

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ФГБУН «ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ИМ. Н.К. КОЛЬЦОВА РАН»

УДК 574.5
РК НИОКР 01201351277
№ ИС ГЗ 0108-2014-0009



УТВЕРЖДАЮ
Директор ИБР РАН
Член-корреспондент РАН
_____ А.В. Васильев

«27» января 2017 г.

ОТЧЕТ
О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ
РАЗРАБОТКА МЕТОДОЛОГИИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ
(заключительный отчет)

Руководитель темы
член-корреспондент РАН, зав. лаб.

В.М. Захаров

подпись, дата

Москва, 2017

СПИСОК ИСПОЛНИТЕЛЕЙ

Руководитель темы, чл.-корр. РАН, доктор
биологических наук, профессор



подпись, дата

В.М. Захаров (введение,
раздел 1, заключение)

Ведущие исполнители темы:
Доктор биол. наук



подпись, дата

М.В. Мина (раздел 2)

Ведущие исполнители темы:
Кандидат биол. наук



подпись, дата

И.Е. Трофимов (раздел 1)

Кандидат биол. наук



подпись, дата

С.С. Алексеев (раздел 2)

Кандидат биол. наук



подпись, дата

Ф.Н. Шкиль (раздел 2)

УДК 574.5

ОГЛАВЛЕНИЕ

Реферат	5
Введение	7
Раздел 1. Разработка основ современного фонового мониторинга состояния биологических систем в условиях глобального антропогенного воздействия (на основе популяционной биологии развития)	9
1.1. Материалы и методы	9
1.1.1. Оценка популяционной динамики в условиях глобальных изменений климата (на примере исследования стабильности развития обыкновенной бурозубки, <i>Sorex araneus</i>)	9
1.1.2. Оценка состояния популяций на экологической периферии ареала (на примере исследования стабильности развития березы повислой, <i>Betula pendula</i>)	10
1.1.3. Оценка состояния популяций при антропогенном воздействии (на примере исследования стабильности развития березы повислой, <i>Betula pendula</i>)	11
1.2. Результаты и обсуждение	11
1.2.1. Оценка популяционной динамики в условиях глобальных изменений климата (на примере исследования стабильности развития обыкновенной бурозубки, <i>Sorex araneus</i>)	11
1.2.2. Оценка состояния популяций на экологической периферии ареала (на примере исследования стабильности развития березы повислой, <i>Betula pendula</i>)	13
1.2.3. Оценка состояния популяций при антропогенном воздействии (на примере исследования стабильности развития березы повислой, <i>Betula pendula</i>)	15
1.3. Заключение	16
1.4. Ссылки	16
1.5. Список работ, опубликованных по теме	19
Раздел 2. Анализ изменчивости онтогенетических каналов позвоночных животных	21
2.1. Материалы и методы	21
2.1.1. Исследование генетической дифференциации и путей происхождения симпатрических форм арктического гольца рода <i>Salvelinus alpinus complex</i> , сибирского тайменя <i>Hucho taimen</i> и крупных африканских усачей <i>Barbus intermedius complex</i>	21
2.1.2. Оценка роли гетерохроний в микро- и макроэволюционных преобразованиях лучеперых рыб (<i>Actinopterygii</i> ; <i>Osteichthyes</i> ; <i>Chordata</i>)	22

2.1.3. Ретроспективная оценка постнатального онтогенеза наземных позвоночных на основании анализа регистрирующих структур	23
2.2. Результаты и обсуждение	23
2.2.1. Исследование генетической дифференциации и путей происхождения симпатрических форм арктического гольца рода <i>Salvelinus alpinus complex</i> , сибирского тайменя <i>Hucho taimen</i> и крупных африканских усачей <i>Barbus intermedius complex</i>	23
2.2.2. Оценка роли гетерохроний в микро- и макроэволюционных преобразованиях лучеперых рыб (<i>Actinopterygii; Osteichthyes; Chordata</i>)	28
2.2.3. Ретроспективная оценка постнатального онтогенеза наземных позвоночных на основании анализа регистрирующих структур	29
2.3. Заключение	31
2.4. Ссылки	32
2.5 Список работ, опубликованных по теме	35

Реферат

Отчет 38 с., 2 ч., 6 рис., 73 источника, 48 публикаций

Ключевые слова: фоновый мониторинг, популяционная динамика, стабильность развития, модельные виды, обыкновенная бурозубка, рыжая полевка, желтогорлая мышь, береза повислая, концепция гомеостаза развития, онтогенетические изменения, африканские усачи, гольцы рода *Salvelinus*, тиреоидная ось, онтогенез позвоночных, скелетогенез, филогенез костистых рыб, гетерохронии, диверсификация, усачи оз. Тана

Исследования, связанные с разработкой основ популяционной биологии развития в части разработки современной системы фонового мониторинга были сосредоточены на трех моделях. В первой модели по оценке картины популяционной динамики в условиях глобальных изменений климата (обыкновенная бурозубка, *Sorex araneus*, в Центральной Сибири) показано изменение типа динамики, от ярко выраженной цикличности к флуктуациям, в зависимости от благоприятности условий среды, и перспективность использования разработанного подхода, связанного со сравнительной оценкой таких показателей как численность, успех размножения и стабильность развития, для фонового мониторинга и оценки механизмов происходящих изменений. Исследование второй модели, связанной с исследованием экологической периферии ареала (береза повислая, *Betula pendula*, в горных районах Кавказа), показало важность оценки состояния популяций в новых условиях, на пределе высотного распространения вида, появляющихся вследствие сокращения площади ледников при глобальных изменениях климата. Третья модель, связанная с оценкой состояния популяций в условиях антропогенного воздействия (береза повислая на территории города Москвы) продемонстрировала возможности подхода для выявления динамики состояния биоты как во времени, так и в пространстве в зависимости от уровня воздействия. В целом, исследование использованных моделей позволяет характеризовать особенности подхода, основанного на оценке состояния природных популяций по стабильности развития, для организации современной системы фонового мониторинга. Перспективность подхода - в возможности ответа на вопрос о происходящих при этом изменениях состояния живых существ с онтогенетической точки зрения. Проведенный анализ представлений о гомеостазе развития свидетельствует о важности подхода для характеристики состояния живых систем разного уровня, от организма до популяции и экосистемы, позволяет подойти к разработке эколого-биологических аспектов современной концепции устойчивого развития.

Завершены многолетние исследования генетической дифференциации и путей происхождения симпатрических форм арктического гольца рода *Salvelinus alpinus complex*

Забайкалья. Изучена изменчивость микросателлитов арктических гольцов из 14 озер; показано симпатрическое (или парapatрическое) происхождение внутриозерных форм в 10 озерах. Установлено, что в изученных озерах симпатрические формы имеют в разной степени сегрегированные генофонды. На основании анализа изменчивости мтДНК и гена RAG1 гольцов из оз. Черечень (бассейн р. Колымы) подтвержден прошлый вторичный контакт и интрогрессивная гибридизация разных представителей комплекса *S. alpinus*-*S. malma* в бассейне Колымы. На основании изотопного анализа и анализа генов главного комплекса гистосовместимости показаны значительные трофические и генетические различия симпатрических форм гольцов в двух озерах Забайкалья. У симпатрических и парapatрических форм гольцов Забайкалья обнаружены разные типы репродуктивной стратегии (летний, осенний или зимне-весенний; прибрежный или глубоководный нерест), изучены механизмы расхождения по времени и местам нереста как важнейших факторов формирования репродуктивных барьеров в ходе дивергенции форм. Проведены работы по сравнительному изучению особенностей раннего онтогенеза разных популяций и форм арктических гольцов. Впервые проведено сравнение митохондриальной ДНК сибирского тайменя *Hucho taimen* из популяций по всему ареалу вида. Показано, что популяции из бассейна Волги генетически близки к сибирскому тайменю и проникли туда из бассейна Оби в позднем плейстоцене.

Проведены исследования скелетогенеза азиатских, европейских и североафриканских усачей с разным уровнем плоидности и влияния тиреоидных гормонов на онтогенез костистых рыб. Исследована роль тиреоидной оси, одного из основных регуляторов онтогенеза позвоночных, в скелетогенезе и филогенезе костистых рыб на примере модельных видов костистых рыб. Проверена гипотеза о ведущей роли гетерохроний в быстрой диверсификации усачей оз. Тана (Эфиопия).

Введение

Проблема оценки и мониторинга состояния биологических систем, от организма до экосистемы, на сегодня – одна из узловых как в теоретическом, так и в практическом отношении. Особую важность она приобретает в условиях все нарастающего антропогенного воздействия и изменения климата. Воздействие этих факторов приобретает столь глобальный характер, что сегодня проблематичным становится уже не обнаружение и исследование импактных популяций, находящихся в условиях определенного неблагоприятного воздействия, а поиски контроля, соответствующего фоновому, условно нормальному состоянию среды и биологических систем. Это ставит на повестку дня необходимость пересмотра самих представлений о контроле, норме и фоновом состоянии в отношении природных популяций разных видов. Магистральным направлением таких исследований является оценка состояния биоразнообразия и его возможных изменений в условиях все нарастающего глобального антропогенного воздействия и изменения климата, она сегодня определена в качестве актуальной и приоритетной задачи. Обнаруживаются все новые изменения в ходе фенологических наблюдений, оценки динамики численности популяций и сообществ и мониторинга изменения ареалов. Если несколько лет назад большинство исследователей говорили о таких возможных последствиях с осторожностью и, в большей степени, в виде предположения, то сегодня эти изменения уже не вызывают сомнений. Оценка того, что происходит с онтогенетическими характеристиками в реальных природных популяциях при локальных и глобальных изменениях среды, вызывает интерес и со стороны биологии развития, определяется важность развития экологической биологии развития. Решение всех этих задач предполагает обоснование операционального подхода для современного фонового мониторинга состояния популяций в условиях глобального антропогенного воздействия и изменения климата. Особую актуальность такой подход приобретает в связи с тем, что серьезные изменения состояния биологических систем могут происходить и на фоне прежнего биоразнообразия. Наиболее перспективным представляется разработка такого подхода на основе популяционной биологии развития, связанной с исследованием природных популяций по стабильности развития.

В силу сложности изучения изменений морфологических и физиологических параметров животных в постнатальном онтогенезе исследователи уделяют основное внимание анализу состояний этих параметров у взрослых особей, то есть оценивают результаты процессов. Вместе с тем, издавна подчеркивалась важность изучения путей и механизмов онтогенетических изменений параметров. С 30х годов прошлого века и до настоящего времени онтогенетические изменения морфологических (и не только морфологических) признаков описывали, анализируя

аллометрические зависимости, то есть зависимости оценок признака от размеров организма. В качестве базового уравнения зависимости принимается уравнение степенной функции $y = ax^b$, где y – оценка признака, x – размер организма, a – коэффициент, b – константа, величина которой равна отношению удельных скоростей роста y и x . При построении зависимости следовало бы использовать данные слежения за конкретными особями на протяжении длительного периода, но получить такие данные удастся редко, а в некоторых случаях (например, при изучении онтогенетических изменений признаков черепа) невозможно. Соответственно, приходится работать с так называемыми «профильными» (cross-sectional) данными, полученными при анализе выборок, включающих особей разного возраста и/или размера. Аллометрическая зависимость, построенная по «профильным» данным, может существенно отличаться от построенных по данным слежения индивидуальных онтогенетических траекторий. Кроме того, было показано, что не существует универсального уравнения, описывающего индивидуальные онтогенетические траектории, и в частности таковым не является уравнение степенной функции. Между тем, наиболее интересные гипотезы, касающиеся онтогенетических изменений организмов, выдвинуты применительно именно к индивидуальным онтогенетическим траекториям. В первую очередь, это гипотезы, постулирующие большую роль гетерохроний (изменения относительных сроков и скорости процессов развития, приводящие к изменениям дефинитивной морфологии) в формировании морфологического разнообразия и эволюции животных. Очевидно, необходимо разработать подход, позволяющий проводить исследования в этой области, избегая неоправданных допущений.

