

Научная статья

УДК 575.858

DOI: 10.37102/0869-7698\_2022\_224\_04\_3

## Зоологические и генетические подходы в исследовании эволюционных процессов: школа Николая Николаевича Воронцова во Владивостоке

А.П. Крюков✉, М.В. Павленко

*Алексей Петрович Крюков*

доктор биологических наук, главный научный сотрудник

ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток,  
Россия

kryukov@biosoil.ru

<http://orcid.org/0000-0001-7010-7338>

*Марина Владимировна Павленко*

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток,  
Россия

mv\_pavlenko@mail.ru

<http://orcid.org/0000-0002-7772-7019>

**Аннотация.** Лаборатория эволюционной зоологии и генетики была основана профессором Н.Н. Воронцовым в 1971 г. С тех пор она прошла путь от кариологии и классической морфологии к филогеографии и молекулярной эволюции. Исследования направлены на познание механизмов и путей видообразования, дивергенции и гибридизации популяций. Объектами изучения служат млекопитающие и птицы – модельные группы, редкие и хозяйственно ценные виды. Применяются подходы и методы классической зоологии, цитогенетики, биохимической и молекулярной генетики. Изучается специфика краевых и островных популяций, гибридные зоны, инвазивные популяции. Яркими и значимыми событиями в истории лаборатории были и остаются экспедиции как неотъемлемая часть работы. В советский период они проходили по всей стране, а в более позднее время – по неисследованным районам востока России. Особое внимание уделяется Дальнему Востоку России, где обнаружена повышенная генетическая изменчивость популяций, поэтому регион можно трактовать как горячую точку видообразования.

Показано важное значение юга Дальнего Востока России как ключевой территории в поддержании генетического разнообразия наземной биоты Евразии. Дана оценка вклада международного сотрудничества лаборатории в исследование биоразнообразия востока Азии. Применяемые подходы позволили прояснить пути формирования видовых ареалов, обнаружить редкие способы хромосомных перестроек у полевков и новые механизмы рекомбинации между ядерным и митохондриальным геномом у птиц. Дан краткий обзор результатов работы лаборатории за последние 10 лет. Лаборатория следует традициям школы Н.Н. Воронцова, продолжает и развивает начатое им дело.

**Ключевые слова:** видообразование, микроэволюция, популяция, филогеография, кариотип, ДНК, млекопитающие, птицы

**Для цитирования:** Крюков А.П., Павленко М.В. Зоологические и генетические подходы в исследовании эволюционных процессов: школа Николая Николаевича Воронцова во Владивостоке // Вестн. ДВО РАН. 2022. № 4. С. 23–35. [http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698\\_2022\\_224\\_04\\_3](http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2022_224_04_3).

**Благодарности.** Авторы признательны д.б.н. Л.В. Фрисман, д.б.н. И.В. Картавцевой и к.б.н. И.Н. Шереметьевой за помощь в редактировании статьи.

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4).

Original article

# Zoological and genetic approaches for investigation of evolutionary processes: the school of Nikolay Nikolayevich Vorontsov in Vladivostok

A.P. Kryukov, M.V. Pavlenko

*Alexey P. Kryukov*

Doctor of Sciences in Biology, chief researcher

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok,  
Russia

[kryukov@biosoil.ru](mailto:kryukov@biosoil.ru)

<http://orcid.org/0000-0001-7010-7338>

*Marina V. Pavlenko*

Candidate of Sciences in Biology, senior researcher

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok,  
Russia

[mv\\_pavlenko@mail.ru](mailto:mv_pavlenko@mail.ru)

<http://orcid.org/0000-0002-7772-7019>

**Abstract.** Laboratory of evolutionary zoology and genetics was established by Professor Nikolay Vorontsov in 1971. Since then, the laboratory passed a way from karyology and classical morphology to phylogeography and molecular evolution. Studies are devoted to understanding mechanisms and ways of speciation, population divergence and hybridization. Model groups of mammals and birds, rare and commercially important species have been investigated. Approaches and methods of classical zoology, cytogenetics, biochemical and molecular genetics have been employing. The studies are focused on marginal and island isolates, hybrid zones and invasive populations. Field works are important and bright events of the laboratory life, being an essential component of the work. In the Soviet era, expeditions were arranged throughout total country, but now are limited by unexplored regions of the East Russia. The most attention is attracted to the Russian Far East, where we observed increased genetic diversity of populations, and thus this region may be treated as a speciation hotspot.

Importance of the south of the Russian Far East as a key territory for keeping the genetic diversity of Eurasian terrestrial biota is shown. International cooperation of the laboratory

with foreign researchers and its input to study biodiversity of the East Asia is evaluated. The approaches explored cleared up ways of a species range formation, revealed some rare ways of chromosomal rearrangements in voles and discovered new mechanisms of recombinations between nuclear and mitochondrial genomes in birds. Short review of the laboratory achievements during the last 10 years is presented. The staff follows traditions of the Nikolay Vorontsov scientific school, continues and enlarges the directions started by him.

**Keywords:** speciation, microevolution, population, phylogeography, karyotype, DNA, mammals, birds

**For citation:** Kryukov A.P., Pavlenko M.V. Zoological and genetic approaches for investigation of evolutionary processes: the school of Nikolay Nikolayevich Vorontsov in Vladivostok. *Vestnik of the FEB RAS*. 2022;(4):23-35. (In Russ.). [http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698\\_2022\\_224\\_04\\_3](http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2022_224_04_3).

**Acknowledgments.** We are grateful to L.V. Frisman, I.V. Kartavtseva and I.N. Sheremetyeva for their help in editing the paper.

