

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

УДК 575.8.

№ ИНГЗ 0108-2015-0055

№ НИОКТР АААА-А16-116120810096-7

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



«27» декабря 2017 г.


ОТЧЕТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ  
АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ИЗМЕНЕНИЙ ГЕНОМА ПРИ ВИДООБРАЗОВАНИИ НА  
ПРИМЕРЕ РЯДА МОДЕЛЬНЫХ ОБЪЕКТОВ

Программы Президиума РАН I.29П «Биоразнообразие природных систем»

(заключительный отчет)

Руководитель темы, д.б.н., зав. лаб.

 27.12.17


А.М. Куликов

подпись, дата

Москва, 2017


## СПИСОК ИСПОЛНИТЕЛЕЙ

Руководитель, д-р биологических наук

  
27.12.17.  
подпись, дата


А.М. Куликов

Исполнители:  
Доктор биологических наук

  
27.12.17.


И.Ю. Баклушинская

Кандидат биол. наук

  
27.12.2017  
подпись, дата


О.В. Брандлер

Кандидат биол. наук

  
27.12.17  
подпись, дата

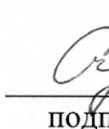
А.В. Блехман

Кандидат биол. наук

  
27.12.17  
подпись, дата


О.Е. Лазебный

Кандидат биол. наук

  
27.12.17  
подпись, дата


С.Ю. Сорокина

Младший научный сотрудник

  
27.12.17  
подпись, дата

С.Ю. Капустина

Младший научный сотрудник

  
27.12.17  
подпись, дата


Л.С. Зиневич

Ст. лаборант

  
27.12.17  
подпись, дата

Т.В. Иванова

Аспирант

  
27.12.17  
подпись, дата

Е.Г. Белкина

## СОДЕРЖАНИЕ

Реферат	4
Результаты	5
Раздел 1. Неравномерная скорость молекулярной эволюции	5
Раздел 2. Реконструкция изменчивости митохондриальных геномов по данным изменчивости ядерных псевдогенов митохондриального происхождения (NUMT-последовательностей)	7
Раздел 3. Генетическая дивергенция видов группы палеарктических «короткохвостых» сусликов (род <i>Spermophilus</i> )	8
Раздел 4. Генетическое разнообразие популяций степного орла в условиях быстрого сокращения численности вида	10
Раздел 5. Механизмы презиготической изоляции между близнецовыми видами	12
Заключение	15
Библиографический список основных публикаций по результатам работы	16

## Реферат

Отчет 18 с., 1 ч., 5 разделов, 21 источник (публикация).

Ключевые слова: «модельные» виды, кариотип, ядерные маркеры, митохондриальные маркеры, презиготические изоляционные барьеры, брачное поведение, дрозофилы группы *virilis*, степной орел *Aquilanipalensis*, гаплотип, псевдогены.

Цель проекта - определение значимости и причин несоответствия дифференциации ряда «модельных» видов и видовых группировок животных по кариотипическим особенностям, ядерным и митохондриальным молекулярно-генетическим маркерам, а также морфологическим и поведенческим признакам

Проведено сопоставление характера и темпов накопления молекулярно-генетической изменчивости консервативных и вариабельных, в том числе, регуляторных последовательностей генома на модели эволюционной изменчивости последовательности гена *Dras1* и его предпромоторного региона у видов дрозофил разной степени родства; оценка размаха изменчивости митохондриальных геномов предковой популяции по данным изменчивости ядерных псевдогенов митохондриального происхождения (NUMT-последовательностей) у *D.virilis*. Проведено определение уровня генетической дивергенции для близких видов группы палеарктических «короткохвостых» сусликов (род *Spermophilus*) на основе анализа изменчивости гена *cut b*; реконструкция филогенетических взаимоотношений рода *Spermophilus*. Проведен анализ генетической изменчивости и гаплотипического разнообразия D-петли митохондриального генома степного орла *Aquila nipalensis*.

Проведены исследования, направленные на определение характера накопления изменчивости, связанной с формированием презиготических изоляционных барьеров при видообразовании. В том числе: оценка вклада половых хромосом в наследование видоспецифических морфологических признаков у дрозофил группы *virilis*, оценка роли взаимодействий «генотип-среда» при наследовании видоспецифических признаков копулятивного аппарата дрозофил *D. virilis* и *D. lummei*, определение характерных фенотипов брачного поведения четырех видов-двойников дрозофил группы *virilis*, выявление роли акустического канала обмена информацией в общем паттерне брачного ритуала у видов-двойников группы *virilis*.