Существенную роль в возникновении индивидуальных отклонений от видоспецифической последовательности развития морфологических признаков могут играть индивидуальные различия в активности тиреоидной оси на уровне гормон–ткань–мишень, в частности различиями в чувствительности к тиреоидному гормону и в динамике его уровня.

Уникальную возможность ретроспективно оценивать онтогенетические изменения ростовых процессов организма дают регистрирующие структуры (чешуя рыб, костная ткань рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих, ткани зуба млекопитающих, которые фиксируют и сохраняют (иногда и пожизненно) физиологические изменения состояния особи. Анализ регистрирующих структур позволил исследовать индивидуальные траектории роста и особенности индивидуального развития у гольцов, рептилий, млекопитающих.

Раздел 1. Разработка основ современного фонового мониторинга состояния биологических систем в условиях глобального антропогенного воздействия (на основе популяционной биологии развития)

Исследования, связанные с разработкой основ популяционной биологии развития в части разработки современной системы фонового мониторинга были сосредоточены на трех основных моделях. Они позволили получить следующие результаты, которые представляют интерес как сами по себе, так и в методологическом плане для разработки системы фонового мониторинга.

1.1. Материал и методы

1.1.1. Оценка популяционной динамики в условиях глобальных изменений климата (на примере исследования стабильности развития обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus*)

При исследовании первой модели проводится оценка динамики состояния сообщества мелких млекопитающих на трех уровнях. На уровне сообщества проводится оценка видового разнообразия и численности как отдельных видов, так и всего сообщества. На популяционном уровне оцениваются собственно популяционные показатели, характеризующие состояния популяции. Среди таких показателей численность (количество особей на 100 ловушко-суток), половой и возрастной состав популяции, число перезимовавших особей, успех размножения (как отношение числа прибылых особей к числу перезимовавших особей, участвующих в размножении). В качестве онтогенетического показателя для характеристики стабильности развития использован интегральный показатель (таким интегральным показателем является средняя частота асимметричного проявления морфологических признаков). При исследовании используется система из 10 краниологических признаков, связанных с учетом числа отверстий на разных сторонах черепа (Захаров и др., 2001б). Для оценки получаемых результатов использованы различные как параметрические, так и непараметрические статистические подходы и методы. Этот онтогенетический показатель также использовался для характеристики состояния популяции.

Исследования проводятся в Центральной Сибири (материалом для анализа служат результаты, полученные при исследовании, проведенном в Туруханском районе Красноярского края на Енисейской экологической станции ИПЭЭ РАН «Мирное») Такой мониторинг проводился в первый период (с 1972 г. по 1994 г.), когда для сообщества мелких млекопитающих был характерен циклический тип динамики (в ходе четырехлетних циклов отмечались изменения численности большинства видов мелких млекопитающих). Наиболее длительные исследования проводятся на модельном фоновом виде - обыкновенной бурозубке (*Sorex araneus*). Повторные

исследования этих популяций с целью более детальной оценки изменений показателей состояния популяции (включая численность, успех размножения, стабильность развития и цитогенетический гомеостаз, который оценивался как частота хромосомных aberrаций в соматических клетках) были проведены в 2002-2004 гг. Современный цикл исследований проводится, начиная с 2007 года по настоящее время с использованием всех охарактеризованных подходов. Кроме того, для выявления зависимости происходящих изменений сообщества мелких млекопитающих привлекаются данные климатических наблюдений, получаемые по линии станций Росгидромета.

1.1.2. Оценка состояния популяций на экологической периферии ареала (на примере исследования стабильности развития березы повислой, *Betula pendula*)

В качестве объекта исследования выбран широко распространенный и обычный во многих районах средней полосы России вид – береза повислая (*Betula pendula*).

В качестве модели для выявления зависимости состояния организма от внешних факторов были выбраны горные условия, высотная зональность. Выбор высотного градиента в горных районах перспективен для оценки возможных изменений состояния организма в градиенте изменения условий среды в пределах относительно небольшой территории. Она позволяет оценить, что происходит на пределе высотного распространения, при повсеместно отмечаемом таянии ледников, как одном из наиболее широко известных последствий глобального изменения климата (Гулёв и др., 2008).

Оценка стабильности развития проводилась по величине флуктуирующей асимметрии промеров листа (Захаров и др., 2000).

Сбор проводился с укороченных побегов нижней части кроны, по 10 листьев с 10 деревьев. Был использован интегральный показатель стабильности развития – величина среднего относительного различия между сторонами по пяти промерам листа. Для выявления статистически значимых различий по величине используемого показателя использовали *t*-критерий Стьюдента. Подход был обоснован и неоднократно апробирован при проведении различных популяционно-феногенетических исследований (Захаров, 1987; Захаров и др., 2000, 2001а, 2005; Кряжева и др., 1996; Чистякова, Кряжева, 2001).

Для характеристики состояния растений по стабильности развития, оценки степени отклонения от условной нормы, использовали пятибалльную шкалу. Она разработанная на основе анализа значительного материала, собранного из разных частей ареала, что позволило получить оценку фонового уровня, который характеризует состояние организма при относительно

нормальных условиях в отсутствие негативных факторов среды, а также диапазона его возможных изменений при неблагоприятных воздействиях. Шкала составлена в соответствии со степенью возрастания интегрального показателя стабильности развития: первый балл соответствует условной норме, пятый – критическому состоянию (Захаров и др., 2000).

1.1.3. Оценка состояния популяций при антропогенном воздействии (на примере исследования стабильности развития березы повислой, *Betula pendula*)

В качестве модели для оценки состояния организма при антропогенном воздействии была выбрана территория города Москвы. Эта модель представляет как значительный практический интерес, так и предоставляет возможность оценки состояния биоты в результате интегрального воздействия, происходящего на фоне разнонаправленных тенденций нарастания и снижения определенных видов воздействия. Для сравнения были выбраны территории с разной уровнем антропогенной нагрузки, что позволяло выявлять возможные изменения исследуемых показателей в градиенте нарастания воздействия. Оценка проводилась на разных территориях и в разное время, для выявления возможных изменений состояния популяций по онтогенетическим характеристикам как во времени, так и в пространстве

В качестве объекта исследования была выбрана – береза повислая (*Betula pendula*). Сбор материала и оценка состояния по стабильности развития проводились теми же методами, что и при оценке состояния популяций на экологической периферии ареала.

1.2. Результаты и обсуждение

1.2.1. Оценка популяционной динамики в условиях глобальных изменений климата (на примере исследования стабильности развития обыкновенной буроzubки, *Sorex araneus*).

Исследования в первой модели – оценка картины популяционной динамики в условиях глобальных изменений климата и ее механизмов, проводились на трех уровнях, на уровне сообщества мелких млекопитающих, на популяционном уровне и на онтогенетическом уровне, по показателям стабильности развития. На уровне сообщества в условиях изменений климата наблюдается изменение самого типа динамики от четкой четырехлетней цикличности, характерной для Центральной Сибири в условиях климатической стабильности в прошлом веке, к флуктуациям численности.

В целом на уровне сообщества наблюдается дестабилизация его структуры, которая в предшествующий период исследований характеризовалась высокой стабильностью, при смещении доминирующих видов в направлении более южных представителей. Эти черты изменения сообщества соответствуют современным тенденциям глобальных изменений климата, связанным с его нестабильностью и наличием явно выраженного тренда к повышению температуры. На уровне популяции, по собственно популяционным показателем (такой анализ проводился на модельном фоновом виде – обыкновенной буроzubке (*Sorex araneus*)), также наблюдается изменение самого типа динамики, от ярко выраженной цикличности к флуктуациям (Рисунок 1), в зависимости от благоприятности условий среды.

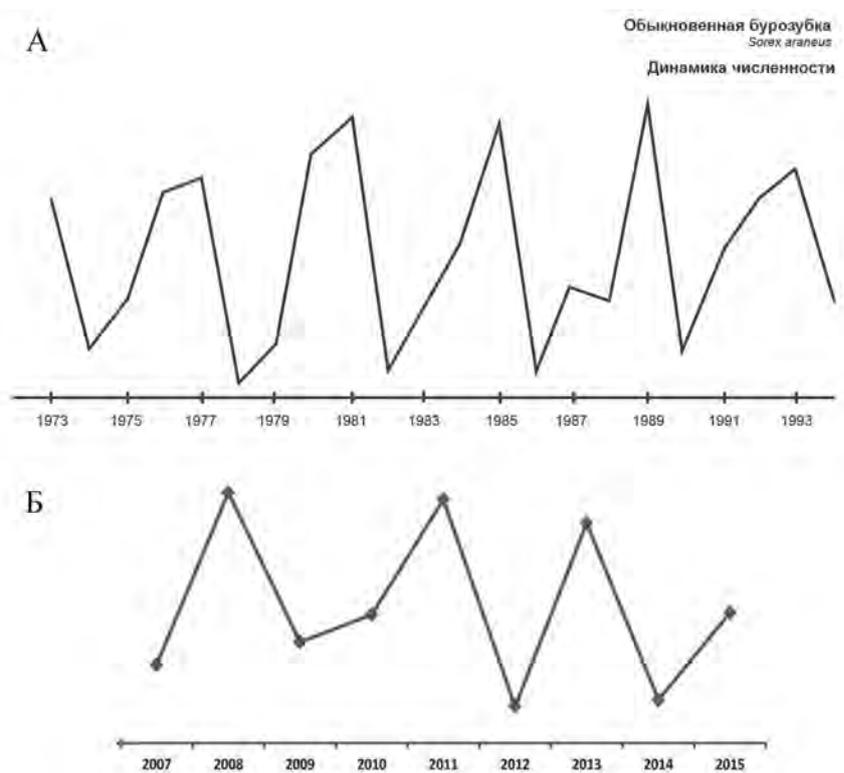


Рисунок 1. Изменение динамики численности обыкновенной буроzubки, *Sorex araneus* в Центральной Сибири, от ярко выраженной цикличности (А) к флуктуациям (Б).

В современных условиях не наблюдается ранее обычной отрицательной связи численности с показателем успеха размножения. На определенном временном интервале наблюдается даже тенденция к наличию положительной корреляции численности и показателя успеха размножения (коэффициент корреляции 0,53), что и предполагалось ранее в качестве характерной черты именно флуктуаций численности в зависимости от условий среды.

Оценка на уровне онтогенеза, по показателям стабильности развития, свидетельствует об отсутствии негативного воздействия повышенной плотности популяции на состояние организма

(Рисунок 2). Такому эффекту может способствовать повышение экологической емкости местообитания, вследствие общего тренда повышения температуры.

