. В среднем по всем локусам, популяция Московского зоопарка характеризуется несколько более высоким уровнем инбридинга, чем популяция Владимирской области.

Таким образом, мы получили положительный ответ на оба поставленных вопроса. Выявлены различия двух исследованных группировок крякв по поведению и по нейтральным генетическим маркерам. Но если поведение при пассивно-оборонительной реакции различается в среднем в 20 раз, то по генетическим маркерам различия умеренные. Оседлая группировка

крякв Московского зоопарка, сложившаяся более 50 лет назад, генетически обособлена от природной популяции, в том числе, во Владимирской области. Поскольку генетическое разнообразие кряквы на пространстве ареала невелико, то предположительно существует обособленность и от населения других регионов. Открытым остаётся вопрос, есть ли генетические различия по нейтральным локусам между природными популяциями и оседлыми группировками московских уток помимо зоопарка.

**Генетические механизмы
синантропизации в инвазивных и автохтонных
популяциях кровососущих комаров
(Diptera, Culicidae)**

Бега А. Г.¹, Москаев А. В.¹, Горячева И. И.^{1,2}, Гордеев М. И.¹

¹Московский государственный областной
университет, Мытищи

²Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова
РАН, Москва

Инвазивные виды кровососущих комаров захватывают южные регионы Европейской части России и Дальнего Востока. Некоторые виды комаров, исконно обитающие в автохтонных популяциях, переходят к обитанию в урбоценозах. Процесс синантропизации сопровождается переходом от зоофильности к питанию на человеке, что несёт угрозу увеличения риска передачи трансмиссивных заболеваний. Актуальной проблемой является изучение генетических механизмов процесса синантропизации и анализ генетической структуры недавно сформировавшихся инвазивных популяций. Нами проведено изучение изменчивости митохондриальной ДНК у двух инвазивных видов — *Aedes albopictus* Skuse, 1895 и *Aedes flavopictus* Yamada, 1921. Азиатский тигровый комар *Ae. albopictus* расселился на Черноморском побережье Кавказа, в Азово-Кубанской низменности и на полуострове Крым. Изучение мтДНК свидетельствует о низком гаплотипическом разнообразии в популяциях этого вида. Согласно нашим и литературным данным, на территории РФ выявлено всего 6 гаплотипов *Ae. albopictus*. Локальные популяции однородны. Ориентальный вид *Ae. flavopictus* является ближайшим родственником *Ae. albopictus*. Этот вид обитал на юге Приморья и был малочисленным. За последние годы он распространился в ряде регионов Дальнего Востока: Приморском и Хабаровском краях, Еврейской автономной и Амурской областях. Нами впервые изучена структура мтДНК недавно сформированных популяций *Ae. flavopictus*. Гаплотипы мтДНК этого вида образуют компактную группу. Данные, полученные в результате сравнения двух видов, свидетельствуют о низком генетическом разнообразии комаров — основателей инвазивных популяций. Мы предполагаем, что в процессе синантропизации участвовали генотипы, представленные в автохтонных популяциях. При внедрении комаров из естественной среды в урбоценозы происходит направленная селекция особей с генотипами,

имеющими наибольший адаптивный потенциал. В результате такой селекции формируются генетически однородные популяции, способные к дальнейшей инвазии в антропогенные местообитания.

По нашему мнению, аналогичный процесс формирования инвазивных популяций происходит у дупляного малярийного комара *Anopheles plumbeus* Stephens, 1828. До 2019 года этот вид встречался в естественных местообитаниях на юге Европейской части России. В настоящее время он внедрился в урбанизированные экосистемы Черноморского побережья Кавказа. Представляет интерес изучение генетических механизмов инвазивного процесса у комаров этого вида в урбоценозах. Возможно, генетической основой инвазии послужил выявленный нами инверсионный полиморфизм в популяциях *An. plumbeus*.

**Факторы, влияющие на половой
диморфизм по размерам у жуков-жужелиц
(Coleoptera, Carabidae) в крупных городах**

**Воробьева И. Г.¹, Алексанов В. В.², Лузянин С. Л.³,
Савельев А. А.⁴, Суходольская Р. А.⁵**

¹*Марийский государственный университет,
Институт биологии, Йошкар-Ола*

²*Государственное бюджетное учреждение
Калужской области «Дирекция парков», Калуга*

³*Кемеровский государственный университет, Кемерово*

⁴*Казанский (Поволжский) Федеральный университет, Казань*

⁵*Институт проблем экологии и недропользования
АН РТ, Казань*

Часто упоминаемое в соответствующей литературе правило Бергмана гласит, что размеры животных увеличиваются в широтном градиенте, поскольку у больших по размеру особей соотношение поверхности тела и его объема способствует лучшему сохранению тепла. Соответствие изменчивости размеров тела у эндотермов практически во всех экспериментальных исследованиях следует этому правилу (Ashton et al. 2000, Meiri and Dayan 2003, Blackburn and Hawkins 2004). Однако в отношении эктотермов, и особенно насекомых, правило Бергмана разделилось на три части по результатам оценки изменчивости размеров в широтном градиенте: прямое правило Бергмана, обратное (когда размеры, наоборот, уменьшаются по направлению к полюсам) и отсутствие каких-либо изменений вообще (Shelomi 2012, Teplitsky and Millien 2014, Vinarski 2014). Специалисты сходятся во мнении, что у насекомых важна роль других механизмов, контролирующих размер особей. Во-первых, показано (в том числе и в лабораторных экспериментах), что повышенные температуры развития ведут к уменьшению размеров имаго. Этот феномен известен как «правило температура-размер» (Horne et al. 2015). Считается, что при повышенных температурах насекомые быстрее развиваются, быстрее достигают матурации и, соответственно, при меньших размерах личинок, а следовательно, и имаго.

Поскольку изменчивость размера тела является фундаментальным аспектом биологии вида и его реакции на окружающую среду, эксперименты по оценке размеров тела и отслеживанию его изменчивости важны для понимания долговременных эффектов влияния окружающей среды на

динамику видов. Помимо широты, на размер могут влиять другие географические и биотопические факторы: высота над уровнем моря (Smith et al. 2000; Homburg et al. 2013; Sukhodolskaya et al., 2020), фрагментация местобитаний (Juliano 1983; Jelaska, Durbesić 2009), урбанизация (Šustek 1987, 2012). На размер могут влиять также частные факторы жизненного цикла и стратегии по выживанию, к примеру, доступность воды и устойчивость к высыханию, которые ограничивают возможности роста (Le Lagadec et al. 1998, Renault et al. 2003) или пищевые ресурсы. Посредническим фактором в изменчивости размеров у некоторых видов выступает половой отбор (Rasmussen 1994, 57 Hanks et al. 1996). Таким образом, размер тела у артропод может регулироваться большим количеством факторов, паттерны которых мало изучены в реализации размерных клинов, если изучались вообще (Maher, Shelomi, 2022).