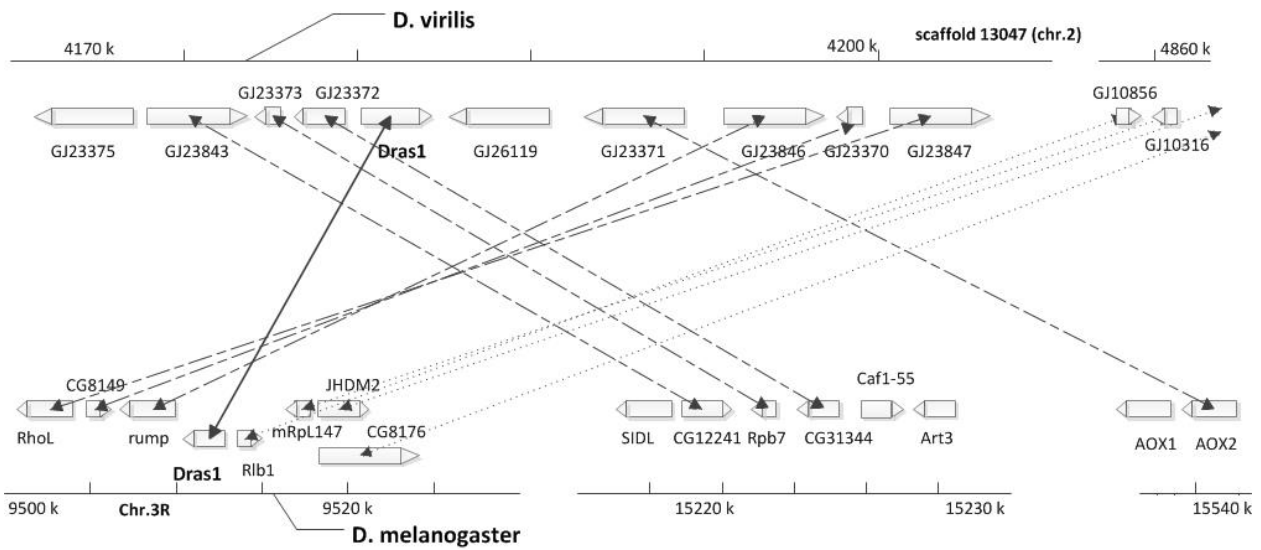
## Результаты

### Раздел 1. Неравномерная скорость молекулярной эволюции

Для консервативных кодирующих последовательностей характерно относительно равномерное накопление нейтральной изменчивости под действием очищающего отбора, темп которого может меняться под влиянием популяционных процессов. В отличие от кодирующих последовательностей, для регуляторных последовательностей показана возможность резкого изменения темпов молекулярной эволюции, вплоть до «мгновенных» эволюционных преобразований последовательности на протяжении всего нескольких поколений. Такие преобразования представляют собой полную замену значительных фрагментов последовательности, при быстром восстановлении функциональной активности гена. Анализ изменчивости регуляторной области гена *Dras1* и его ортологов у видов дрозофил разной степени родства из подродов *Drosophila* и *Sophophora* выявил неоднократную смену промотора, точки старта транскрипции и всей регуляторной области гена на разных ветвях филогенетического дерева дрозофил. Изменения структуры последовательности связано с инсерциями мобильных элементов и в ряде случаев – с сопровождающими их структурными перестройками хромосомы (рис. 1, 2). В природе такие аллели сохраняются исключительно в гетерозиготном состоянии и теряются вследствие генетико-автоматических процессов. Отмеченная смена промотора и регуляторной части должна сопровождаться восстановлением функциональной активности гена в течение ограниченного числа поколений.



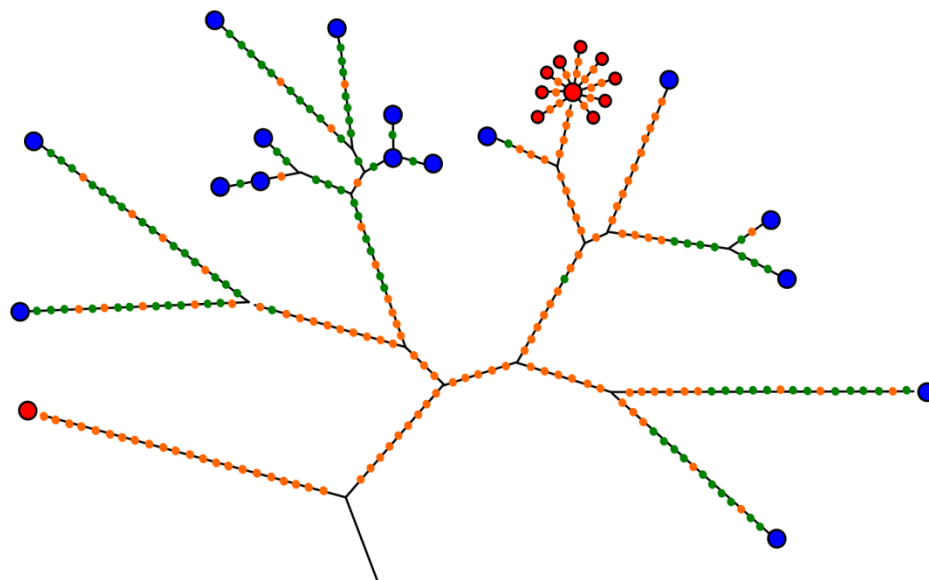
**Рисунок 1.** Схема структуры области промотора области межгенного спейсера, расположенного выше *Dras1* гена у видов группы *virilis*. Прямоугольные серые блоки – последовательность ДНК, прерывистые линии и разрывы между блоками – гэпы, цветными блоками отмечены фрагменты, проявляющие гомологию с последовательностями мобильных элементов.