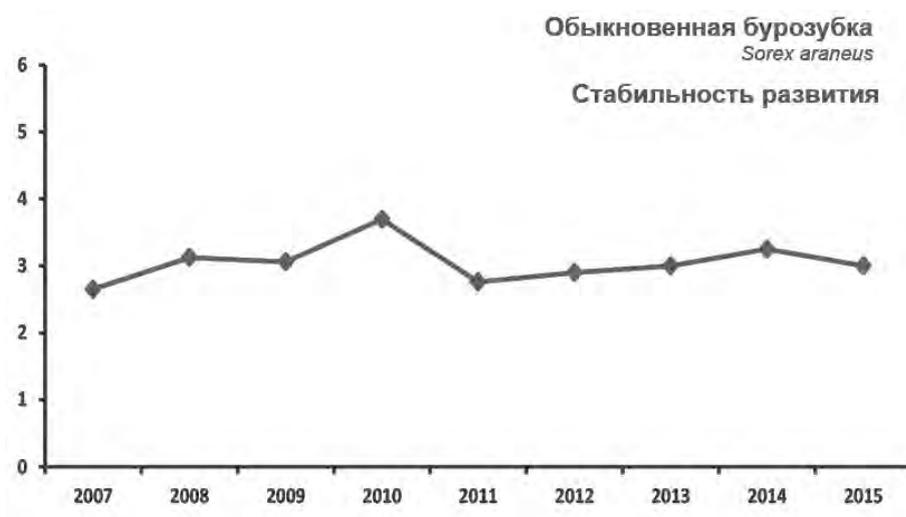


Рисунок 2. Величина интегрального показателя стабильности развития (по флуктуирующей асимметрии системы краниологических признаков) в выборках обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus*, в Центральной Сибири за разные годы.

Полученный результат свидетельствует о важности проведения дальнейших исследований данной модели, а также о перспективности широкого использования разработанного подхода, связанности со сравнительной оценкой таких показателей как численность, успех размножения и стабильность развития, для фоновое мониторинга и оценки механизмов происходящих изменений.

1.2.2. Оценка состояния популяций на экологической периферии ареала (на примере исследования стабильности развития березы повислой, *Betula pendula*)

Продолжение исследований второй модели, связанной с оценкой состояния популяций на экологической периферии ареала березы повислой, позволило выявить дополнительные возможности подхода для фоновое мониторинга последствий глобальных климатических изменений. Повторная оценка выявленных ранее нарушений стабильности развития на пределе высотного распространения вида свидетельствует о их сохранении во времени (Рисунок 3). Такие изменения наблюдаются повсеместно, они были выявлены в трех исследованных горных районах и даже у другого близкого вида.

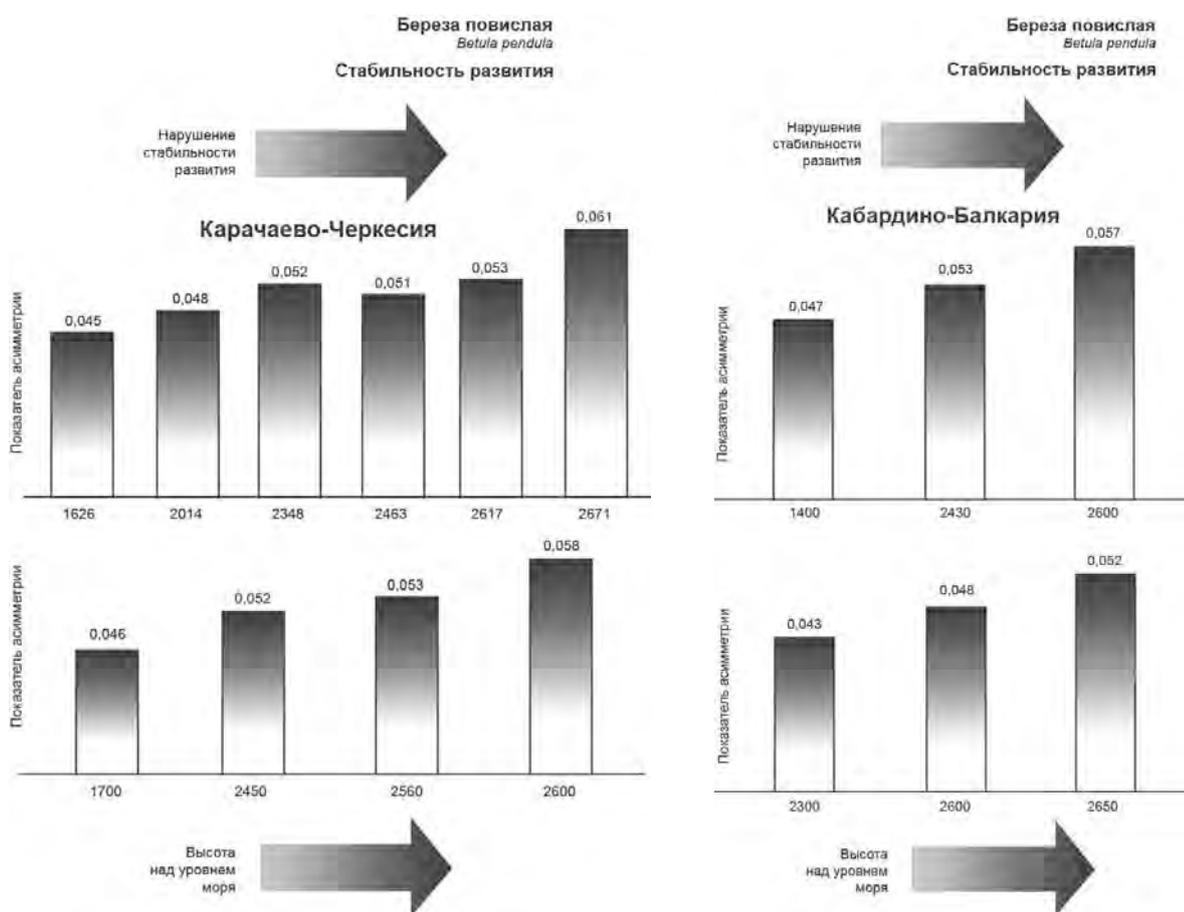


Рисунок 3. Оценка состояния популяций березы повислой, *Betula pendula* (по величине интегрального показателя стабильности развития, флуктуирующая асимметрия системы промеров листа) на экологической периферии ареала (предел высотного распространения вида) на территории Карачаево-Черкессии и Кабардино-Балкарии (в верхней части рисунка представлены данные, полученные в первый период исследований, в нижней части – результаты повторных исследований).

В то же время новые исследования расширили представления о происходящих изменениях. Оказалось, что уровень стабильности развития в популяциях вселенцев в новые местообитания, происходящие вследствие отмечаемого сегодня повсеместно сокращения площади ледников, может быть существенно различным. Если в одних местообитаниях наблюдается явно выраженное нарушение стабильности развития, но в других - уровень стабильности развития может не отличаться от условной нормы. Это свидетельствует о перспективности подхода не только для оценки самого факта вселения в новые условия, что может быть сделано с помощью иных подходов, а для тонкой оценки состояния новых популяций, появляющихся вследствие глобальных изменений климата, по показателем стабильности развития.

1.2.3. Оценка состояния популяций при антропогенном воздействии (на примере исследования стабильности развития березы повислой, *Betula pendula*)

Следующая модель связана с оценкой состояния популяций в условиях антропогенного воздействия. Для этого проведено исследование показателей стабильности развития березы повислой в ряде точек на территории города Москвы. Было выявлено нарастание степени изменения состояния растений по онтогенетическим показателям по мере нарастания степени антропогенной нагрузки. Степень нарушения стабильности развития нарастала от парковых зон основным магистралям города. Повторное исследование не выявило существенных изменений картины наблюдаемых изменений. В то же время сравнение этих новых результатов с данными, полученными ранее в 2000 году, свидетельствуют о нарастании степени отклонения состояния растений от условной нормы (Рисунок 4).

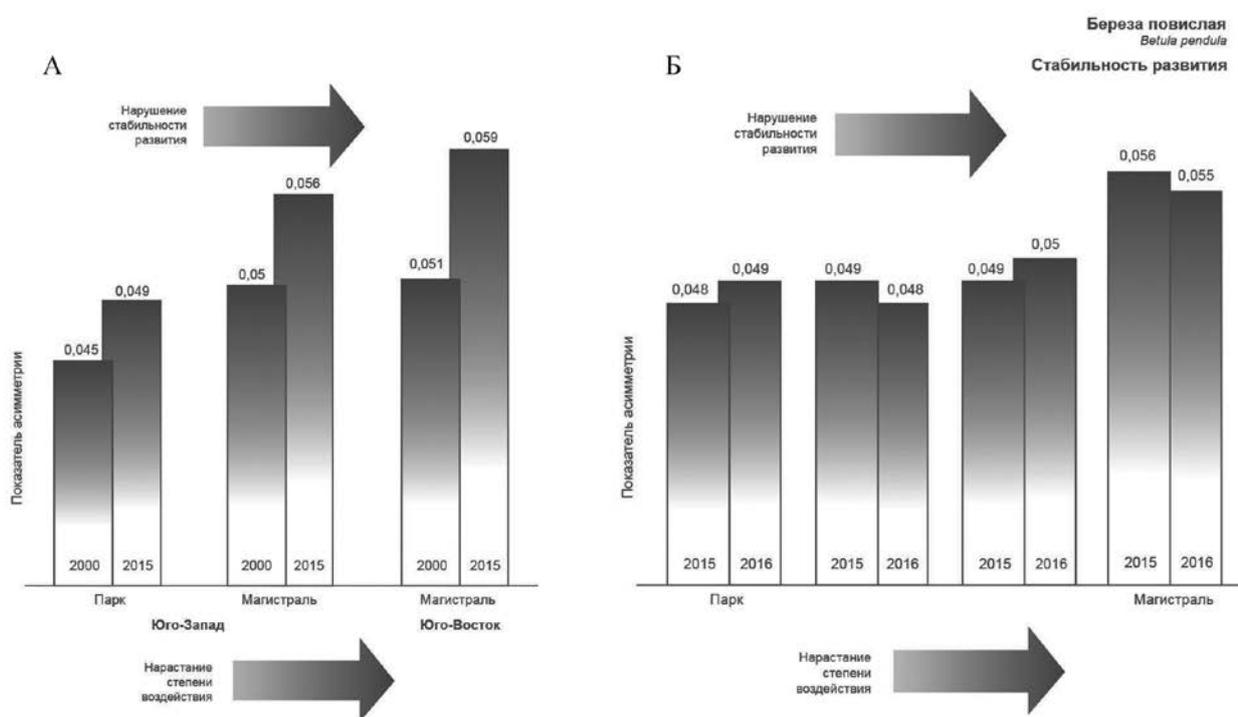


Рисунок 4. Состояния популяций березы повислой, *Betula pendula* (величина интегрального показателя стабильности развития, флуктуирующая асимметрия системы промеров листа) в условиях антропогенного воздействия на территории города Москвы в 2015-2016 гг. (А) и при сравнении с ранее полученными данными в 2000 г. (Б).

Проведение такого мониторинга представляется особенно актуальным, поскольку выявленные изменения наблюдаются на фоне серьезных мер, предпринимаемых в городе для улучшения экологической ситуации. Значимость этих результатов - в демонстрации возможностей

предлагаемого подхода для выявления динамики состояния биоты как во времени, так и в пространстве.