Поэтому актуальными становятся широко масштабные исследования внутривидовой изменчивости размеров артропод, как в пространственном, так и во временном аспектах. В последнее время достаточно большой цикл работ выполнен на признанных индикаторах среды обитания — жужелицах. В частности показано, что изменчивость их размеров в широтном градиенте родоспецифична: жужелицы рода *Carabus* уменьшаются в размерах, а у жужелиц рода *Pterostichus* кривая изменчивости пилообразна (saw-tooth) со значимыми различиями размеров жуков в соседствующих регионах (Sukhodolskaya, Saveliev, 2016; Суходольская и др., 2022). В нашей работе мы представляем результаты моделирования влияния климатических факторов и широты на изменчивость размеров жужелицы *Pterostichus melanarius* Ill., 1798, популяции которой обитают в крупных городах России. При её планировании мы выдвигали следующие гипотезы: (i) характер изменчивости размеров этой жужелицы в городах сходен с таковым в целом у этого вида — в широтном градиенте; (ii) влияние факторов среды на проявление полового диморфизма должно быть наиболее отличающимся по признаку ширины надкрылий; (iii) реакция самок и самцов на один и тот же фактор среды будет отличаться по разным признакам — по-разному.

Города для проведения исследований выбирались со следующим расчётом: в них проводятся долговременный мониторинг за сообществами жужелиц специалистами — карабидологами (Йошкар-Ола, Калуга, Кемерово) или жуки отлавливались целенаправленно в течение трёх вегетационных сезонов сотрудниками лаборатории биомониторинга (Казань, Нефтекамск, Уфа). Жуков отлавливали стандартно ловушками Барбера и транспортировали в лабораторию биомониторинга Института проблем экологии

и недропользования АН Республики Татарстан, где их обрабатывали по принятой методике: особей фотографируют по 3–4 штуки и измеряют параметры на самописной программе на Python 2.7 с использованием библиотек `pymru` и `openCV`. Программа необходима для достижения большей точности измерений, автоматизации процесса и снижения субъективизма (Мухаметнабиев, 2018). Всего было промерено 1488 экземпляров насекомых по шести линейным признакам: длина и ширина надкрылий, переднеспинки, головы.

Для большинства городов, за исключением Казани и Нефтекамска, основная масса жуков имеет не более одного размера с потенциальными выбросами. Наличие выбросов может говорить как о наличии ошибок измерения (поскольку при единичном выбросе нарушается соответствие размеров), так и о наличии субпопуляций, отличающихся размерами от основной популяции. Поскольку целью нашего исследования было определение типичных характеристик полового диморфизма, то детального исследования причин появления выбросов не проводилось. Значимость коэффициента a_3 , отражающего разницу наклона регрессии для самок и самцов, и, следовательно, наличие полового диморфизма была показана в 27 моделях из 114 построенных. Наибольшее положительное влияние на половой диморфизм по всем размерам оказывает переменная `Biomar_9` (средняя температура самого сухого месяца). Можно также отметить, что влияние климатических параметров на признак «Ширина надкрылий» в большинстве случаев имеет иное направление по сравнению с другими признаками. В целом, все три гипотезы, выдвинутые нами в начале текста, подтвердились: фактор широты значимо влияет только на длину переднеспинки и ширину головы и надкрылий, причём в последнем случае разнонаправлено у самок и самцов; фактор `Biomar 12` (среднегодовое количество осадков) увеличивает значения полового диморфизма по ширине надкрылий и длине головы, но уменьшает — по длине переднеспинки и ширине головы; а влияние климатических параметров на признак «Ширина надкрылий» в большинстве случаев имеет иное направление по сравнению с другими признаками.

Гельминтофауна мышевидных грызунов на территории г. Москвы

Т. Н. Карманова, Д. И. Горелышева

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва

В рамках проведения мониторинга здоровья мелких млекопитающих на урбанизированных территориях оценивали видовое разнообразие гельминтофауны и паразитарную нагрузку модельных видов грызунов в г. Москве (5 локаций на территориях городских лесопарков с разной степенью антропогенной нагрузки) по сравнению с пригородной малонарушенной территорией (НЭБ «Черноголовка»). У отловленных ловушками Геро четырёх наиболее массовых видов грызунов ($n=158$): *Apodemus agrarius*, *Sylvaemus uralensis*, *Microtus arvalis* и *Myodes glareolus* изымали ЖКТ, определяли количество и видовую принадлежность паразитов, оценивая заражённость по шести признакам. Как и следовало ожидать при более высокой плотности популяции хозяев, в городе отмечается повышенная паразитарная нагрузка и большее видовое разнообразие гельминтов. Кроме того, у гемисинантропных видов, обитающих в городе, обнаружены паразиты, в большей степени характерные для собственно синантропных видов — серой крысы и домовый мыши.

Особенности генетической городской эволюции млекопитающих на примере обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*)

Феоктистова Н. Ю., Суров А. В., Богомолов П. Л.,
Мещерский И. Г., Карманова Т. Н.

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

К 2030 году на Земном шаре будет урбанизировано около 10% суши, а значительная часть того, что останется на территориях населённых районов, будет занята агроландшафтами, созданными человеком.

В связи с бурным ростом городов, всё большее число видов животных становятся комменсалами, успешно осваивая разнообразные городские ландшафты. В процессе освоения урбоценозов животным приходится приспосабливаться к целому ряду городских особенностей, в частности, к резкой фрагментации биотопов, большому разнообразию различных патогенов, нестандартному питанию (в том числе быстрыми углеводами) и т.д. В работе мы исследовали особенности генетической структуры городского населения обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*), вида, который на фоне резкого снижения численности в естественных биотопах в настоящее время активно заселяет города. Материал был собран в трёх городах — Симферополе, Кисловодске, Нур-Султане. Анализ проводился по 10 микросателлитным локусам, а также по объединённому участку гена цитохрома b и контрольного региона мтДНК. Дополнительно, в Симферополе и его окрестностях было проанализировано аллельное разнообразие генов главного комплекса гистосовместимости (МНС). Показано, что в Симферополе и Кисловодске, где обыкновенный хомяк обитает уже продолжительное время (более 60 лет), между отдельными городскими субпопуляциями сформировались высоко достоверные генетические различия ($p < 0.015 - 0.001$). В Симферополе уровень генетических отличий между группами хомяков, населяющих разные районы города, составляют от 13.8 до 18.6%, в Кисловодске — от 11.8 до 32.4%. При этом в городе обитают зачастую уникальные материнские линии, которые не встречаются в окрестностях. В Симферополе обитает три, а в Кисловодске пять материнских линий. Исследование генетической структуры обыкновенного хомяка в г. Нур-Султане показало, что за 10 лет обитания в городе генетические различия между разделёнными дорогой популяциями пока не сформировались и в городе обитают потомки только одной материнской линии.