**Рисунок 2.** Генетическое окружение локуса *Dras1* в геномах дрозофил группы *virilis* и группы *melanogaster*. На схеме стрелками показано замещение генетического окружения гена *Dras1* в геноме *D.virilis* относительно *D.melanogaster*. На шкалах указаны позиции локусов от начала хромосомы – для *D.melanogaster*, и от начала скаффолда – для *D. virilis*.

## Раздел 2. Реконструкция изменчивости митохондриальных геномов по данным изменчивости ядерных псевдогенов митохондриального происхождения (*NUMT*-последовательностей).

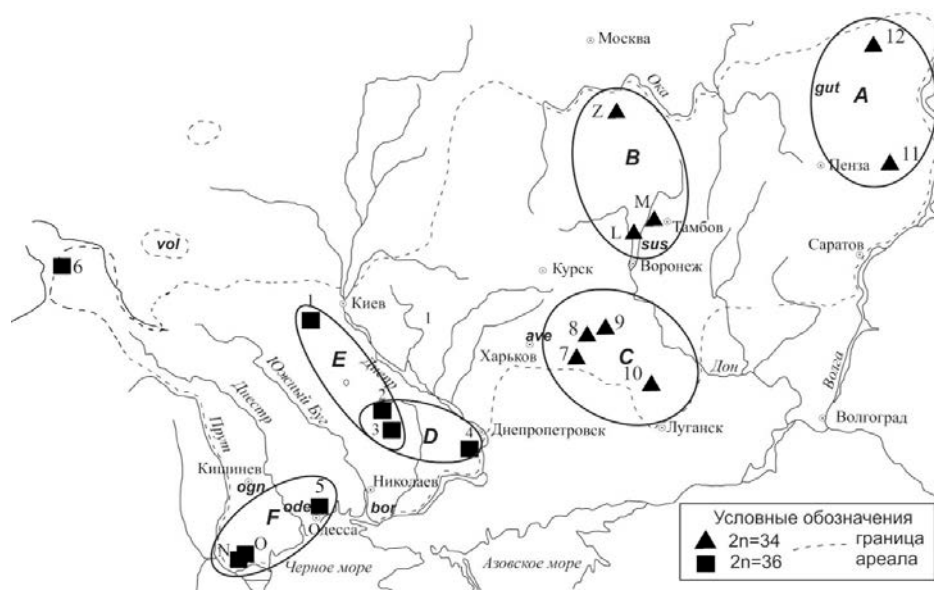
Современные синантропные популяции *D. virilis* имеют недавнее происхождение от небольшой ветви природной популяции и крайне низкий полиморфизм, в том числе и по мтДНК. В геноме данного вида выявлено 16 последовательностей, гомологичных фрагменту мт-гена *atp6*. Анализ *Numt*-последовательностей показал 7 независимых событий переноса мт-фрагментов в ядерный геном. На основе данного анализа были реконструированы мт-гаплотипы, давшие начало *Numt*-последовательностям. С помощью парсимониальной дендрограммы определили спектр мт-гаплотипов предковой популяции *D. virilis*, их возраст и возраст событий переноса фрагментов мтДНК в ядерный геном (рис.3). Самое раннее событие переноса произошло 720 тыс. л. назад. Дивергенция мт-гаплотипов началась около 1 млн. л. назад. Средняя величина значений попарных генетических расстояний архаичных мт-гаплотипов ( $p$ ) составляет 0,044. Результаты согласуются с данными анализа генетического разнообразия природных популяций других видов дрозофил группы *virilis*.



**Рисунок 3.** MP-сеть митохондриальных и *Numt atp6*-гаплотипов *D. virilis*. Длина фрагмента – 520 п.о., среднее значение генетических дистанций ( $p$ ) – 0,044; время дивергенции ( $t$ ) – 1 014 000 лет.