1.3. Заключение

В целом, исследование всех использованных моделей позволяет характеризовать особенности подхода, основанного на оценке состояния природных популяций по стабильности развития, для организации современной системы фоновый мониторинга. Было показано, что назначение и значимость подхода - не столько в фиксации самого факта наличия определенного воздействия, что может быть сделано и при использовании иных подходах, а в возможности ответа на вопрос о происходящих при этом изменениях состояния живых существ с онтогенетической точки зрения, что принципиально важно для характеристики состояния живых систем разного уровня, от организма до популяции и экосистемы.

Обсуждение и распространение предлагаемого подхода на уровне научного сообщества обеспечивалось в рамках постоянно действующего Всероссийского семинара «Гомеостатические механизмы биологических систем», а в дальнейшем семинара «Здоровье среды», работа которого обеспечивается по линии Секции здоровья среды Комиссии по сохранению биоразнообразия РАН и Музея землеведения МГУ. Это позволило, помимо отдельных публикаций, подготовить и представить серию статей в специальном тематическом выпуске журнала «Онтогенез». Современное состояние методологии и технологии оценки здоровья среды на основе популяционной биологии развития было представлено в монографии «Здоровье среды. Человек и природа», с характеристикой значимости подхода для оценки состояния биоразнообразия и здоровья человека. Проведенный анализ представлений о гомеостазе развития позволил подойти к разработке эколого-биологических основ современной концепции устойчивого развития, что, кроме отдельных публикаций, было представлено в ряде обзоров, включая монографию «Устойчивое развитие».

1.4. Ссылки

1. Гулёв С.К., Катцов В.М., Соломина О.Н. 2008. Глобальное потепление продолжается. // Вестник Российской академии наук. Т. 78. № 1. С. 20-27.
2. Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М. Наука. 216 с.
3. Захаров В.М., Дмитриев С.Г., Александров Д.Ю., Бурская В.О., Шефтель Б.И. 2008а. Изменение климата и популяционная динамика мелких млекопитающих в Центральной

- Сибири. // Изменение климата и биоразнообразие России / Под ред. Д.С. Павлова, В.М. Захарова. – М.: Акрополь. Выпуск 2. С. 114-119.
4. Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. 2001б. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях. // Онтогенез. Т. 32. № 6. С. 404-421.
 5. Захаров В.М., Кряжева Н.Г., Дмитриев С.Г. 2008б. Изменение состояния популяций на экологической периферии ареала и изменение климата (оценка стабильности развития березы повислой). // Изменение климата и биоразнообразие России. / Под ред. Д.С. Павлова, В.М. Захарова. - М. Акрополь. Выпуск 2. С 121-127.
 6. Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К. 2001а. Здоровье среды: Методика и практика оценки в Москве. Центр экологической политики России. Центр здоровья среды. РАН. Москва. 67 с.
 7. Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Крысанов Е.Ю., Кряжева Н.Г., Пронин А.В., Чистякова Е.К. 2000. Здоровье среды: практика оценки. М. Центр экологической политики России. 320 с.
 8. Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г. 2007. Изменение климата и популяционная динамика мелких млекопитающих. // В сб. Изменение климата и биоразнообразие России: постановка проблемы. / Под. ред. Д.С. Павлова, В.М. Захарова. – М.: Акрополь. С. 57-60. Перевод: Zakharov V.M., Sheftel B.I., Dmitriev S.G. // Climate change and population dynamics of small mammals. 2007. In: "Climate Change and Biodiversity in Russia". / Ed. by D.S. Pavlov, V.M. Zakharov. Moscow: Akropol. P. 53-56.
 9. Захаров В.М., Шкиль Ф.Н., Кряжева Н.Г. 2005. Оценка стабильности развития березы в разных частях ареала. // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия Биология. Вып. 1 (9). Материалы 8-го Всероссийского популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени», 11-15 апреля 2005 г. С. 77-84
 10. Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М. 1996. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения. // Экология. № 6. С. 441-444.
 11. Чистякова Е.К., Кряжева Н.Г. 2001. Возможность использования показателей стабильности развития и фотосинтетической активности для исследования состояний природных популяций растений на примере березы повислой. // Онтогенез. Т. 32. № 6. с. 422-427.
 12. Berteaux D., Humphries M.M., Krebs C.J., Lima M., McAdam A.G., Pettorelli N., Reale D., Saitoh T., Tkadlec E., Weladji R.B., Stenseth N.C. 2006. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. // Climate Research 32. P. 151-158.

13. Bierman S.M., Fairbairn J.P., Petty S.J., Elston D.A., Tidhar D., Lambin X. 2006. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.). // *The American Naturalist*. V. 167. N 4. P. 583-590.
14. Brian J. Wilsey, Erkki Haukioja, Julia Koricheva and Matti Sulkinoja. 1998. Leaf Fluctuating Asymmetry Increases with Hybridization and Elevation in Tree-Line Birches. // *Ecology*. V. 79. № 6. P. 2092-2099.
15. Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phenetic approach. 1997. V.M.Zakharov, A.V.Yablokov (eds). *Acta Theriologica*, Suppl. 4. 92 p.
16. Hanski I., Henttonen H. 1996. Predation on Competing Rodent Species: A Simple Explanation of Complex Patterns. // *The Journal of Animal Ecology*. V. 65. N 2. P. 220-232.
17. Ims R.A., Fuglei E. 2005. Trophic Interaction Cycles in Tundra Ecosystems and the Impact of Climate Change. // *BioScience*. V. 55. N 4. P. 311-322.
18. Ims R.A., Henden J-A., Killengreen S.T. 2008. Collapsing population cycles. // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 23. N 2. P. 79-86.
19. José A. Hódar. 2002. Leaf fluctuating asymmetry of Holm oak in response to drought under contrasting climatic conditions. // *Journal of Arid Environments*. V. 52. Iss. 2. P. 233-243.
20. Mertens S.K., Yearsley J.M., van den Bosch F., and Gilligan C.A. 2006. Transient population dynamics in periodic matrix models: methodology and effects of cyclic permutations. // *Ecology*. V. 87. N 9. P. 2338-2348.
21. Sheftel B.I. 1989. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia. // *Annales-Zoologici-Fennici*. V. 26. N 4. P. 357-369.
22. Siegel M.I., Doyle W.J. 1975. Stress and fluctuating limb asymmetry in various species of rodents. // *Growth*, 39. P. 363-369.
23. Snorre B. Hagen, Rolf A. Ims, Nigel G. Yoccoz and Ove Sørlibråten. 2008. Fluctuating asymmetry as an indicator of elevation stress and distribution limits in mountain birch (*Betula pubescens*). // *Plant Ecology*. V. 195. № 2. P. 157–163.
24. Zakharov V.M. 2003. Linking Developmental Stability and Environmental stress: A Whole Organism Approach. // In: *Developmental Instability. Causes and Consequences*. Ed. by: Michal Polak. New York. Oxford University Press. P. 402-414.
25. Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I. 1991. Developmental stability and population dynamics in the common shrew *Sorex araneus*. // *The American Naturalist*. V. 138. N 4. P. 797-810.

1.5. Список работ, опубликованных по теме

1. Бобылев С.Н., Захаров В.М. Экология и экономика: «зеленая» экономика и экосистемные услуги. Вестник Самарского государственного экономического университета. 2014. Спецвыпуск. С. 15-24.
2. Захаров В.М. Гомеостатические механизмы биологических систем: постановка проблемы. Онтогенез, 2014, том 45, № 3, с. 137.
3. Захаров В.М. Оценка состояния биоразнообразия и здоровье среды. Поволжский экологический журнал. 2014, № 1, с. 50-59
4. Захаров В.М., Розенберг Г.С. Экология и устойчивое развитие: региональный контекст. Поволжский экологический журнал. 2014, № 1, с. 3-4
5. Захаров В.М. Экология и экономика: современные приоритеты развития. Вестник Самарского государственного экономического университета. 2014. Спецвыпуск. С. 7-14.
6. Захаров В.М., Трофимов И.Е. Гомеостатические механизмы биологических систем: гомеостаз развития. Онтогенез, 2014, том 45, № 3, с. 138-150.
7. Захаров В.М. Эколога-биологические основы устойчивого развития. Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 5. с. 9-15
8. Трофимов И.Е. Оценка здоровья среды по показателям стабильности развития модельных видов (на примере жуков-мертвоедов). Поволжский экологический журнал. 2014, № 1, с. 60-66.
9. Шляхтин Г.В., Перевозникова Т.В., Дмитриев С.Г. Биологический мониторинг вокруг крупных техногенных объектов города Саратова. Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология, 2014, т. 14, выпуск 4.
10. Бобылев С.Н., Захаров В.М. Экология и экономика. «Зеленая» экономика. Человек и природа. М. Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы, 2015. 98 с. ISBN 978-5-904458-24-9
11. Бобылев С.Н., Захаров В.М. Экосистемные услуги. Человек и природа. М. Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы, 2015. 100 с. ISBN 978-5-904458-25-6
12. Захаров В.М., Бобылев С.Н. Устойчивое развитие. «Будущее, которого мы хотим». Человек и природа. М. Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы, 2015. 96 с. ISBN 978-5-904458-23-2
13. Захаров В.М., Трофимов И.Е. Экология сегодня. Экология как мировоззрение. Человек и природа. М. Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы, 2015. 102 с. ISBN 978-5-904458-22-5

14. Захаров В.М., Трофимов И.Е. Здоровье среды. Человек и природа. М. Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы, 2015. 96 с. ISBN 978-5-904458-26-3
15. Захаров В.М. Глава в учебнике МГИМО МИД России Устойчивое развитие: Новые вызовы. Глава 8. Устойчивое развитие и гражданское общество с. 207-219. Полное название учебника: Устойчивое развитие: Новые вызовы: Учебник для вузов / под. ред. В.И. Данилова-Данильяна, Н.А. Пискуловой. - М.: изд. "Аспект Пресс", 2015. 336 с. ISBN 978-5-7567-0788-5

Раздел 2. Анализ изменчивости онтогенетических каналов позвоночных животных.