Изучение аллельного разнообразия генов главного комплекса гистосовместимости (МНС) класса II может пролить свет на особенности иммунных характеристик животных, обитающих в городе. Оценка аллельного состава гена DRB (экзон 2, анализ выполнен методом таргетного секвенирования на платформе Illumina) показала, что городская популяция обыкновенного хомяка существенно отличается от пригородной как по набору, так и по разнообразию аллелей этого гена. Для особей, обитающих в Симферополе, отмечено большее число аллелей, более высокие значения индексов гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, меньшая доля особей с гомозиготным генотипом. Для обеих популяций характерно значительное превышение числа несинонимичных замен над синонимичными и почти полное соответствие разнообразия аллелей гена разнообразию кодируемых ими аминокислотных последовательностей. Однако влияние положительного отбора на разнообразие вариантов антигенсвязывающих участков в аллелях гена DRB в условиях города выражено значительно сильнее. Полученные результаты позволяют предполагать, что устойчивость обыкновенных хомяков, обитающих в специфичных и разнообразных условиях городской среды к различного рода патогенной нагрузке выше, чем в сельских популяциях. Также популяции вида, существующие в городских условиях длительное время, генетически более разнообразны (как по ядерным маркерам, так и по мтДНК), что, вероятно, помогает им лучше выживать в условиях сильной фрагментации урбоценоза.

Исследование поддержано грантом РФФИ 20–04–00102.

**Типы грануляции меланина
и накопление тяжёлых металлов в оперении
городских популяций сизых голубей (*Columba livia*)
как ответ на городские «вызовы»**

**Фетисова Е.Е. А.¹, Мосалов А. А.², Феоктистова Н. Ю.¹,
Хацаева Р. М.¹, Заикин Д. О.¹**

¹*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

²*Московский педагогический государственный
университет, Москва*

Одним из наиболее хорошо различимых морфологических признаков у птиц является окраска наружных покровов, которая может играть различные адаптивные роли. Однако адаптивное значение некоторых форм пигментации и механизмы их формирования в настоящее время объяснить довольно сложно.

Классическим примером изучения адаптивных особенностей окраски в городе служит явление «меланизации» — потемнения окраски наружных покровов. Хорошей моделью для изучения процессов синурбанизации у птиц являются городские популяции сизых голубей (*Columba livia*), среди которых очень высок процент меланистических особей.

Причины появления меланистов и колебания их численности стали активно исследоваться только в последние годы. Исследования, проведённые в ряде европейских стран, показали, что у более тёмных особей содержание цинка и кадмия в перьях было выше по сравнению с более светлыми. Этот результат согласуется с гипотезой о том, что более пигментированные особи могут накапливать большее количество ионов тяжёлых металлов. Дальнейшее изучение данного вопроса может показать, что городские голуби эволюционируют в сторону более тёмного оперения благодаря специфической способности меланина накапливать металлы. Такая особенность действительно может являться адаптивным механизмом детоксикации в урбанизированной среде.

Меланин — самый распространённый и древний пигмент, встречающийся в природе. Он выполняет важные, но относительно малоизученные функции в гомеостазе металлов. У птиц покровные меланины могут связывать металлы, полученные из окружающей среды, например, ионы Ca^{2+} , Fe^{3+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} , Cd^{2+} и Pb^{2+} , которые могут выводиться в процессе линьки

и снашивания пера. Это свойство может иметь адаптивный эффект при обитании в условиях антропогенных ландшафтов с высокой степенью загрязнённости промышленными или бытовыми выбросами. Тем не менее, в современной научной литературе отсутствует анализ видоспецифических особенностей формы меланосом при формировании разных типов окраски, а также анализ связи между морфологическими особенностями гранул меланина в оперении и присутствия в них ионов металлов. В настоящем исследовании изучалась форма гранул меланина (меланосом) в покровном оперении (большие верхние кроющие маховых перьев) особей популяции сизого голубя г. Москвы, а также процентное содержание как в кератиновом слое пера (наружная и внутренняя поверхность), так и в меланосомах атомов следующих элементов: Mg, Al, P, S, Cl, K, Ca, Ti, Cr, Mn, Fe, Co, Zn, As, Ba, W, Hg, Pb, Bi. Кроме того, была изучена упаковка гранул меланина в кроющих перьях шеи, обладающих структурной окраской. Работы проводили на сканирующем электронном микроскопе TECKAN Mira 4 с использованием детектора EDS, который позволяет оценить процентное соотношение атома того или иного элемента относительно общего числа атомов и относительный вес этих атомов. Были проанализированы перья чёрной, серой, бурой и белой окраски.

В процессе исследований были выделены следующие формы меланосом в оперении сизых голубей:

1. Вытянутые овальные — наиболее часто встречаются в чёрных участках оперения и в меньшем количестве — в серых.
2. Шарообразные с гладкой поверхностью — доминируют в буром оперении, однако могут встречаться в незначительном количестве и в чёрном. В бурых перьях, наряду с шарообразными меланосомами отмечено и значительное присутствие овальных.
3. «Аморфные» гранулы, внешне напоминающие шарообразные, но с бугристой поверхностью являются составляющими блоков, формирующих структурную окраску кроющих перьев шеи.
4. Длинные палочковидные гранулы изредка встречаются в партиях чёрного оперения.
5. «Бесформенные» меланосомы зафиксированы в белом оперенье.

Эффект переливающихся металлических оттенков кроющих перьев шеи является примером тонкоплёночной структурной окраски, основанной на интерференции. Гранулы меланина уложены плотными блоками и в сочетании с кератиновым матриксом пера, находящегося поверх меланосом, обеспечивают достаточную контрастность показателя преломления для создания тонкоплёночной интерференции.

Анализ процентного содержания 19 вышеуказанных элементов показал, что атомарный вес и процентное содержание атомов большинства изученных элементов незначительно отличались в оперении разного цвета. Исключение составляли данные показатели для серы, свинца и ртути. Так, в шарообразных меланосомах бурых перьев выявлены высокие показатели для серы, а в вытянутых овальных меланосомах чёрного оперения — для свинца и ртути. При этом содержание в них серы было минимальным. В шарообразных гранулах бурых перьев также присутствовали свинец и ртуть, но исследуемые показатели в них в разы отличались от аналогичных данных по овальным меланосомам. Особый интерес представляют «бесформенные» гранулы в белых участках оперения. Белые перья у голубей при сохранении общей пигментации являются проявлением лейкоизма. В этом случае происходит нарушение синтеза пигментных клеток. В наших исследованиях удалось обнаружить сильно деформированные меланосомы, которые, однако, также содержали в себе и свинец, и ртуть. Полученные результаты позволяют сделать вывод о существенной роли меланосом овальной формы (предположительно содержащих эумеланин) в выведении Hg и Pb. Гранулы округлой формы содержат меньшие концентрации этих элементов. К тому же высокое содержание в них серы может говорить о возможном преобладании в них феомеланина. Таким образом, тенденция к потемнению окраски оперения сизых голубей в условиях города может быть адаптацией к оптимизации выведения через оперения металлов-загрязнителей, полученных из окружающей среды.