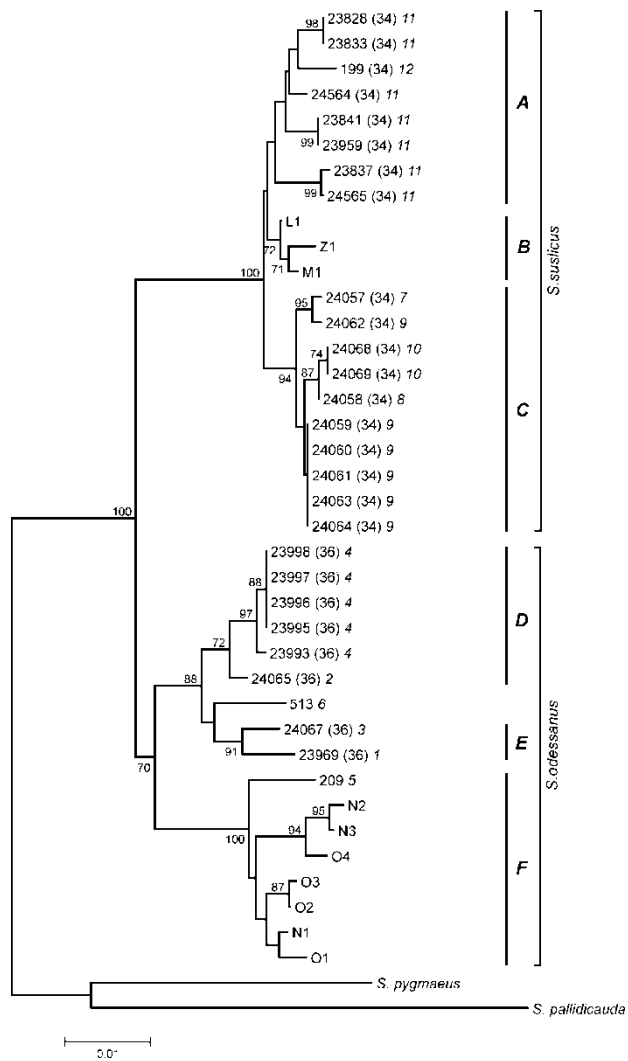
### Раздел 3. Генетическая дивергенция видов группы палеарктических «короткохвостых» сусликов (род *Spermophilus*)

Крапчатый суслик в настоящее время переживает период глубокой депрессии и внесен в Красную книгу МСОП и Украины как уязвимый вид. Недавнее разделение на два хромосомно дифференцированных вида, *Spermophilus suslicus* и *S. odessanus*, требует анализа состояния обеих групп. Изменчивость контрольного региона (*D-loop*) мтДНК 38 крапчатых сусликов из 18 локалитетов (рис. 4, 5), отражает разделение выборки на видовые группы, коррелирующее с кариотипическими различиями. *S. suslicus* образует три кластера, соответствующие подвидовому делению. У 36-хромосомных *S. odessanus* выделяется кластер, соответствующий *S. odessanus*, остальные суслики этой формы объединены в кластер с высоким уровнем изменчивости. По результатам анализа определены границы распространения трех подвидов *Spermophilus suslicus* и обнаружены две генетически дифференцированные формы *S. odessanus* в днепровско-бугском междуречье. Подтверждено существенное значение гидрогеографических барьеров в истории ареала крапчатых сусликов.



**Рисунок 4.** Точки отлова сусликов: *S. odessanus* (к западу от Днепра; обозначены квадратом), *S. suslicus* (s. str., к востоку от Днепра; обозначены треугольником). Типовые местонахождения подвидов обозначены тремя первыми буквами латинских названий таксонов.