2.1. Материалы и методы

2.1.1. Исследование генетической дифференциации и путей происхождения симпатрических форм арктического гольца рода *Salvelinus alpinus complex*, сибирского тайменя *Hucho taimen* и крупных африканских усачей *Barbus intermedius complex*

Исследования проводились на лососевых и карповых рыбах - преимущественно на видах, представленных комплексами симпатрических и аллопатрических форм, находящихся на разных стадиях морфологической и генетической дивергенции, широко распространенных и имеющих сложную филогеографическую структуру. При биологическом анализе определялись длина, масса, пол, стадия зрелости, плодовитость, диаметр зрелых ооцитов. Морфометрический анализ проаодили по модифицированной схеме Правдина (1966) и длины наибольшей жаберной тычинки. При статистической обработке морфологических данных использовали методы, описанные в работах Зайцева (1973), Животовского (1979), Сокала и Рольфа (Sokal, Rohlf, 1981); программы Excel, Statistica v. 7.0, SPSS v. 16.0, NTSYS v. 2.02. Анализ возраста и роста основан на данных определения возраста по отолитам. Расчет параметров уравнения Берталанфи проводили с использованием программы FISAT II v. 1.2.2. Анализ питания проведен по количественно-весовой методике (Методическое пособие..., 1974). Для определения степени перекрывания пищевых ниш рассчитывали индекс Хорна (Horn, 1966). Молекулярно-генетический анализ включал анализ изменчивости последовательностей мтДНК и изменчивости микросателлитных. Тотальную геномную ДНК выделяли из жировых плавников, мышц, крови стандартным методом фенол-хлороформной экстракции (Sambrook *et al.*, 1989). Последовательности выравнивали в программе Seqscape® v. 2.5 (Applied Biosystems). Филогенетические связи между гаплотипами определяли по филогенетическим деревьям, построенным в программе PAUP* v. 4b10 (Swofford, 1998). Оценивали гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие внутри групп (Nei, Tajima, 1981; Nei, 1987). При анализе микросателлитной ДНК амплифицировали восемь локусов (Taylor *et al.*, 2001; Slettan *et al.*, 1997), продукты амплификации разделяли электрофоретически (Small *et al.*, 1998). Показатели генетической изменчивости (Nei, 1987) рассчитывали в программах FSTAT v. 2.9.3.2 (Goudet, 2001) и HP-RARE v. 1.0 (Kalinowski, 2005). Оценки межпопуляционной дифференциации аллельных частот - F_{ST} (Weir, Cockerham, 1984) и R_{ST} (Slatkin, 1995) выполняли в программе GENEPOP v. 3.4 (Raymond, Rousset, 1995). Поток генов между симпатрическими формами оценивали по Beerli (2003) в программе MIGRATE, на основе частот уникальных аллелей (Slatkin, 1985, программа GENEPOP) и на основе оценок F_{ST} (Wright, 1931). С помощью программы MSA v. 4.05 (Dieringer, Schlotterer, 2003) рассчитывали хорд-расстояния D_{CE} (Cavalli-Sforza, Edwards,

1967; Takezaki, Nei, 1996) между популяциями и формами, на их основании строили NJ деревья в программе PHYLIP v. 3.6 (Felsenstein, 2004). Устойчивость топологии проверяли с помощью бутстрэп анализа (2000 псевдореплик). Для графического представления генетической сегрегации симпатрических форм в программе Genetix v. 4.0 (Belkhir *et al.* 2002) проводили факторный анализ матриц мультилокусных генотипов. Распределение генетического разнообразия при анализе мтДНК и микросателлитной ДНК исследовали с помощью AMOVA в программе Arlequin v. 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005). Оплодотворение икры проводили сухим методом; проводили ее инкубацию и подращивание молоди. Температурный режим озер контролировали с помощью термодатчиков, выставляемых на разные глубины на срок не менее года.

2.1.2. Оценка роли гетерохроний в микро- и макроэволюционных преобразованиях лучеперых рыб (*Actinopterygii*; *Osteichthyes*; *Chordata*)

В ходе выполнения проекта применялся широкий спектр методов современных методов и средств, используемых современной эволюционной биологией развития (EvoDevo). Потомство было получено в лабораторных условиях с помощью различных методик, применяемых в аквакультуре, в том числе при помощи гормональной стимуляции производителей. Также для каждого вида подбирались условия выращивания, обеспечивающие наиболее высокие темпы развития, но не вызывающие при этом серьезных нарушений развития.

Онтогенетические серии для каждого вида были собраны в результате периодического фотографирования и фиксации предличинок, личинок и молоди.

Для оценки сроков, темпов, а также последовательности онтогенетических событий в ходе развития отдельных скелетных структур, комплексов и скелета в целом у исследуемых видов, зафиксированный в формалине материал подвергался дифференциальной окраске скелетных элементов. В большинстве случаев применялась модифицированная методика бескислотного двойного окрашивания с последующим просветлением препаратов. Описание развития пигментного рисунка производилось с применением сравнительно-морфологических и гистологических методов.

Для определения природы наблюдаемой изменчивости скелетных признаков были применены методы генетического анализа, поставлена серия скрещиваний и проведена оценка частот распределения различных состояний признаков в потомстве. Проведены оценки коэффициентов наследуемости. Сравнение последовательностей онтогенетических событий производилось с применением широкого спектра статистических приемов.

Для сравнительно-морфологического анализа формы отдельных скелетных структур и комплексов применялись методы геометрической морфометрии. Для каждого вида рыб разработана уникальная система реперных точек (landmarks), позволяющая наиболее полно и точно выявить различия формы сравниваемых скелетных структур. Дальнейшая обработка получаемых данных проводилась с использованием нескольких программных пакетов (tpsDig, tpsRelw, tpsUtil, MorphoJ Statistica), что позволило провести адекватное сравнение формы различных групп объектов, визуализировать полученные результаты, провести статистическую обработку. Определение уровня тиреоидных гормонов производилось методами иммуноферментного анализа (ИФА). Принимая во внимание, что в настоящий момент не существует хорошо отработанной методики оценки уровня гормона методами ИФА для холоднокровных животных, нашему коллективу пришлось брать за основу методику определения уровня тиреоидного гормона в плазме крови человека и самостоятельно модифицировать ее под поставленные в настоящем проекте задачи.

2.1.3. Ретроспективная оценка постнатального онтогенеза наземных позвоночных на основании анализа регистрирующих структур

Исследования за отчетный период проводили на трех группах позвоночных, рептилиях, амфибиях и млекопитающих. Материалом служили кости скелета и зубы. Работы проводились совместно с сотрудниками Зоологического ин-та РАН, Ин-та проблем экологии и эволюции РАН, Ин-та биологических проблем криолитозоны СО РАН, и, Карлова Университета в Праге.

Для выявления годовых и внутрigoдовых слоев в костях амфибий и рептилий и в резцах грызунов кости и зубы декальцинировали, получали поперечные и продольные срезы на замораживающем микротоме, окрашивали их гематоксилином Эрлиха и исследовали под микроскопом при разных увеличениях.

Для анализа скульптуры наружной поверхности резцов их очищали от остатков мягких тканей, исследовали под бинокуляром, меняя угол падающего света до полного выявления скульптуры поверхности, фотографировали цифровым аппаратом в отраженном свете на линейке с ценой деления 0.5 мм и измеряли необходимые элементы в программе Photoshop CS2.

2.2. Результаты и обсуждение

2.2.1. Исследование генетической дифференциации и путей происхождения симпатрических форм арктического гольца рода *Salvelinus alpinus complex*, сибирского тайменя *Hucho taimen* и крупных африканских усачей *Barbus intermedius complex*

Арктический голец *Salvelinus alpinus complex*

Проведено сравнительное изучение (морфология, размерно-возрастная структура, рост, питание, изменчивость микросателлитных локусов) симпатрических и парапатрических форм арктического гольца из озер Большое и Малое Леприндо (Alekseyev et al., 2013) и Камканда (Адексеев и др., 2014) (Забайкалье), показана высокая морфологическая, экологическая и генетическая дифференциация.

Завершены многолетние исследования генетической дифференциации и путей происхождения симпатрических форм арктического гольца Забайкалья (Gordeeva et al., 2015). В ходе этих исследований изучена изменчивость 8 микросателлитных локусов гольцов из 14 озер, в 10 из которых обитают симпатрические формы, продемонстрировано их симпатрическое (или парапатрическое) происхождение в этих озерах (Рисунок 1).

В разных озерах симпатрические формы имеют в разной степени сегрегированные генофонды ($F_{ST} = 0.030-0.497$, $R_{ST} = 0.011-0.440$) и ограниченный обмен генами. Степень репродуктивной изоляции между симпатрическими формами коррелирована со степенью их морфологических различий и с биотопическим разнообразием озер.

На основании анализа изменчивости аллозимных локусов, мтДНК и гена RAG1 изучены происхождение и филогенетические связи гольцов из оз. Черечень (бассейн Колымы) (Osinov et al., 2016). Эти гольца морфологически сходны с другими популяциями гольцов из бассейна верхней Колымы (Гудков и др., 2003), но имеют гаплотип мтДНК мальмы (*Salvelinus malma malma*), а не гольца Таранца (*S. alpinus taranetzi*) (Alekseyev et al., 2009). Анализ ядерных маркеров подтверждает их принадлежность к гольцам арктической группы, присутствие же в их геноме мтДНК мальмы – результат интрогрессивной гибридизации с *S. m. malma*. Результаты подтверждают вторичный контакт разных представителей комплекса *S. alpinus-S. malma* в бассейне Колымы.

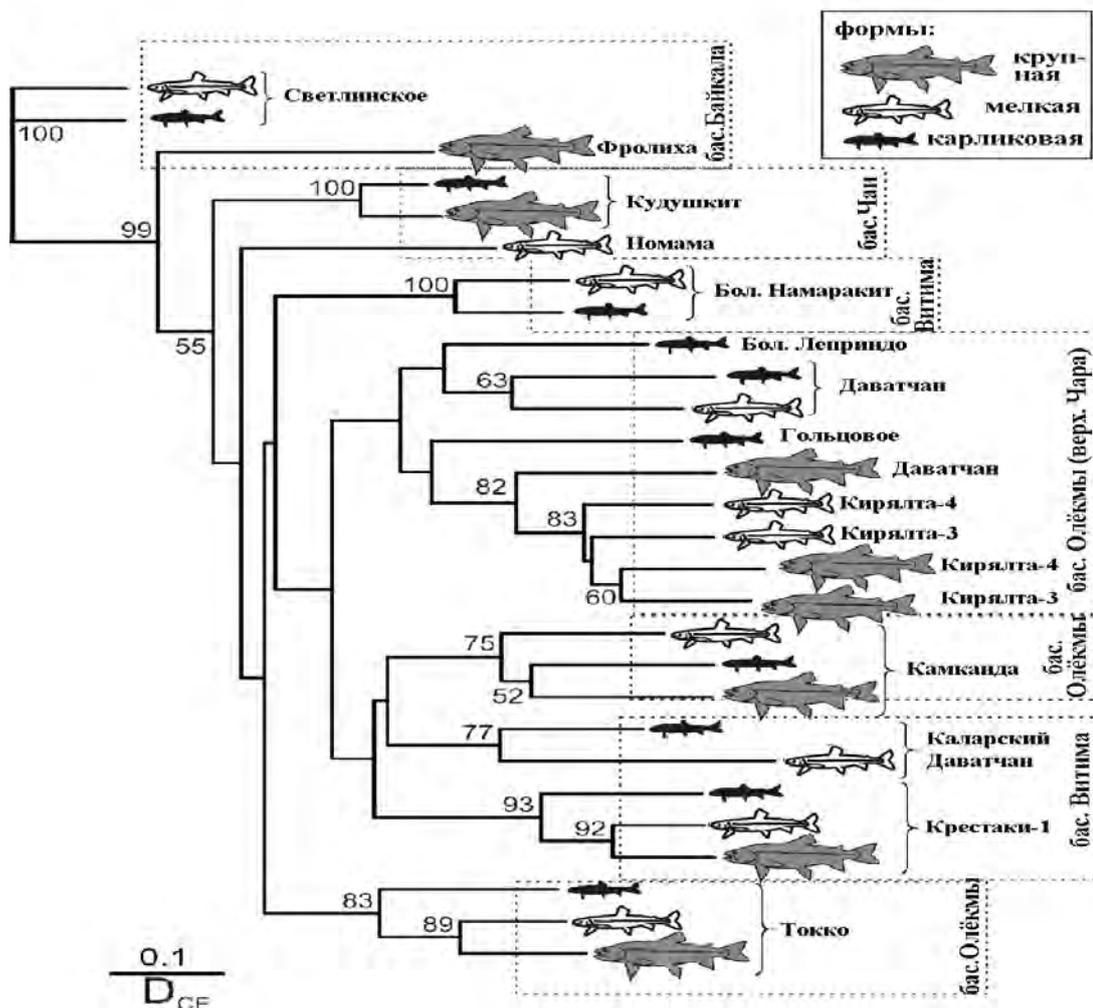


Рисунок 1. Бескорневое консенсусное дерево популяций арктических гольцов, построенное методом NJ по величинам хорд-дистанций (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967). Вдоль ветвей указаны индексы бутстрэпа (в процентах, >50%, 2000 псевдореplik).