Список участников конференции

Авилова Ксения Всеволодовна — к.б.н., в.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. wildlife@inbox.ru (366, 429)

Агджоян Анастасия Торосовна — в.н.с. лаборатории популяционной генетики человека Медико-генетического научного центра, Москва. aagdzhojan@gmail.com (67)

Алазнели Иван Давидович — аспирант МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра Общей экологии и гидробиологии, Москва. alazneli.i.d@yandex.ru (128)

Алексеев Юрий Андреевич — с.н.с. Государственного биологического музея им. К. А. Тимирязева, Москва. zh.antipushina@gmail.com (369)

Ананин Александр Афанасьевич — д.б.н., в.н.с. Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ. a_ananin@mail.ru (111)

Ананьева Наталия Борисовна — д.б.н., зав. лабораторией герпетологии Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. nananjeva09@gmail.com (306)

Антипушина Жанна Андреевна — к.б.н., зав. методическим сектором Государственного биологического музея им. К. А. Тимирязева, Москва. anthropologist.errant@gmail.com (369)

Апаликова Ольга Владимировна — к.б.н., зав. лабораторией Санкт-Петербургского филиала ВНИРО (ГосНИОРХ им. Л. С. Берга), Санкт-Петербург. olga_apalikova@mail.ru (267)

Артамонова Валентина Сергеевна — к.б.н., в.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. valar99@mail.ru (248, 253)

Артемьева Елена Александровна — д.б.н., проф. Ульяновского государственного педагогического университета им. И. Н. Ульянова, Ульяновск. hart5590@gmail.com (98)

Артюшин Илья Витальевич — к.б.н. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. sometyx@gmail.com (429)

Атопкин Дмитрий Матвеевич — к.б.н., в.н.с. ФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН; ДВФУ. ran2006_82@mail.ru (65, 251)

Аюрзанаева Ирина Андреевна — магистрантка Бурятского государственного университета, кафедра зоологии и экологии, Улан-Удэ (111)

Бабаев Эльмар Асадович — к.б.н., с.н.с. Прикаспийского института биологических ресурсов ДНЦ РАН, Махачкала. elmar.b@mail.ru (131)

Бабина Полина Владимировна — магистр Санкт-Петербургского государственного университета, кафедра эмбриологии. p.bbn@mail.ru (298)

Бабич Глеб Олегович — студент МГУ им. М. В. Ломоносова, факультет почвоведения, кафедра радиоэкологии и экотоксикологии, Москва. babich.gleb.2017@post.bio.msu.ru (101)

Бабынин Эдуард Викторович — к.б.н., доцент Института фундаментальной медицины и биологии, Казанский федеральный университет, Казань. edward.b67@mail.ru (332)

Бадмаева Евгения Николаевна — к.б.н., доцент Бурятского государственного университета, кафедра зоологии и экологии, Улан-Удэ (111)

Банникова Юлия Михайловна — инженер Федерального исследовательского центра «Кольский научный центр» РАН, Апатиты. y.bannikova@ksc.ru (188)

Баранова Ксения Ивановна — м.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. ksushab204@gmail.com (103)

Бардуков Николай Владимирович — гл. биолог Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. bardukv-nikolaj@mail.ru (253)

Баскевич Марина Исаковна — к.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. mbaskevich@mail.ru (256)

Батищева Наталья Михайловна — м.н.с. Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток. batishchevanata@gmail.com (51, 152)

Бега Анна Геннадьевна — м.н.с. Московского государственного областного университета, Мытищи. anni.miya@gmail.com (432)

Белокобыльский Иван Федорович — главный специалист Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), Москва. belokobylskiy@vniro.ru (105)

Бёме Ирина Рюриковна — д.б.н., профессор МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. irbeme@mail.ru (23)

Березанцева Мария Сергеевна — к.б.н., доцент Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург. vassavelev@yandex.ru (191)

Березина Екатерина Алексеевна — инженер-исследователь Санкт-Петербургского государственного университета, кафедра зоологии позвоночных, Санкт-Петербург. herionnee@gmail.com (197)

Бикчурина Татьяна Игоревна — аспирант, м.н.с. Новосибирского государственного университета, ИЦиГ Новосибирск. antanimka@gmail.com (147)

Богатова Полина Денисовна — студентка МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. bogatovapolina@gmail.com (398)

Болондинский Виктор Константинович — к.б.н., с.н.с. Института леса КарНЦ РАН, Петрозаводск. bolond@krc.karelia.ru (149)

Большаков Виктор Викторович — к.б.н., с.н.с. Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Ярославская обл., пос. Борок. bvv-2@a.ru (108)

Бондарь Евгения Игоревна — к.б.н., н.с. Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток. jaja@list.ru (152)

Боровикова Елена Александровна — к.б.н., с.н.с. Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Ярославская обл., пос. Борок. elena.ibiw@gmail.com (248, 259)

Брыков Владимир Алексеевич — д.б.н., профессор, гл.н.с., зав. лабораторией генетики Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток. vlbrykov@mail.ru (51, 69, 94)

Брынцев Владимир Альбертович — д.с.-х.н, профессор Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН, Москва. bryntsev@mail.ru (262)

Букин Юрий Сергеевич — к.б.н., с.н.с. Лимнологического института СО РАН, лаборатория геносистематики, Иркутск (293)

Буланов Валерий Викторович — старший научный сотрудник лаб. палео-герпетологии, к.б.н. Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН, Москва. bulanov@paleo.ru (300)

Быкова Елена Владимировна — к.б.н., с.н.с. Института зоологии, Ташкент. ebykova67@mail.ru (131)

Ванчатова Марина Алексеевна — Ph.D., Общественная организация «Зелёные паломники», Прага (192)

Васильева Екатерина Денисовна — д.б.н., в.н.с. Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Москва. vas_katerina@mail.ru (155)

Веденина Варвара Юрьевна — д.б.н., зав. лаб. Института проблем передачи информации РАН им. А. А. Харкевича, Москва (410, 411)

Винников Кирилл Андреевич — к.б.н., зав. лаб. Дальневосточного федерального университета, Владивосток. vinnikov.ka@dvfu.ru (265)

Волцит Пётр Михайлович — писатель, petrvolzit@yandex.ru (372)

Воскобойникова Ольга Степановна — зав. лаб. Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. vosk@zin.ru (303)

Гайдученко Елена Сергеевна — ведущий научный сотрудник Научно-практического центра Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск. gajduchenko@tut.by (53)

Галоян Эдуард Арташесович — к.б.н., н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва (157, 221, 239)

Гамидова Джамиля Магомедсаидовна — аспирантка кафедры зоологии и физиологии Дагестанского государственного университета, Махачкала. Djamka_90@mail.ru (109)

Ганицкая Юлия Владимировна — м.н.с Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. ganickaya@yandex.ru (195)

Гимранов Дмитрий Олегович — к.б.н., с.н.с. Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург. djulfa250@rambler.ru (326, 329)