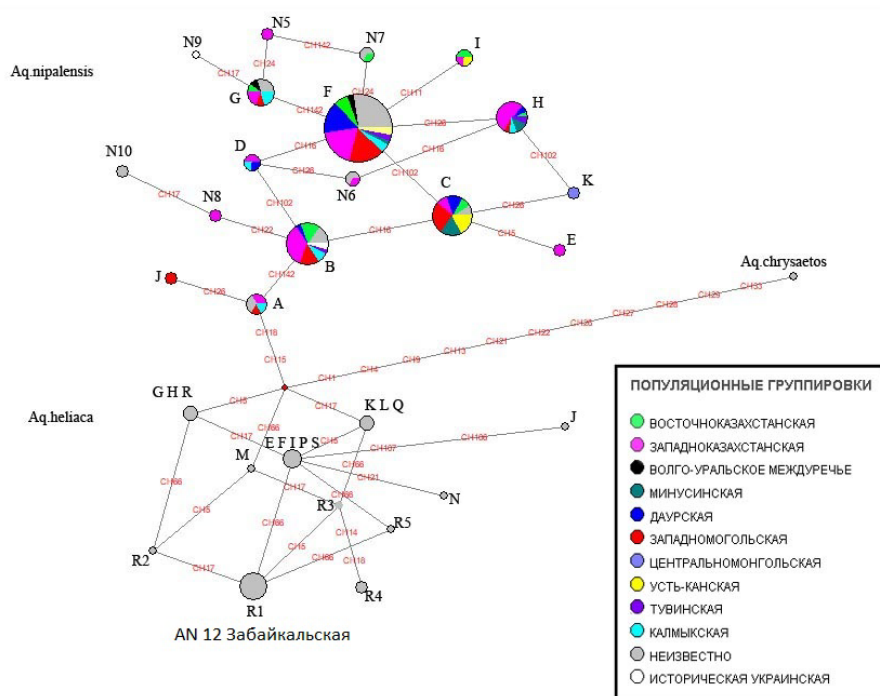




**Рисунок 5.** NJ-клатограмма изменчивости контрольного региона крапчатых сусликов. В скобках – диплоидное число хромосом, курсивом – номера локалитетов как на рис. 4. Цифрами у узлов обозначены индексы бутстрепа (1000 реплик), значения менее 70% не указаны.

#### Раздел 4. Генетическое разнообразие популяций степного орла в условиях быстрого сокращения численности вида.

Анализ генетической изменчивости и гаплотипического разнообразия D-петли митохондриального генома степного орла *Aquila nipalensis* проведен по образцам, собранным на значительной части современного ареала: от Калмыкии до Даурии, и музейным образцам вымерших западных популяций (украинской и северокавказской). Для сравнения была проанализирована изменчивость мт-генома восточных орлов-могильников *A. heliaca*, собранных в природе от Калмыкии до Алтае-Саянского региона. В отличие от других видов пернатых хищников, в том числе палеарктического представителя рода *Aquila* – беркута, у степного орла и восточного могильника не было обнаружено дифференцированных гаплогрупп, отражающих разделение ареала на западные и восточные группировки (рис.6), предположительно, в связи с изоляцией во время плейстоценового оледенения. Вероятно, наблюдаемое разнообразие обоих этих видов имеет монорефугиальное происхождение, что выделяет их среди прочих пернатых хищников, как и общая на всем ареале способность к дальней миграции. В то же время сравнительный анализ высоты гнездования и встречаемости гаплотипов у степного орла показал неслучайное распределение мажорных гаплотипов между птицами, гнездящимися в верхней трети общего перепада высот на площадке, и птицами, обитающими в равнинных местообитаниях (значение критерия  $\chi^2 < 0.05$ ). Можно предполагать, что особенности расселения степного орла приводят к временной генетической подразделенности особей различных местообитаний и к структурированности внутри популяции.

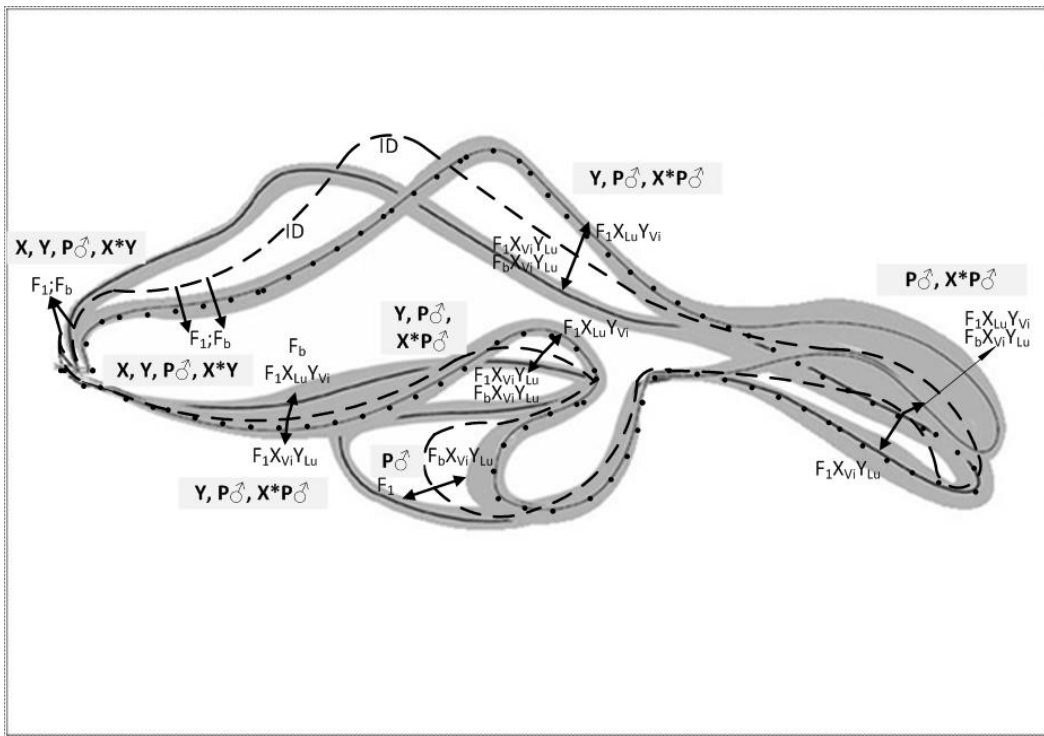


**Рисунок 6.** Медианная сеть, построенная на основе полученных результатов по полиморфному региону D-петли у *A. nipalensis* и *A. heliaca*.