Проанализировано соотношение стабильных изотопов углерода ^{13}C и азота ^{15}N в мышцах и гены класса II главного комплекса гистосовместимости у симпатрических форм арктического гольца из североамериканского оз. Гэндер (Канада) и двух озер северного Забайкалья – Кирялта-3 и Кирялта-4 (Conejeiros et al., 2014). Между симпатрическими формами обнаружены значительные различия в изотопном составе, свидетельствующие об их трофических различиях; продемонстрированы их генетические различия, указывающие на то, что они представляют разные в значительной степени изолированные популяции.

Изучены механизмы формирования репродуктивной изоляции форм арктического гольца в озерах Забайкалья за счет их расхождения по срокам и местам нереста в ходе внутриозерной дивергенции. Установлены сроки нереста мелкой формы в оз. Кирялта-4 (ноябрь-декабрь) и симпатрических форм в оз. Камканда (карликовая форма - сентябрь, мелкая – ноябрь-декабрь,

сроки нереста не перекрываются). В ряде озер обнаружены отклонения от типичных для этого вида осенних сроков нереста: в озерах Токко, Даватчан, Большое Леприндо у карликовой формы отмечен летний, а в оз. Малое Леприндо, впервые в России – зимне-весенний нерест. В этих озерах летне- или зимне/весенне-нерестующие карликовые (в трех последних – глубоководные) формы гольца симпатричны с более крупными литоральными осенне-нерестующими формами и, вероятно, были вытеснены ими в профундальную зону в результате конкуренции за биотопы. Такое биотопическое расхождение стимулировало расхождение по срокам нереста и формирование репродуктивной изоляции между формами. В системе соединяющихся друг с другом озер Большое и Малое Леприндо обнаружена уникальная комбинация симпатрических и парапатрических форм с летним, осенним и зимне-весенним пиками нереста (Alekseyev et al., 2015)

Проведены работы по сравнительному изучению особенностей раннего онтогенеза арктических гольцов Забайкалья с разной репродуктивной стратегией. Проведено искусственное оплодотворение икры, инкубация икры и подращивание молоди карликовых летне-нерестующих форм арктического гольца из озер Бол. Леприндо и Токко; карликовой формы (раннеосенний нерест) и мелкой формы (позднеосенний нерест) из озера Камканда. Помимо этого, проведено искусственное скрещивание гольцов карликовой формы из первых двух озер.

Сибирский таймень *Hucho taimen*

Впервые проведено сравнение митохондриальной ДНК (CR, ATP6, NADH1) сибирского тайменя из популяций по всему ареалу вида, а также дунайского тайменя *Hucho hucho* (Maric et al., 2014). В частности, выяснялся вопрос видовой принадлежности таймений Урала (популяции бассейна Волги (Камы)). Показано, что они генетически близки не к европейскому *H. hucho*, а к сибирскому *H. taimen* и проникли в басс. Волги из бассейна Оби в позднем плейстоцене. Подтверждено наличие выделенных нами ранее двух филогеографических групп сибирского тайменя – восточной (бассейны Амура и Лены) и западной (бассейны Енисея и Хатанги).

Крупные африканские усачи *Barbus intermedius complex*

Во всех водоемах, где обитают африканские усачи, наряду с морфотипами, специализированными в отношении питания, неизменно присутствуют «нормальные» особи без признаков специализации. Такие особи, рассматриваемые в качестве генерализованной формы, составляют самую многочисленную морфу в полиморфных популяциях и единственную морфу в популяциях мономорфных. Сравнительный анализ изменчивости генерализованной формы и специализированных морфотипов по признакам черепа показал, что выборки «генерализованных»

особей из разных водоемов различаются между собой не меньше, а в некоторых случаях больше, чем различаются между собой выборки специализированных морфотипов, принадлежащих одному или разным пучкам форм. Анализ корреляций делит рассматриваемые признаки на две плеяды. Анализ изменчивости реперных выборок комплекса *Barbus intermedius* показывает, что диверсификация известных морфотипов идет по обеим. Ранее по 13 признакам были исследованы черепа усачей из озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия), используя метод онтогенетических каналов, строя зависимость оценок первой главной компоненты от базальной длины черепа. Полученные данные позволили предполагать наличие в каждом из исследованных озер особей, чьи индивидуальные онтогенетические траектории в пространстве рассмотренных признаков лежат в разобщенных онтогенетических каналах, хотя разобщение каналов значительно меньше, чем наблюдаемое между генерализованной и некоторыми специализированными формами усачей из оз. Тана. Учитывая, что в оз. Аваса отмечено существование двух форм усачей, различающихся по характеру питания, можно предполагать, что в одном из каналов располагаются индивидуальные онтогенетические траектории особей, которые по достижении определенного размера переходят на питание рыбой, а в другом – индивидуальные онтогенетические траектории эврифагов. Данных по питанию усачей в оз. Лангано нет, но, вероятно, и в этом водоеме разделение форм связано с дивергенцией по составу пищи. В 2016г подобное разделение онтогенетических каналов обнаружено в выборках усачей из каньона Голубого Нила и из р. Ангереб (бассейн Нила, возникающего после слияния Белого Нила и Голубого Нила). При рассмотрении причин возникновения четко различимых по внешнему виду морфотипов усачей, образующих так называемые «флоки в оз. Тана и реках Генале, Дидесса и Годжеб, достаточно обоснованной представляется гипотеза, согласно которой дивергенция происходила на основе разделения пищевых ресурсов. Мы предполагаем, что в ряде рек и озер Африки усачи, имеющие различны пищевые спектры, различаются по пропорциям черепа. Эти различия меньше, чем наблюдаемые между генерализованной и специализированными формами (морфотипами), слагающими флоки, но могут увеличиваться под действием отбора, способствующего все большему развитию у специализированной формы признаков, отличающих ее от генерализованной формы. Увеличение морфологических различий может приводить ко все большей пищевой специализации. Судя по нашим данным, разделение онтогенетических каналов усачей из оз. Аваса происходит до того, как у части особей рыба становится основным компонентом пищи. Следовательно, не переход на питание рыбой является непосредственной причиной морфологических изменений рыбадных особей, а морфологические особенности молодых особей определяют состав их пищи в дальнейшем. Тот факт, что происходящее в онтогенезе расхождение по пропорциям черепа у усачей не сопряжено с возникновением различий по внешнему виду, подобных существующим между морфотипами, слагающими флоки в оз. Тана

и в реках Генале, Дидесса, Гибе и Годжеб, свидетельствует, что в процессе формирования флора сперва происходит расхождение по пропорциям черепа, а уже затем – по внешнему виду. Вопрос, представляют ли симпатрические формы различающиеся по пропорциям черепа разные популяции или морфы одной популяции, остаётся открытым, поскольку сведений о нересте усачей этих форм нет и неизвестно, имеет ли место ассортативное скрещивание форм. Можно предполагать, что изначально различия в пропорциях черепа существуют внутри панмиктической популяции генерализованной формы, а затем происходит дивергенция под действием дизруптивного отбора, сопровождающаяся возрастанием ассортативности скрещивания в соответствии с моделью симпатрического видообразования (Kondrashov, Mina, 1986).

2.2.2. Оценка роли гетерохроний в микро- и макроэволюционных преобразованиях лучеперых рыб (*Actinopterygii*; *Osteichthyes*; *Chordata*)

Лучеперые рыбы (*Actinopterygii*; *Osteichthyes*; *Chordata*) являются самым разнообразным таксоном среди современных позвоночных животных. В настоящий момент выделяют около 30 000 видов лучеперых рыб, образующих более 500 семейств. Лучеперые рыбы демонстрируют огромное разнообразие форм, различающихся своей морфологией, экологией и биологией. В ходе настоящего исследования были получены экспериментальные свидетельства того, что одним из важнейших механизмов эволюционных преобразований лучеперых рыб являются гетерохронии – изменения темпов и сроков онтогенеза. Результаты были достигнуты с использованием широкого спектра методов современной эволюционной биологии развития. Было проведено описание различных аспектов нормального развития представителей разных групп лучеперых рыб (*Actinopterygii*; *Osteichthyes*; *Chordata*): хрящевых ганоидов (*Chondrostei*) – *Acipenser ruthenus*, *A. baerii*, *A. stellatus* (*Acipenseriformes*), *Polypterus senegalus* (*Polypteriformes*); костистых рыб (*Teleostei*) – *Danio rerio*, *Labeobarbus megastoma*, *L. intermedius*, *L. brevicephalus*, *L. crassibarbis*, *L. platydorsus*, *Luciobarbus sclateri*, *Barbus ciscaucasicus*, *B. humilis*, *B. tittea*, *Puntius tetrazona* (*Cypriniformes*), *Andinoacara rivulatus*, *Amatitlania nigrophasciata* (*Perciformes*) и *Clarias gariepinus* (*Siluriformes*). Для верификации гипотезы о ведущей роли изменений сроков и темпов онтогенеза в формировании морфологического разнообразия лучеперых рыб была поставлена серия экспериментов, в которых гетерохронии вызывались путем искусственного изменения на разных стадиях онтогенеза исследуемых объектов уровня тиреоидных гормонов, важнейших регуляторов хода онтогенеза низших позвоночных. В результате была продемонстрирована ключевая роль гетерохроний в стремительной морфологической диверсификации, сопровождающей адаптивную радиацию, нескольких видов крупных Африканских усачей р. *Labeobarbus* (*Cyprinidae*; *Teleostei*),

входящих в состав пучка видов оз. Тана (Эфиопия). Показана роль гетерохроний в формировании разнообразия пигментного рисунка Американских цихлид. Продемонстрировано, что число гетерохронных изменений зависит от филогенетической дистанции между таксонами, т.е. наименьшее число различий демонстрируют близкородственные виды, по мере снижения уровня родства число различий в сроках и темпах онтогенетических событий возрастает. Показана роль гетерохроний в формировании разнообразия различных скелетных структур и их комплексов лучеперых рыб, в том числе в формировании морфо-функциональных новшеств отдельных групп, таких как Веберов аппарат и каудальный комплекс. Таким образом, экспериментальные данные, полученные в ходе проекта, являются свидетельством важной роли гетерохроний в микро- и макроэволюционных преобразованиях лучеперых рыб.