Голованов Семён Евгеньевич — инженер, Институт геологии и минералогии имени В. С. Соболева, Новосибирск. golovanovse@igm.nsc.ru (268)

Голубева Татьяна Борисовна — д.б.н., в.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. tbgolubeva@list.ru (429)

Гордеев Дмитрий Анатольевич — к.б.н., доцент Волгоградского государственного университета, кафедра биологии и биоинженерии, Волгоград. dmitriy8484@bk.ru (306)

Гордеев Михаил Иванович — д.б.н., зав. каф. Московского государственного областного университета, Мытищи (432)

Горелышева Дарья Игоревна — аспирантка, м.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, лаборатория систематики и эволюции паразитов, Москва. gorelysh.di@gmail.com (437)

Горячева Ирина Игоревна — д.б.н., зав. лаб. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. iigoryacheva@mail.ru (432)

Гохман Владимир Евсеевич — д.б.н., в.н.с. Ботанического сада МГУ, Москва. vegokhman@hotmail.com (56)

Гражданкин Дмитрий Владимирович — д.г.-м.н., зав. лаб. Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А. А. Трофимука СО РАН, Новосибирск. dima.grazhdankin@gmail.com (383)

Гришаева Татьяна Михайловна — к.б.н., с.н.с. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. grishaeva@vigg.ru (59)

Громов Антон Русланович — м.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. anton-gromov@yandex.ru (180)

Груздев Глеб Андреевич — аспирант МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. gleb-neuro.phys@mail.ru (203)

Дантес Ольга Витальевна — студентка Новосибирского государственного университета, Новосибирск. 1429olga@gmail.com (383)

Двояшов Иван Андреевич — ст. лаборант-исследователь Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. Bano.biorobot@gmail.com (169)

Диффинэ Екатерина Андреевна — магистр МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. diffinenok@gmail.com (200)

Доржиев Цыдыпжап Заятуевич — д.б.н., проф. Бурятского государственного университета, кафедра зоологии и экологии, Улан-Удэ. tsydypdor@mail.ru (111)

Доцев Арсен Владимирович — к.б.н., в.н.с. ФИЦ животноводства — ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста, Подольск. asnd@mail.ru (62)

Дроздов Анатолий Леонидович — д.б.н., гл.н.с. Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток. anatoliyld@mail.ru (416)

Дудников Александр Юрьевич — к.б.н., с.н.с. Института цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск. dudnikov@bionet.nsc.ru (64)

Елаев Эрдэни Николаевич — д.б.н., проф. Бурятского государственного университета, кафедра зоологии и экологии, Улан-Удэ. elae967@yandex.ru (111)

Емельянов Александр Васильевич — к.б.н., с.н.с. IRCAN (Института исследований рака и старения), Франция, Ницца. Alexander.EMELIANOV@univ-cotedazur.fr (423)

Ермаков Олег Александрович — доцент Пензенского государственного университета, кафедра зоологии и экологии, Пенза. oaermakov@list.ru (160, 165)

Ермолаев Иван Владимирович — к.б.н., с.н.с. Ботанического сада УрО РАН, г. Екатеринбург. ermolaev-i@yandex.ru (25)

Есипов Александр Викторович — к.б.н., с.н.с. Института зоологии, Ташкент. esipov411@gmail.com (131)

Животовский Лев Анатольевич — профессор, д.б.н., зав. лаб. Института генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. levazh@gmail.com (334)

Жигир Диана Руслановна — зоолог, Зоологический музей МГУ, Москва. di.nucifraga@gmail.com (139)

Жиров Иван Андреевич — м.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра экологии и географии растений, Москва. zhirov@mail.bio.msu.ru (114)

Зайнагутдинова Эльмира Мидхатовна — к.б.н., доцент Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург. zem9@rambler.ru (206)

Запороженко Валерий Владимирович — н.с. Лаборатории популяционной генетики человека Медико-генетического научного центра, Москва. valeryz2001@gmail.com (67)

Звонов Борис Михайлович — д.б.н., в.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. ZvonovBM@gmail.com (400)

Зеленков Никита Владимирович — к.б.н., в.н.с. Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН, Москва. nzelen@paleo.ru (308)

Землемерова Елена Дмитриевна — к.б.н., н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. zemlemerovalena@ya.ru (28)

Иваницкий Владимир Викторович — д.б.н., профессор МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. vladivanit@yandex.ru (403)

Иванков Вячеслав Николаевич — д.б.н., профессор Дальневосточного федерального университета, Владивосток. ivankov_bio@mail.ru (287)

Иванцов Андрей Юрьевич — к.г.-м.н., с.н.с. Палеонтологического института РАН, Москва. ivancov@paleo.ru (311)

Ивашко Яна Игоревна — ведущий инженер лаборатории паразитологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток. ivashko.yana@bk.ru (65, 251)

Ивницкий Сергей Борисович — к.б.н МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. ivnitsky@mail.ru (101, 116)

Иноземцев Анатолий Николаевич — д.б.н., в.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. a_inozemtsev@mail.ru (203)

Ирышков Евгений Сергеевич — студент МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. jenek199926@gmail.com (221)

Кагазежева Жанета Аслановна — н.с. Лаборатории популяционной генетики человека Медико-генетического научного центра, Москва. janetka0001@bk.ru (67)

Казимиров Пётр Алексеевич — аспирант Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. farenklaw@gmail.com (82)

Каменская Дарья Николаевна — м.н.с Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток. kamenskaya.daria@mail.ru (69)

Каренина Карина Андреевна — к.б.н., научный сотрудник Санкт-Петербургского государственного университета, кафедра зоологии позвоночных, Санкт-Петербург. angil_1305@mail.ru (197, 206)

Карманова Татьяна Николаевна — аспирантка, м.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. karmanovs94@mail.ru (437, 438)

Карпухина Ольга Вячеславовна — к.б.н., с.н.с. МГУ имени М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. karpukhina.msu@yandex.ru (203)

Картавец Юрий Федорович — д.б.н., профессор Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН, Владивосток. yuri.kartavtsev48@hotmail.com (287)

Каськова Ксения Александровна — студентка Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург. n.biolooh@gmail.com (206)

Каштанов Сергей Николаевич — к.б.н., гл.н.с. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. snkashtanov@mail.ru (168)

Ким Александр — студент МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва (101)

Киселёва Марина Николаевна — специалист Санкт-Петербургского филиала ВНИРО (ГоснНИОРХ им. Л. С. Берга), Санкт-Петербург (267)

Ковальская Юлия Михайловна — к.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. sicistam@yandex.ru (169)

Козлов Андрей Петрович — д.б.н. профессор Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. contact@biomed.spb.ru (418, 421, 423)

Козлова Мария Михайловна — студентка Новосибирского государственного университета, Институт философии и права, Новосибирск. m.kozlova5@g.nsu.ru (337)

Колесников Кирилл Артурович — магистр МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биологической эволюции, Москва. kolkir@mail.ru (390)

Комарова Валерия Александровна — аспирантка Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. k_vakka@yahoo.com (162)