## Раздел 5. Механизмы презиготической изоляции между близнецовыми видами.

Анализ влияния половых хромосом различной видовой принадлежности на доминирование признака «форма копулятивного аппарата» в межвидовых скрещиваниях *D.virilis* x *D.lummei* показал, что состав половых хромосом влияет на степень доминирования признаков. Замена обеих половых хромосом на хромосомы *D.virilis*, приводит к изменению статуса доминирования половины из всех проанализированных признаков у самцов, гетерозиготных по аутосомам. При этом доминирование фенотипа *D.virilis* под влиянием обеих половых хромосом *D.virilis* характерно для признаков формы дистальной части проекции эдеагуса. Наоборот, это же сочетание половых хромосом для признаков формы проксимальной части эдеагуса и параметров приводит к доминированию фенотипа *D.lummei*, по сравнению с фенотипом самцов, имеющих гетероспецифические половые хромосомы (рис.7). Показано согласованное однонаправленное действие обеих половых хромосом. Это предполагает, что влияние X- и Y-хромосом на признаки опосредовано в значительной степени их взаимодействием. По крайней мере, часть последовательностей X- и Y-хромосом *D.virilis* обладает выраженным супрессирующим эффектом на экспрессию целевых генов аутосом *D.virilis*.

Показано влияние температурных режимов развития на выраженность признаков формы копулятивного аппарата самцов дрозофил видов *D. virilis* и *D. lummei* и их гибридов. Признаки копулятивного аппарата, обладающие высокой видоспецифичностью и являющиеся «горячими точками» эволюционной дивергенции, проявляют значительную неаддитивную компоненту изменчивости под действием пониженной температуры развития. При этом наблюдается усиление доминирования фенотипа *D. virilis* только под действием эффектов аутосом и независимо от композиции половых хромосом. Напротив, признаки, зависящие от набора половых хромосом, в присутствии X-хромосомы *D. virilis* проявляют в большей степени доминирование фенотипа *D. lummei*, обусловленное супрессирующим эффектом X-хромосомы *D. virilis* на фенотип некоторых статусных видовых признаков.



**Рисунок 7.** Изменение морфометрических признаков формы фаллоса у межвидовых гибридов от скрещиваний *D. virilis* x *D. lummei*, относительно признаков родительских видов.

Сплошной линией отмечен контур копулятивного аппарата *D. virilis*, сплошной линией, маркированной точками – контур *D. lummei*, прерывистой линией – обобщенный контур межвидовых гибридов. Для родительских видов серым цветом выделена область 95%-й изменчивости признаков формы копулятивного аппарата. Стрелками от прерывистой линии обозначены изменения признака в направлении доминирования одного из родительских генотипов. В случае, если оба генотипа от первого поколения реципрокных скрещиваний, или оба генотипа от возвратных скрещиваний, проявляли сходное доминирование, приведено обозначение  $F_1$  или  $F_b$  соответственно. Значения промежуточного доминирования приведены только для эволюционно-контрастных признаков фактора  $\delta$  и одинаковы для всех генотипов. В рамках указаны половые хромосомы и эпигенетический фактор «генотип отца»  $P^\delta$ , оказывающие значимое влияние на изменение доминантности гетерозиготного генотипа на данном участке контура копулятивного аппарата.

Исследовано брачное поведение у трех видов-близнецов из группы *Drosophila virilis*: *D. virilis*, *D. lummei* и *D. littoralis*. Конспецифические пары *D. virilis* и *D. lummei* не демонстрировали различий по длительности элементов репродуктивного поведения и их латентных периодов. Сравнение поведения северной и южной рас *D. littoralis* выявило некоторые различия в структуре брачного ритуала, но не выявило препятствий для успешного спаривания особей северной и южной рас *D. littoralis*. Гетероспецифические пары во всех случаях показали

резкое снижение длительности всех основных элементов ухаживания, а также значимое снижение процента копуляций, особенно высокое в парах с *D. littoralis*. При этом самцы *D. lummei* и *D. virilis* теряли интерес к самкам *D. littoralis* сразу же после начала ощупывания; напротив, самцы *D. littoralis* демонстрировали полный ритуал ухаживания как за самками *D. lummei*, так и за самками *D. virilis*. Таким образом, подтверждается быстрое формирование презиготических изолирующих барьеров при симпатрическом видообразовании, и принципиальные различия в ключевых стимулах брачного ритуала у разных родственных видов.