2.2.3. Ретроспективная оценка постнатального онтогенеза наземных позвоночных на основании анализа регистрирующих структур

У пресмыкающихся и земноводных в качестве регистрирующей структуры традиционно используют костную ткань (Смирин, 1974; Castanet, 1978). В герпетологии до сих пор остается нерешенным вопрос о связи размеров тела и продолжительности жизни у ящериц, при этом особый интерес вызывают ящерицы с наиболее короткой продолжительностью жизни (Shine, Charnov, 1992; Karsten et al., 2008). Исследование регистрирующих структур выборки самой мелкой агамовой ящерицы *Phrynocephalus interscapularis*, считавшейся не переживавшей более 1 зимы, позволило оценить рост и продолжительность жизни этой пустынной ящерицы и показало, что значительная доля особей переживает 3 зимы. При этом самые крупные экземпляры оказались не самыми старыми (Рисунок 2). Эти результаты заставили пересмотреть представления о зависимости продолжительности жизни от размеров тела у рептилий. Проведенный анализ имеющихся в литературе данных (с критической оценкой способов получения этих данных) позволил прийти к заключению, что четкой зависимости нет: среди долгоживущих рептилий есть мелкие виды и есть крупные среди короткоживущих. Кроме того, полученные данные по продолжительности жизни, скорости роста и интенсивности размножения исследованных рептилий не соответствуют традиционной трактовке r-стратегии, гласящей, что чем мельче животные и меньше продолжительность их жизни, тем больше потомства они оставляют.

Были исследованы регистрирующие структуры пedomорфной тропической жабы *Barbourula busuangensis* в связи с новым рассмотрением эволюции бесхвостых амфибий.

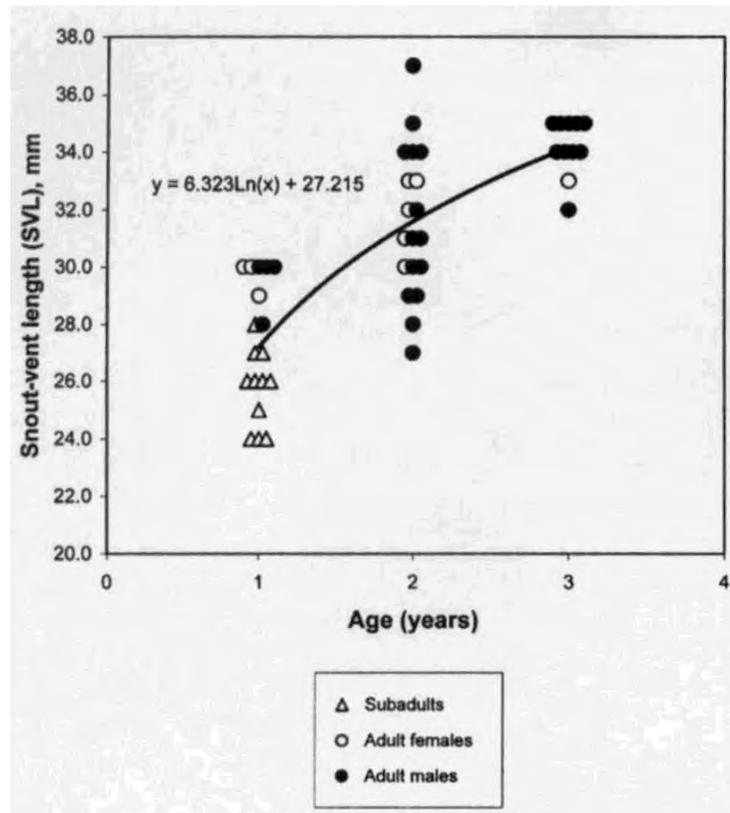


Рисунок 2. Соотношение длины тела и возраста у *Phrynocephalus interscapularis* (полузрелые – треугольник, взрослые самки – светлый кружок, взрослые самцы – темный кружок)

У грызунов на наружной поверхности нижних резцов имеются валики - приросты (Rinaldi, 1995, 1999; Goodwin et al., 2005; Goodwin, Rysckman, 2006), суточная природа которых была ранее доказана (Клевезаль, Лобков, 2008). Сходные приросты были видны на поверхности резцов всех исследованных грызунов. Они, очевидно, образуются вследствие суточного ритма роста резцов, который уже давно был выявлен при исследовании роста резцов крыс в эксперименте (Michaeli, Weinreb, 1968) и было показано, что активная роль в регуляции этого ритма принадлежит супрахиазмальному ядру головного мозга (Ohtsuka_Isoya et al., 2001). У перезимовавших особей кроме суточных приростов обнаружен особый участок нарушения характера приростов и границы эмали, соответствующих периоду зимней спячки - «зона спячки» (Rinaldi, 1999; Goodwin et al., 2005; Goodwin, Rysckman, 2006). За отчетный период исследовали суточные приросты и "зону спячки" в резцах серого сурка (*Marmota baibacina centralis*), камчатского черношапочного сурка (*M. camtschatica camtschatica*), якутского черношапочного сурка (*M. camtschatica bungei*), двух видов сусликов *Spermophilus parryi* и *Spermophilus undulatus*, и хомячков *Allocricetulus curtatus* и *A. evermanni*. Выворкак серого сурка была взята из природы. Черношапочный сурок, суслики и хомячки зимовали в условиях эксперимента, приближенным к естественным, и им были имплантированы датчики, фиксирующие температуру тела. Выявлены внутривидовые,

межпопуляционные и межвидовые различия в степени выраженности как суточных приростов, так и “зоны спячки” (записи зимнего периода жизни особи) на поверхности резцов.. У якутского сурка суточные приросты были видны не хуже, чем у камчатского, хотя его резцы росли в период полярного дня. Следовательно, суточный ритм роста резца сохранялся при отсутствии суточной смены освещенности. При этом, контрастность и регулярность суточных приростов у экспериментальных особей была существенно хуже, чем у конспецифичных особей из природных популяций того же региона. У сусликов спячка, зарегистрированная кривой температуры тела, отразилась на характере роста резцов и привела к образованию “зоны спячки” на их поверхности. Число узких приростов в “зоне спячки” примерно соответствовало числу эпизодов гипо- и эутермии в течение спячки. По-видимому резцы растут в течение всей спячки, включая период глубокой спячки, и ритм их роста соответствует ритму изменений температуры тела. “Зона спячки” в резце образуется потому, что в период спячки при отсутствии стачивания резца рост его не прекращается, но резко замедляется, при этом активность клеток, продуцирующих эмаль, и клеток, продуцирующих дентин, меняется не синхронно. Сравнение характера зоны спячки на резцах у молодых и взрослых особей природных популяций серого сурка и сравнение записи спячки термодатчиком и зоны спячки на резцах у якутского черношапочного сурка привело к выводу, что энергетическая стоимость спячки влияет на качество ее записи в резцах. У хомячков, у которых спячка не регулярная и понижения температуры тела не столь глубоки, как у сурков и сусликов, типичной зоны спячки на резцах не образуется, а периодические более глубокие и длительные понижения температуры регистрируются на поверхности резца в виде приростов, более узких и контрастных, чем обычные суточные приросты. Полученные данные показывают, что резцы регистрируют характер спячки особи и это дает возможность исследовать межвидовые и внутривидовые особенности протекания зимней спячки у грызунов на музейном и палеонтологическом материале.

2.3. Заключение

Сравнительный анализ популяционных систем у лососевых и карповых рыб показал, что не существует единственного сценария фенотипической диверсификации. В частности, таковым не является предлагаемый концепцией географического видообразования. Микроволуция рыб происходит в результате как аллопатрической, так и симпатрической дивергенции, причем в ряде случаев при отсутствии полной репродуктивной изоляции дивергирующих популяций. Возникновение фенетических и генетических различий может предшествовать возникновению репродуктивной изоляции, механизмы которой бывают различны (временная и пространственная сегрегация в период размножения, различия паттернов брачного поведения).

Дан обзор современного состояния исследований регистрирующих структур при изучении экологии амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.

2.4. Ссылки

1. Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Вокин А.И., Юрьев А.Л. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье // Вопр. ихтиологии. 2014. Т. 54. №. С. 387-412.
2. Гудков П.К., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. Морфо-экологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* некоторых озер Охотско-Колымского региона // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 5. С. 639-646.
3. Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 60. № 4. С. 578-562.
4. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. 1973. М.: Наука. 256 с.
5. Клевезаль Г.А., Лобков В.А. Суточные приросты и “зона спячки” на поверхности резцов сусликов рода *Spermophilus* // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 12. С. 495–503.
6. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
7. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. 1966. М.: Пищ. пром-сть. 324 с.
8. Смирин Э.М. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоол. журн. 1974. Т. 53. № 1. С. 111-117.
9. Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V., Reist J.D., Power M., Kirillov A.F., Samusenok V.P., Matveev A.N. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. 2009a. V.75. P. 368–392.
10. Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P., Matveev A.N., Andreev R.S., Yur'ev A.L., Smirina E.M. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // J. Ichthyology. 2013. V. 53. V. 10. P. 792-803.
11. Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P., Matveev A.N., Gordeeva N.V., Andreev R.S., Yur'ev A.L., Khlystov V.S., Pomazkin V.K. Summer and winter/spring spawning of Arctic charr

- in Transbaikalia: implications for speciation // 8th International Charr Symposium, June 14th-18th 2015, Tromso, Book of Abstracts, 2015. P. 4.
12. Beerli P. MIGRATE — a maximum likelihood program to estimate gene flow using the coalescent, Tallahassee/Seattle. 2003.
 13. Belkhir K., Borsa P., Chikhi L. Raufaste N., Bonhomme F. (1996-2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Université de Montpellier II, Montpellier (France). 2002.
 14. Castanet, J. 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards. Acta Zool. (Stockh.) 59: 35-48.
 15. Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Amer. J. Hum. Genet. 1967. V. 19. P. 233-257.
 16. Conejeiros P., Phan A., Power M., O'Connell M., Alekseyev S., Salinas I., Dixon B. Differentiation of sympatric Arctic charr morphotypes using major histocompatibility class II genes. // Trans. Amer. Fish. Soc. 2014. V. 143. P. 586–594.
 17. Dieringer D., Schlotterer C. Microsatellite Analyzer (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets // Mol. Ecol. Notes. 2003. V. 3. P. 167–169.
 18. Excoffier L., Laval L.G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0 : An integrated software package for population genetic data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online 1. 2005. P. 47-50.
 19. Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. V. 39. P. 783-791.
 20. Goodwin H.T., Michener G.R., Gonzalez D., Rinaldi C.E. 2005. Hibernation is recorded in lower incisors of recent and fossil ground squirrels (*Spermophilus*) // J. Mammalogy. V. 86. № 2. P. 323–332.
 21. Goodwin H.T., Ryckman E.M. 2006. Lower incisors of prairie dogs (*Cynomys*) as biorecorders of hibernation and season of death // J. Mammalogy. V. 87. № 5. P. 1002-1012.
 22. Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. Parallel evolutionary divergence in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2015. V. 72. P. 96-115.
 23. Goudet J. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Version 2.9.3.2. 2001. <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>.