Кондакова Екатерина Александровна — к.б.н., с.н.с. Санкт-Петербургского государственного университет, кафедра эмбриологии, Санкт-Петербург. 23eak@mail.ru; katekondakova1989@gmail.com (298)

Копориков Александр Ростиславович — к.б.н., с.н.с. Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург. koporikov@mail.ru (71)

Королева Ирина Михайловна — к.б.н., н.с. Кольского научного центра института проблем промышленной экологии Севера РАН, Апатиты. koririn@yandex.ru (118)

Корсуновская Ольга Сергеевна — д.б.н., в.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва. korsuno@mail.ru (406)

Коршунова Татьяна Алексеевна — к.б.н., в.н.с. Института биологии развития РАН, Москва. t.korshunova@idbras.ru (274, 374)

Косинцев Павел Андреевич — к.б.н., с.н.с. Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург. kra@ipae.uran.ru (285, 326)

Костин Данила Сергеевич — к.б.н., н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. ds.kostin@yandex.ru (162, 180)

Котенев Егор Сергеевич — к.б.н., заведующий лабораторией Ставропольского научно-исследовательского противочумного института Роспотребнадзора, Ставрополь. egor_kotenev@mail.ru (271)

Котенева Елена Анатольевна — к.б.н., заведующая лабораторией, Ставропольский противочумный институт, Ставрополь. postgenom_stv@mail.ru (121, 271)

Котенкова Елена Владимировна — в.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. evkotenkova@yandex.ru (31)

Котикова Елена Анатольевна — д.б.н., в.н.с. Зоологического Института РАН, Санкт-Петербург (319)

Кривоногов Денис Михайлович — к.б.н., декан Нижегородского государственного университета (Арзамасский филиал), Арзамас. deniskrivanogov@mail.ru (343)

Кубенко Ксения Николаевна — студентка МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра высшей нервной деятельности, Москва. kubencko.k@mail.ru (209)

Курбатова Тамара Викторовна — с.н.с. Биомедицинского центра, Санкт-Петербург. tvkur@yandex.ru (423)

Лавренченко Леонид Александрович — д.б.н., зав. лабораторией Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. llavrenchenko@gmail.com (28, 162, 180)

Лавров Александр Вадимович — к.б.н., с.н.с. Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН, Москва. lavrov_av@inbox.ru (329)

Левенец Ян Владимирович — к.б.н., н.с. Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск. jan.levenets@gmail.com (212, 223, 226)

Ливеровская Татьяна Юрьевна — н.с. Научно-учебного музея землеведения МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва. talive@mail.ru (376)

Логинова Ольга Александровна — к.вет.н., н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. loginova_spb@bk.ru (314)

Луконина Светлана Александровна — аспирантка Пензенского государственного университета, кафедра зоологии и экологии, Пенза. LanoshkaL@yandex.ru (160, 165)

Лысенков Сергей Николаевич — к.б.н., с.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. s_lysenkov@mail.ru (124, 144, 340)

Ляпков Сергей Марленович — к.б.н., в.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. lyapkov@mail.ru (126)

Макашов Андрей Андреевич — м.н.с. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. a.m@biomed.spb.ru (421)

Макеева Вера Михайловна — в.н.с. Научно-учебного музея землеведения МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва. vmmakeeva@yandex.ru (128)

Малахов Владимир Васильевич — д.б.н., профессор, академик РАН, заведующий кафедрой МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных Москва. vmalakhov@inbox.ru (34)

Малеева Юлия Владимировна — к.б.н., старший преподаватель МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра молекулярной биологии, Москва. yulya_maleeva@mail.ru (101, 114, 116)

Маликов Дмитрий Геннадьевич — к.г.-м.н., с.н.с. Института геологии и минералогии им. В. С. Соболева СО РАН, Новосибирск. dgmalikov@igm.nsc.ru (268)

Малиновская Любовь Петровна — м.н.с. Новосибирского государственного университета, Новосибирск. l.malinovskaia@ngsu.ru (37)

Марков Александр Владимирович — д.б.н., зав. каф. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. markov_a@inbox.ru (136)

Марков Николай Ильич — к.б.н., с.н.с. Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург. nmarkov@mail.ru (131)

Марова Ирина Михайловна — д.б.н., в.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. collybita@yandex.ru (403)

Мартынов Александр Владимирович — к.б.н., в.н.с. Зоологического музея МГУ, Москва. martynov@zmmu.msu.ru (274, 374)

Мартынов Алексей Анатольевич — аспирант Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. aleksey.martynov@mail.ru (28)

Матвеевский Сергей Николаевич — к.б.н., с.н.с. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. sergey8585@mail.ru (59)

Матросова Вера Анатольевна — к.б.н., с.н.с. Института молекулярной биологии РАН, Москва. matrosova_zoo@mail.ru (131)

Матюнина Екатерина Александровна — м.н.с. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. ekmatyunina@gmail.com (423)

Махров Александр Анатольевич — к.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. makhrov12@mail.ru (248, 253)

Мерзликин Даниил Сергеевич — студент МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. den_merzlikin.99@mail.ru (95)

Мещерский Илья Григорьевич — с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. meschersky@rambler.ru (438)

Мещерягина Светлана Галимзяновна — м.н.с. Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург. meshcheryagina_sg@ipae.uran.ru (215)

Мизгирев Игорь Викторович — дс.н.с., НМИЦ онкологии им. Н. Н. Петрова, Санкт-Петербург (423, 426)

Мина Михаил Валентинович — д.б.н., в.н.с. Института биологии развития РАН, Москва. mvmina@bk.ru (39)

Минина Мария Александровна — к.б.н., н.с. Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск. maff14@yandex.ru (218)

Миронова Татьяна Александровна — к.б.н., н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. talmir84@mail.ru (180)

Митрюшкина Диана Константиновна — специалист Санкт-Петербургского филиала ВНИРО (ГоснНИОРХ им. Л. С. Берга), Санкт-Петербург (267)

Мищенко Андрей Владимирович — к.б.н., доц. Ульяновского государственного педагогического университета им. И. Н. Ульянова, Ульяновск (98)

Можаровская Людмила Валентиновна — н.с. Института леса НАН Беларуси, Гомель. milamozh@yandex.ru (277)

Мокридина Мария Сергеевна — к.б.н., доц. Иркутского государственного университета, Иркутск (111)

Мосалов Алексей Александрович — доцент, к.б.н. Московского педагогического государственного университета, Москва. rallus@yandex.ru (440)

Москаев Антон Вячеславович — к.б.н., зав. лаб. Московского государственного областного университета, Мытищи (432)

Мудрик Елена Анатольевна — к.б.н., с.н.с. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. mudrik@vigg.ru (74)

Наговицин Константин Евгеньевич — к.г.-м.н., с.н.с. Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А. А. Трофимука СО РАН, Новосибирск. NagovicinKE@ipgg.sbras.ru (383)