Ритуал ухаживания у *Drosophila* включает в себя обмен несколькими сигналами с различными модальностями: химическими, визуальными, акустическими. Роль акустического сигнала самцов в поведении ухаживания изучалась у трех родственных видов *D. virilis*, *D. lummei* и *D. littoralis* методом видеотипирования. Были проведены три серии экспериментов: тесты с интактными самцами, с бескрылыми самцами и с самками без арист. Как правило, ощупывание и лизание были наиболее продолжительными элементами ухаживания у всех трех видов; эти элементы обычно происходили вместе, и вибрация крыльев обычно производилась на фоне ощупывания и лизания. Удаление крыльев у самцов или арист у самок привело к увеличению продолжительности почти всех элементов ухаживания (преследование, ощупывание, лизание, пение и кружение) и значительное снижение процента успешных копуляций у всех трех изученных видов. Однако удаление арист оказало большее влияние на структуру ухаживания, чем удаление крыльев. Следовательно, общая акустическая дезориентация самок, связанная с удалением арист, в том числе и невозможность «услышать» собственный ответ на ухаживание самца, оказывает преимущественное влияние на эффективность брачного ритуала.

**Заключение.** Накопление изменчивости нейтральных и консервативных кодирующих последовательностей находится под контролем очищающего отбора и генетико-автоматических процессов. Оценки такой изменчивости по представительной выборке таких генов может служить адекватной оценкой темпов эволюции и структуры филогенетических отношений между видами. Некодирующие последовательности, во многих случаях, не являются ортологами у видов, не имеющих близкого родства, и способны к быстрым эволюционным изменениям, возможно, в ходе формирования адаптаций и расхождения видов. Эволюционно-значимые признаки находятся под действием сильного направленного отбора, и можно предполагать, что изменения регуляторных последовательностей мастер-генов, находящихся под действием отбора, или случайным образом формирующих новые состояния признаков и новые адаптации, играют существенную роль в эволюционных изменениях.

Степень выполнения поставленных задач. Задачи выполнены полностью.

Перечень организаций-исполнителей. ИБР РАН

Общее количество научных сотрудников - исполнителей (всего и отдельно академиков РАН - 0, членов-корреспондентов РАН - 0, докторов наук - 1, кандидатов наук - 6, молодых ученых (до 29 лет включительно) -3: 2 аспиранта, 1 мнс.

## Библиографический список основных публикаций по результатам работы:

### Статьи в сборниках, журналах

1. Ermakov O.A., Simonov E.P., Surin V.L., Titov S.V., **Brandler O.V.**, Ivanova N.V., Borisenko A.V. Implications of hybridization, NUMTs, and overlooked diversity for DNA barcoding of Eurasian ground squirrels // PLoS One. 2015. V. 10(1). e0117201.
2. Капустина С.Ю., Брандлер О.В., Адъяа Я. Филогения рода *Spermophilus* и положение алашаньского суслика (*Spermophilus alashanicus* Büchner, 1888) на филогенетическом дереве палеарктических «короткохвостых» сусликов // Молекулярная биология. 2015. Т. 49, № 3. С. 442–448.
3. Брандлер О.В., Бирюк И.Ю., Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Кораблев В.П., Токарский В.А. Межвидовая и внутривидовая молекулярно-генетическая изменчивость и дифференциация у крапчатых сусликов *Spermophilus suslicus* и *S. odessanus* (Rodentia, Sciuridae, Marmotini) // Вестник Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина. Серия: биология. 2015. Вып. 24. С. 58-67.
4. Белкина Е.Г., Лазебный О.Е., Веденина В.Ю. Роль акустических сигналов в поведении ухаживания *Drosophila virilis* // Известия РАН, серия биологическая, №6, 2016, С. 645 – 650.
5. Карякин И.В., Зиневич Л.С., Щепетов Д.М., Сорокина С.Ю. Популяционная структура ареала степного орла и предварительные данные по генетическому разнообразию его популяций и статусу подвидов. - Пернатые хищники и их охрана. 2016. № 32. С. 67-88.
6. Барминцева А.Е., **Мюге Н.С.** Природный генетический полиморфизм и филогеография сибирского осетра *Acipenser baerii brandt*, 1869 // Генетика. 2017. Т. 53. № 3. С. 345-355. DOI: 10.7868/S001667581703002X. (РИНЦ). (Barmintseva A.E., Muge N.S. Natural genetic polymorphism and phylogeography of siberian sturgeon *Acipenser baerii brandt*, 1869 // Russian Journal of Genetics. 2017. Т. 53. № 3. С. 358-368. DOI: 10.1134/S1022795417030024).

### Индексируется в Wos.

7. Стахеев В.В., **Богданов А.С.**, Корниенко С.А., Макариков А.А., Фомина Е.С. // Мелкие млекопитающие Таманского полуострова // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2017. № 131. С. 700-708. DOI: 10.21515/1990-4665-131-059. (РИНЦ)

### Тезисы.

8. Belkina E., Lazebny O., Vedenina V. The importance of different courtship elements in mating behaviour of *Drosophila virilis* // In: Abstr. 26th European Drosophila Research Conference, Heidelberg, Germany, September 9th - 12th 2015. P. 234.