24. Horn H.S., 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies // *Amer. Natur.* V. 100. P. 419-424.
25. Kalinowski S.T., 2005. hp-rare 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness // *Molecular Ecology Notes.* V 5. P. 187–189.
26. Karsten, K.B., Andriamandimbiarisoa, L.N., Fox, S.F., Raxworthy, C.J. (2008): A unique life history among tetrapods: an annual chameleon living mostly as an egg. *PNAS* 105 : 8980-8984
27. Kondrashov A.S., Mina M.V. Sympatric speciation: when is it possible? // *Biol. J. Linn. Soc.* 1986. V. 27. P. 201-223.
28. Marić S., Alekseyev S., Snoj S., Askeyev O., Askeyev I., Weiss S. First mtDNA sequencing of Volga and Ob basin taimen: European populations stem from a late Pleistocene expansion of *H. taimen* out of western Siberia and are not intermediate to *H. hucho* // *J. Fish Biol.* 2014. V. 85. № 2. P. 530–539.
29. Michaeli, Y.; Weinreb, M.M.; and Zajicek, G. (1974): Role of attrition and occlusal contact in the physiology of the rat incisor. VIII: Tooth length and occlusal plane as regulating factors of eruption and attrition rates. *J Dent Res* 53: 1215-1218.
30. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small sample of individuals // *Genetics* – 1978. T. 89. № 3. P. 583–590.
31. Nei M., Tajima F. DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases // *Genetics.* 1981. V. 105. P. 207-217.
32. Ohtsuka-Isoya M., Hayashi H., Shinoda H., 2001. Effect of suprachiasmatic nucleus lesion on circadian dentin in crement in rats // *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology.* V. 280. P. R1364–R1370.
33. Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S., Sergeev A.A., Oficerov M.V., Kirillov A.F. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen’ (middle Kolyma River basin): controversial genetic data// *Polar Biology.* 2016. DOI 10.1007/s00300-016-2000-4. Published online 14.07.2016
34. Raymond M., Rousset F. GENEPOP (3.4): population genetics software for exact tests and ecumenicism // *J. Heredity.* 1995. V. 86. P. 248-249.
35. Rinaldi C. 1995. A new technique for assessing the incremental growth of rodent incisors // *Proc. 10th International Symposium on Dental Morphology* (R.J. Radlanski, H. Renz, eds). Berlin: «M» Marketing-Services. P. 190-194.

36. Rinaldi C. 1999. A record of hibernation in the incisor teeth of recent and fossil marmots (*Marmota flaviventris*) // Proc.11th International Symposium on Dental Morphology (J. Mayhall, ed.). Oulu, Finland: Oulu University Press. P. 112–119.
37. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T., 1989. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press. 1626 p.
38. Shine, R., Charnov, E.L.: Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. Am Nat. 1992
39. Slatkin M., Rare alleles as indicators of gene flow // Evolution. 1985. V. 39. P. 53-65.
40. Slatkin, M. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies // Genetics. V. 139. P. 457–462. 1995.
41. Slettan A., Olsaker I., Oystein L. Segregation studies and linkage analysis of Atlantic salmon microsatellites using haploid genetics // Heredity. 1997. V. 78. P. 620-627.
42. Small M.P., Beacham T.D., Withler R.E., Nelson R.J. Discriminating coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) populations within the Fraser River, British Columbia, using microsatellite DNA markers // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 141-155.
43. Sokal R.R., Rohlf F.J., Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Second edition. W.H. Freeman and co. San Francisco. 1981. 859 p.
44. Swofford D.L. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods). Sunderland, MA: Sinauer Associates. 1998.
45. Takezaki N., Nei M. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA // Genetics. V. 144. P. 389-399.
46. Taylor E.B., Redenbach Z., Costello A.B., Pollard S.M., Pacas C.J. Nested analysis of genetic diversity of northwestern North American charr, Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. V. 58. P. 406-420
47. Weir B.S., Cockerham C.C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure // Evolution. 1984. V. 38. P. 117-125.
48. Wright S. Evolution in Mendelian populations. Genetics. 1931. V. 16. P. 97-159.

2.5. Список работ, опубликованных по теме

1. Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Вокин А.И., Юрьев А.Л. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes,

- Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье // Вопр. ихтиол. 2014. Т. 54. № 4. С. 387-412.
2. Капитанова Д.В., Шкиль Ф.Н. Влияние изменений уровня тиреоидных гормонов на онтогенез Веберова аппарата карповых рыб (Cyprinidae; Teleostei) // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 6. С. 380-391
 3. Клевезаль Г.А., Феоктистова Н.Ю., Щепоткин Д.В., Суров А.В. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus*. (в печати: Зоол. Журн., 2015, том 94, № 2)
 4. Клевезаль Г.А., Ануфриев А.И. О росте резцов сусликов (род *Spermophilus*) в период зимней спячки // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 4. С. 481–489.
 5. Клевезаль Г.А., Ануфриев А.И. Изменчивость приростов и “зоны спячки” на поверхности резцов сурков (род *Marmota*) // Зоологический журнал. 2013а. Т. 92. № 11. С. 1333–1348.
 6. Клевезаль Г.А., Смирин Э.М. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 8. С. 872-896.
 7. Клевезаль Г.А., Феоктистова Н.Ю., Щепоткин Д.В., Суров А.В. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 2. С. 259–272.
 8. Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius sensu Vanister* (Cyprinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия). Вопросы ихтиологии. 2016. Т. 56, № 4, с. 403-409
 9. Мина М.В. Требования к модельному объекту в микроэволюционных исследованиях // Журнал общей биологии. 2015. Т. 76. № 4. С. 260–265.
 10. Мина М.В. Эволюционные аспекты рыбохозяйственных исследований // Труды ВНИРО. 2015. Т. 156. С. 104-111.
 11. Мина М.В., Держинский К.Ф., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. Фенетическое разнообразие крупных усачей *Barbus intermedius complex sensu Vanister* из прибрежной зоны Бахардарского залива (озеро Тана, Эфиопия). Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53: 627–644.
 12. Праздников Д.В., Шкиль Ф.Н. Влияние гипертиреозидизма на развитие личиночных меланофоров *Labeobarbus (=Barbus) intermedius* (Cyprinidae) // Вопросы ихтиологии. 2016. Т. 56. № 2. С. 240-244.
 13. Самусенок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Пронин Н.М. Арктический голец *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды

- животных. - 3 изд., перераб. и доп. Улан-Удэ: Изд-во Бурятск. научн. центра СО РАН, 2013. С. 113.
14. Шкиль Ф.Н., Борисов В.Б., Капитанова Д.В., Антипов А.Н., Смирнов С.В. Барбусы озера Тана: онтогенез, гормоны, эволюция // Материалы II международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции». С. 229-231.
 15. Шкиль Ф.Н., Лазебный О.Е., Капитанова Д.В., Белай Абдисса, Борисов В.Б., Смирнов С.В. Онтогенетические механизмы взрывной морфологической дивергенции пучка видов крупных африканских усачей р. *Labeobarbus* (Cyprinidae; Teleostei) оз. Тана, Эфиопия // Онтогенез. 2015. Т. 46. №5. С. 346-359.
 16. Шкиль Ф.Н., Смирнов С.В. Гетерохронии в эволюции низших позвоночных: гипотезы и эксперименты // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. Гео-биологические системы в прошлом, (в печати).
 17. Alekseyev S.S., Gordeeva N. V., Samusenok V. P., Matveev A. N. , Andreev R. S, Yur'ev A.L., Smirina E.M. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // J. Ichthyology. 2013. V. 53:792-803
 18. Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P., Matveev A.N., Gordeeva N.V., Andreev R.S., Yur'ev A.L., Khlystov V.S., Pomazkin V.K. Summer and winter/spring spawning of Arctic charr in Transbaikalia: implications for speciation // 8th International Charr Symposium, June 14th-18th 2015, Tromso, Book of Abstracts, 2015. P. 4.
 19. Borisov V., Shkil F. Developmental basis of morphological diversity in the large African barbs from the Lake Tana (Ethiopia) species flock // Abstract book of Euro Evo Devo (22-25 July 2014, Vienna, Austria). 2014. P. 289-290
 20. Conejeros P., Phan A., Power M., O'Connell M., Alekseyev S., Salinas I., Dixon B. Differentiation of sympatric Arctic charr morphotypes using major histocompatibility class II genes. // Trans. Amer. Fish. Soc. 2014. V. 143. P. 586–594.
 21. Glubokovskiy M.K., Alekseyev S.S. Charr studies across countries, continents and decades: aspects of ecology, evolution, genetics and management // J. Ichthyology. 2013. V. 53. №. 10. P. 779–780.
 22. Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. Parallel evolutionary divergence in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity between sympatric forms// // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2015. V. 72. P. 96-115. Опубликовано в Интернете 11.09.2014: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/cjfas-2014-0014?journalCode=cjfas>

23. Kapitanova D., Shkil F. Heterochronies in teleost caudal fin evolution: Experimental evidence // Abstract book of Euro Evo Devo (22-25 July 2014, Vienna, Austria). 2014. P. 326-327.
24. Kapitanova D.V., Shkil F.N. Effects of thyroid hormone level alterations on the development of supraneural series in zebrafish, *Danio rerio* // Journ. Applied Ichthyology. 2014. V. 30. P. 821–824.
25. Knudsen R., A. Klemetsen, S. Alekseyev, C.E. Adams . M.I Power. The role of *Salvelinus* in contemporary studies of evolution, trophic ecology and anthropogenic change // *Hydrobiologia*. DOI 10.1007/s10750-016-2999-9. Published online 05.10.2016
26. Marić S., Alekseyev S., Snoj S., Askeyev O., Askeyev I., Weiss S. First mtDNA sequencing of Volga and Ob basin taimen: European populations stem from a late Pleistocene expansion of *H. taimen* out of western Siberia and are not intermediate to *H. hucho* // *J. Fish Biol.* 2014. V. 85. № 2. P. 530-539
27. Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S., Sergeev A.A., Oficerov M.V., Kirillov A.F. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen' (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // *Polar Biology*. 2016. PP. 1-10. DOI 10.1007/s00300-016-2000-4. Published online 14.07.2016
28. Roček Z., Baleeva N., Vazeille A., Bravin A., van Dijk E., Nemoz Ch., Prikryl T., Smirina E.M., Boistel R., Claessens L. Contribution to the head anatomy of the basal frog *barbourula busuangensis* and the evolution of the anura // *Russian Journal of Herpetology*. 2016. T. 23. № 3. C. 163-194.
29. Shkil F., Kapitanova D., Smirnov S. Effects of artificially induced heterochronies on serial skeletal elements of teleosts // Abstract book of Euro Evo Devo (22-25 July 2014, Vienna, Austria). 2014. P. 298.
30. Shkil F.N., Smirnov S.V. Experimental approach to the hypotheses of heterochronic evolution in lower vertebrates // *Paleontological journal*. 2015. V. 49. № 14. P. 1-11.
31. Shkil F.N., Stolero B., Sutton G.A., Belay Abdissa, Dmitriev S.G., Shahar R. Effects of thyroid hormone treatment on the mineral density and mechanical properties of African barb (*Labeobarbus intermedius*) skeleton // *Journ. Applied Ichthyology*. 2014. V. 30. P. 814-820.
32. Smirina E.M., Ananjeva B. To the problem of aging of small arid lizards. // Programme and abstracts XVIII European Congress of Herpetology, 7-12 September, Wloclaw, Poland. Eds. Borczyk B., Ogielska M. Kolenda K., Skawinski T. Wroclaw. 2015. P. 82.
33. Smirina, E., Ananjeva N. On the longevity, growth and reproductive characteristics of Lichtenstein's Toadhead Agama, *Phrynocephalus interscapularis* Lichtenstein, 1856 (Agamidae, Sauria). 2016. // *Amphibia-Reptilia* DOI:10.1163/15685381-00003080