Назаров Роман Алексеевич — н.с. Зоологического музея МГУ, Москва (398)

Некрасова Мария Андреевна — аспирантка Новосибирского государственного аграрного университета, Новосибирск. m89137848575@mail.ru (244)

Николаев Олег Дмитриевич — студент МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. fencov@yandex.ru (221)

Никулина Юлия Сергеевна — к.б.н., ст. преподаватель Томского государственного университета, Томск. Julianikulina0506@gmail.com (259)

Новиковская Анна Алексеевна — к.б.н., м.н.с. Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск (212, 223, 226, 231)

Нуртазин Сабыр Темиргалиевич — д.б.н. Казахского национального университета им. Аль-Фараби, Алматы. nurtazin.sabir@gmail.com (131)

Овчинникова Наталья Феликсовна — к.б.н., н.с. Института леса им. В. Н. Сукачева, ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск. nf_2004@mail.ru (42)

Олейник Алла Геннадьевна — д.б.н., с.н.с. Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток. alla_oleinik@mail.ru (152, 279)

Олонова Марина Владимировна — с.н.с., профессор Томского государственного университета, Томск. olonova@list.ru (133, 282)

Онохов Алексей Андреевич — ст. лаб. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. stellarashes@yandex.ru (168)

Опаев Алексей Сергеевич — д.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. aleksei.opaev@gmail.com (215)

Орлов Виктор Николаевич — д.б.н., гл.н.с. Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва. orlovvic@yandex.ru (343)

Османова Гюльнара Орудж кызы — доцент, д.б.н., профессор каф. экологии, Марийский государственный университет, кафедра экологии, Йошкар-Ола. gyosmanova@yandex.ru (334)

Островский Андрей Николаевич — д.б.н., профессор Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург. oan_univer@yahoo.com (427)

Охременко Юлия Ивановна — м.н.с. Научно-практического центра Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск. okhremenko.yulia@yandex.by (53, 76)

Павлова С. В. — к.б.н, с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва. swpavlova@mail.ru (169)

Палатов Дмитрий Михайлович — к.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, лаборатория синэкологии, Москва (296)

Паницина Валентина Александровна — студентка Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург. panitsina2015@yandex.ru (285)

Пантелеева Софья Николаевна — к.б.н., с.н.с. Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск (212, 223, 226, 231)

Панченко Павел Львович — аспирант МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. 15Panha@rambler.ru (136)

Перепелкина Ольга Викторовна — к.б.н., в.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. o_peredel73@mail.ru (229)

Перерва Виктор Иванович — к.б.н., с.н.с. Приокско-Террасный государственный заповедник им. М. А. Заблочно, м. Данки, Московская область. pererva.victor@yandex.ru (79)

Перфильева Ксения Сергеевна — к.б.н., н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биологической эволюции, Москва. ksenperf@mail.ru (136, 316)

Петрова Екатерина Максимовна — лаборант Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск. vokirenoel@yandex.ru (231)

Петрова Татьяна Викторовна — к.б.н., с.н.с. Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. p.tashka@inbox.ru (169)

Пикуленко Марина Маиловна — к.б.н., в.н.с. Научно-учебного музея земледелия МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва. pikulenkomarina@mail.ru (376)

Полежаева Мария Алексеевна — Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург (171)

Полежанкина Полина Геннадиевна — к.б.н., биолог, Геопарк UNESCO GGN «Янган-Тау», Республика Башкортостан. Polina.muzei@mail.ru (366)

Полетаева Инга Игоревна — д.б.н., в.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. ingapoletaeva@mail.ru (229)

Поликарпова Диана Романовна — магистр РГПУ им. А. И. Герцена, Санкт-Петербург. pitohui.53@gmail.com (191)

Политов Дмитрий Владиславович — д.б.н., зав. лаб. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. dmitri.p17@gmail.com (74, 82, 128)

Полякова Валентина Валерьевна — н.с. Института статистических исследований и экономики знаний НИУ ВШЭ, Москва. vpoliakova@hse.ru (379)

Полякова Татьяна Александровна — к.б.н., с.н.с. Института общей генетики РАН, Москва. tat-polyakova@yandex.ru (85)

Почешхова Эльвира Аслановна — д.м.н., проф. каф. Кубанского государственного медицинского университета, кафедра биологии с курсом медицинской генетики, Краснодар. eapocheshkhova@mail.ru (67)

Пучковский Станислав Владимирович — д.б.н., профессор Удмуртского государственного университета, Ижевск. SVPuch@mail.ru (234)

Пыжьянов Сергей Владимирович — д.б.н., проф. Иркутского государственного университета, Иркутск. pyzh@list.ru (111)

Райкова Ольга Игоревна — к.б.н., с.н.с. Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. oraikova@gmail.com (319)

Ранюк Марьяна Николаевна — к.б.н., с.н.с. Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург. ranjuk@ipae.uran.ru (131)

Редькин Ярослав Андреевич — к.б.н., с.н.с. Зоологического музея МГУ, Москва. yardo@mail.ru (139)

Резникова Жанна Ильинична — д.б.н., проф. Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук (ИСиЭЖ СО РАН), Новосибирск. zhanna@reznikova.net (212, 223, 226, 231, 237)

Рубцов Александр Сергеевич — к.б.н., Государственный Дарвиновский музей, Москва. alexrub@darwin.museum.ru (173, 381)

Русин Леонид Юрьевич — к.б.н., с.н.с. Института проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН, Москва. roussine@yandex.ru (395)

Рутенко Олеся Александровна — ведущий инженер Дальневосточного федерального университета, Владивосток. orutenko@gmail.com (287)

Рымкевич Татьяна Адольфовна — к.б.н., с.н.с. Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург; Нижне-Свирский государственный природный заповедник. tatianarymkevich@mail.ru (188)

Савинов Александр Борисович — к.б.н., доцент Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, кафедра экологии, Нижний Новгород. sabcor@mail.ru (346)

Санникова Анастасия Валерьевна — аспирантка, м.н.с. Казанского (При-волжского) федерального университета, Казань. anastasya.sannikova@bk.ru (88)

Саян Александра Сергеевна — м.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. ssgss70@gmail.com (141)

Севастьянов Никита Сергеевич — м.н.с. Института проблем передачи информации РАН им. А. А. Харкевича, Москва (410)

Северцова Елена Алексеевна — к.б.н., с.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. severtsova@mail.ru (340)

Семёнова Серафима Константиновна — к.б.н., с.н.с. Института биологии гена РАН, Москва. sraphimas@mail.ru (289)

Сенчик Александр Васильевич — к.б.н. Московский международный университет, Москва. senchik_a@mail.ru (131)

Серёдкин Иван Владимирович — к.б.н., с.н.с. Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН, Владивосток. seryodkinivan@inbox.ru (131)

Сказина Мария Александровна — н.с. Санкт-Петербургского государственного университета, кафедра прикладной экологии, Санкт-Петербург. artacama@gmail.com (91)