9. Брандлер О.В., Колесников В.В., Капустина С.Ю., Адъяа Я. Наземные белычьи (*Marmotini*, *Sciuridae*, *Rodentia*) Монголии: динамика ареалов и проблемы сохранения // Материалы Международной конференции «Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития». Т. 1. Улан-Батор (Монголия), 8-11 сентября 2015 г. - Улан-Батор, 2015, С. 296-300.
10. Белкина Е.Г., Лазебный О.Е., Веденина В.Ю. Структура брачного поведения у видов и рас в группе видов-близнецов *Drosophila virilis* // Материалы IV Всероссийской конференции молодых ученых с междунар. участием «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы», Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2016, С. 16 – 17.
11. Кравчук О.И., Белкина Е.Г., Михайлов В.С., Лазебный О.Е., Савицкий М.Ю. Изменение полового поведения самцов дрозофилы при делеции гена *qtc* с помощью нового метода направленного мутагенеза // Научные труды V съезда физиологов СНГ, V съезда биохимиков России, Конференции ADFLIM. – ACTA NATURAE / Спецвыпуск том 2, 2016 – С. 28-29.
12. Belkina E., Lazebny O., Vedenina V. Intra- and interspecific variability of the courtship behavior in three sibling species of the *Drosophila virilis* species group // Book of abstracts «2nd Finnish Molecular Ecology & Evolution Symposium», 2016, P.34.
13. Белкина Е.Г. Значение акустического канала обмена сигналами в репродуктивном поведении на примере *D. lummei*, *D.littoralis* // Тезисы постерных сообщений XVII Конференции-школы с международным участием «АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ», 2016, С. 10 – 11.
14. Зиневич Л.С., Щепетов Д.М., Сорокина С.Ю., Карякин И.В. 2016. Генетическое разнообразие популяций степного орла в условиях быстрого сокращения численности вида // Хищные птицы Северной Евразии. Проблемы и адаптации в современных условиях: материалы VII Международной конференции Рабочей группы по соколообразным и совам Северной Евразии. г. Сочи, 19-24 сентября 2016 г. - Ростов-на-Дону: изд-во Южного федерального университета. - С. 251-256.
15. Sorokina S.Y., Romanov D.A., Andrianov B.V. Nuclear sequences of mitochondrial origin (Numts) and genetic diversity of ancestral population of *Drosophila virilis* // Book of abstracts «2nd Finnish Molecular Ecology & Evolution Symposium», 2016, P.45.
16. Тухбатуллин А.Р., Брандлер О.В. Характеристики митохондриального генома большого суслика *Spermophilus major* в северной и центральной частях ареала // XVII Конференция-школа с международным участием. Актуальные проблемы биологии развития. 10 – 14 октября 2016 г. Технопарк «Генериум». С. 38-39.
17. Буханов С.В., Зиневич Л.С., Карякин И.В., Щепетов Д.М., Девятко Т.Н., Нижельская А.А., Сорокина С.Ю. Эволюция симпатрических видов рода *Aquila* с начала XX века:

исследование митохондриальной ДНК. Материалы III Международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» к 130-летию со дня рождения Н.И. Вавилова и 110-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея. Москва, 16-20 октября 2017 г. – Москва, Государственный Дарвиновский музей, офс. печать. С. 121-124

18. Куликов А.М., Чекунова А.И., Сорокина С.Ю. Эпизоды быстрого восстановления функциональной активности гена *Dras1* в эволюционной истории удаленных видов дрозофил. Сборник тезисов Всероссийской конференции «Дрозофила в генетике и медицине» (4-6 октября 2017 г.), Гатчина, 2017 - С.29.
19. E. Belkina, V. Vedenina, O. Lazebny The role of acoustic signals in courtship behavior of *Drosophila virilis* group species. Book of abstracts «The XVI Congress of the European Society for Evolutionary Biology», Groningen, The Netherlands, 20-25 August 2017.
20. Белкина Е.Г., Веденина В.Ю., Лазебный О.Е. Эволюция брачного поведения в группе видов-двойников *Drosophila virilis*. Материалы III Международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции», 16-20 октября 2017 г., г. Москва, С. 405 – 407.
21. Белкина Е.Г., Веденина В.Ю., Лазебный О.Е. Исследование роли акустических сигналов в поведении ухаживания *Drosophila virilis*. VI Всероссийская конференция по поведению животных. Материалы научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2017. С. 10.

Отчет по Программе Президиума РАН утвержден решением Ученого совета ИБР РАН «06»  
декабря 2017 г., протокол № 9