Скобеева Виктория Александровна — к.б.н. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. skobei-khanum@yandex.ru (429)

Смирнова Анна Анатольевна — к.б.н., в.н.с МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра высшей нервной деятельности, Москва (200, 209)

Сопилко Наталия Геннадьевна — ведущий инженер Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. Sopilko.natalia@yandex.ru (157, 239)

Спасская Наталья Николаевна — к.б.н., учёный секретарь Зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва. equusnns@mail.ru (241)

Старунов Виктор Вячеславович — к.б.н., с.н.с. Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. starunov@gmail.com (322)

Старунова Зинаида Игоревна — м.н.с. Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. z.starunova@gmail.com (322)

Стегний Владимир Николаевич — д.б.н., профессор Национального исследовательского Томского государственного университета, Томск. stegniy@res.tsu.ru (349)

Степанова Мария Александровна — аспирантка Новосибирского государственного аграрного университета, Новосибирск. stepanova_maria98@mail.ru (244)

Сунцов Виктор Васильевич — д.б.н., в.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. vvsuntsov@rambler.ru (290)

Суров Алексей Васильевич — заместитель директора, г.н.с Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. allocricetulus@gmail.com (195, 438)

Суслов Валентин Владимирович — н.с. Института цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск. valya@bionet.nsc.ru (48)

Суходольская Раиса Анатольевна — к.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, Казань. ra5suh@rambler.ru (434)

Сысоева Анастасия Олеговна — лаборант-исследователь Геологического института РАН, Москва. sysoeva@ginras.ru (324)

Сысоева Екатерина Александровна — аспирантка Новосибирского государственного аграрного университета, Новосибирск. vivreaencrever@mail.ru (244)

Сычёва Вера Борисовна — к.б.н., н.с. Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. 11.02@mail.ru (28)

Тарасова Мария Сергеевна — Уральский федеральный университет им. Б. Н. Ельцина, Екатеринбург. marytarrasova@gmail.com (326)

Тарасова Татьяна Алексеевна — м.н.с. Института проблем передачи информации РАН им. А. А. Харкевича, Москва. thomisida@gmail.com (411)

Темралеева Анна Дисенгалиевна — к.б.н., с.н.с. Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, группа «Альгологическая коллекция ACSSI» Пушкино. temraleeva.anna@gmail.com (293)

Терехова Екатерина Станиславовна — инженер-исследователь Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург. ekaterina.terechova@mail.ru (143)

Титов Сергей Витальевич — д.б.н., профессор, декан, зав. каф. Пензенского государственного университета, Пенза. svtitov@yandex.ru (160, 175)

Трапезов Олег Васильевич — д.б.н., в.н.с. Института цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск. otrapezov@academ.org (244)

Туранов Сергей Викторович — к.б.н., ст.н.с. Национального научного центра морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток. sturcoal@mail.ru (178, 287)

Устинова Елена Николаевна — аспирантка МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биологической эволюции, Москва. ustinolena@ya.ru (144)

Феоктистова Наталья Юрьевна — учёный секретарь, г.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. Feoktistovanyu@gmail.com (141, 195, 246, 438, 440)

Фетисова Ева-Евдокия Артёмовна — м.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. e3004e@gmail.com (440)

Филатова Ольга Александровна — д.б.н., в.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. alazorro@gmail.com (45)

Филимонов Павел Алексеевич — ст. лаб. Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва. pffilimonov@yandex.ru (168)

Фокин Сергей Юрьевич — к.б.н., рук. научного проекта Русское общество сохранения и изучения птиц, Москва. fokinwoodcock@mail.ru (429)

Фридман Владимир Семёнович — к.б.н., с.н.с. МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. wolfkitses2@gmail.com (48, 351)

Фудельман Валерия Даниловна — студент Новосибирского государственного университета, Институт философии и права, Новосибирск (354)

Хантемиров Данияр Рашитович — лаборант-исследователь Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург. hantemirov.d@mail.ru (329)

Черепанова Елена Владимировна — н.с. Института проблем экологии и эволюции РАН, Москва. elyacherena.16@gmail.com (180, 343)

Черлин Владимир Александрович — д.б.н., профессор Дагестанского государственного университета, Махачкала. cherlin51@mail.ru (357)

Чертопруд Елизавета Михайловна — студентка МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных, Москва. skytuna@yandex.ru (296)

Шатохина Анна Валерьевна — к.б.н., с.н.с. Института общей генетики РАН, Москва (85)

Шестаков Лев Сергеевич — к.б.н., н.с. Института проблем передачи информации РАН им. А. А. Харкевича, Москва. zicrona@yandex.ru (414)

Шкиль Фёдор Николаевич — к.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва (259)

Шубкина Анна Владимировна — к.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва. annashubkina@rambler.ru (360)

Шурупова Яна Андреевна — к.б.н., учебный мастер МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. shurupova.ya@yandex.ru (183)

Щегольков Артем Владимирович — ассистент, Нижегородский государственный университет (Арзамасский филиал), Арзамас. mister.shegolkov@yandex.ru (343)

Щенников Александр Юрьевич — магистрант Национального исследовательского Томского государственного университета, Томск. bigmadoppo@mail.ru (185)

Эвер Арианна Андреевна — н.с. Института проблем передачи информации РАН им. А. А. Харкевича, Москва. arianna.a.ever@gmail.com (246)

Ягодина Виктория Дмитриевна — аспирантка Института биологии моря ДВО РАН, Владивосток. iagodinavd@gmail.com (51, 94)

Яковлева Екатерина Юрьевна — к.б.н., инженер-лаборант МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва. e.u.yakovleva@gmail.com (95)

Ямлиханова Стефания Константиновна — студентка Новосибирского государственного университета, Институт философии и права, Новосибирск. sashafilla649@gmail.com (363)

Янкус Геннадий Андреевич — с.н.с. Объединённой дирекции ООПТ «Заповедное Подлеморье», пос. Усть-Баргузин, Республика Бурятия (111)

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН
Кафедра биологической эволюции МГУ им. М. В. Ломоносова
Кафедра высшей нервной деятельности МГУ им. М. В. Ломоносова
Государственный Дарвиновский музей

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ:

**материалы IV Международной конференции
к 875-летию Москвы и к 115-летию со дня основания
Государственного Дарвиновского музея**

17–20 октября 2022 года

Составители:

Рубцов А. С., Александрова А. А., Сударикова Е. В.

Редакторы: Подольная А. В., Трегуб Н. И.

Компьютерная вёрстка: Цветков В. Э.

Государственный Дарвиновский музей
работает ежедневно с 10:00 до 18:00, кроме понедельника,
последней пятницы каждого месяца и 1 января

Выставочный комплекс по четвергам
работает с 13:00 до 21:00

Адрес: 117292, г. Москва, ул. Вавилова, 57

Тел.: (499) 783–22–53 (автоответчик)

(499) 132–10–47 (экскурсионное бюро)

E-mail: info@darwinmuseum.ru

www.darwinmuseum.ru