**Funding.** The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 121031500274-4).

Лаборатория эволюционной зоологии и генетики была основана в Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР профессором Н.Н. Воронцовым в 1971 г. Во Владивосток вместе с ним переехали из Новосибирска опытные цитогенетики Е.А. Ляпунова и К.В. Коробицына, молодые Н.А. Малыгина, Е.Ю. Иваницкая и Е.И. Жолнеровская. К ним присоединились выпускники МГУ Т.С. Бекасова, В.В. Соколовский, Р.Я. Братчик, К.А. Киспоев, Г.И. Шенброт и Е.Г. Потапова, из НГУ А.А. и Л.К. Гинатулины, Л.В. Фрисман и А.П. Крюков, из ДВГУ И.В. Картавецца, Л.В. Якименко, В.П. Кораблев, М.В. Павленко, О.Н. Линецкая, В.Ю. Довгаль, К.М. Оганова, А.Ю. Данилова и И.Г. Прокопенко, из других университетов Л.Я. Боркин, Ю.М. Борисов, С.М. Вальдман, В.А. Бахарев и уже состоявшиеся исследователи Ю.Д. Чугунов, А.А. Шилейко, Е.М. Анбиндер, Э.В. Алексеева. Образовался коллектив увлеченных наукой и дальневосточной романтикой исследователей.

Именно в тот период формировалась школа Николая Николаевича Воронцова, в основе которой был заложен принцип комплексности исследований, что теперь называется «интегративной биологией». Будучи приверженцем и популяризатором синтетической теории эволюции, в которой центральное место занимает проблема вида и видообразования, Воронцов и сам внес вклад в ее развитие, разработав гипотезу хромосомного видообразования. Начав путь в науке как эволюционный морфолог, он ратовал за объединение традиционных, классических методов с новыми, бурно развивающимися с 60-х годов XX в. – кариосистематикой, популяционной генетикой, позже молекулярной генетикой. Основанная Воронцовым школа сравнительной кариосистематики млекопитающих объединила также классических зоологов, этологов, теоретиков популяционной и эволюционной биологии. Круг поднимаемых этой школой проблем и изучаемых объектов очень широк, как и география комплексных экспедиций и международных контактов. Ученики Воронцова и ученики его учеников работают в институтах Дальнего Востока, Сибири и Европейской части России.

Нужно напомнить, что с преобразованием Дальневосточного филиала СО АН СССР в ДВНЦ АН СССР наступил период роста и расцвета БПИ. Воронцов как

директор института пригласил крупных ученых, докторов наук Н.И. Калабухова, П.А. Лера, С.С. Харкевича, М.Н. Грамма, В.А. Красилова, В.Я. и И.М. Леванидовых для создания новых отделов и лабораторий. Все они возглавили здесь научные школы. Организованы зоологический музей и гербарий, библиотека, заработали советы по защите диссертаций, эволюционный и другие семинары, отстраивались и укреплялись заповедники «Кедровая Падь» и «Супутинский» (Уссурийский). Началась подготовка специалистов-генетиков в Дальневосточном университете.

Первое время было сопряжено с большими трудностями. Лаборатория эволюционной зоологии и генетики ютилась в небольшой комнате в здании теплицы, а для жилья молодежи не было даже постоянных койко-мест, и нас переселяли то в пионерский лагерь на Океанской, то на бухту Тихую, пока не сдали общежитие на Кирова, 62. Обживали только что сданный новый корпус БПИ, давший приют на одном из этажей и молодому еще Институту биологии моря (ИБМ) ДВО РАН, пока ему не построили красивый и удобный корпус на берегу Амурского залива. В здании, куда пришла лаборатория, еще не было ни мебели, ни оборудования и всего остального. Первые микроскопы привезли из Института цитологии и генетики Новосибирска, что позволило начать работу. Но уже в эти годы устраивались продолжительные дальние экспедиции для сбора зоологических коллекций и образцов для генетического анализа.

После вынужденного ухода Н.Н. Воронцова в 1974 г., в трудный период, лабораторию возглавила и сохранила К.В. Коробицына. Ее завидная энергия, упорство в достижении целей, научная эрудиция и уважение в научном сообществе, умение организовать работу и быть примером во всем, будь то самый рутинный и тяжелый труд в экспедициях или отточенный слог и строгость при написании статьи, сыграли существенную роль в поддержании школы Н.Н. Воронцова в БПИ и укреплении статуса лаборатории. В 1985 г. ее сменил А.А. Гинатулин, а с 1987 до 2018 г. руководил лабораторией А.П. Крюков. В настоящее время функции руководителя лаборатории выполняет И.Н. Шереметьева. Связь с Н.Н. Воронцовым и его поддержку мы ощущали до самой его кончины в 2000 г., а с его лабораторией в Москве сотрудничаем и сейчас.

Специфика проблематики лаборатории состоит в анализе изменчивости, связанной с процессами видообразования. Именно видообразование отвечает за появление и поддержание всего колоссального разнообразия жизни на Земле. Эти процессы обычно разворачиваются на больших пространствах, что требует их охвата и диктует необходимость посещения и обследования всего ареала вида, включая самые отдаленные и труднодоступные уголки. Ведь без сведений о фенотипах и генотипах изучаемого вида на всем протяжении ареала невозможно понять исторические закономерности их изменений. Все наши лабораторные эксперименты и анализы основываются на экспедиционных материалах. Сотрудники не только привозили шкурки и черепа позвоночных для зоологических коллекций, но и приготавливали прямо в поле кариологические препараты для анализа хромосом под микроскопом, собирали и замораживали образцы для проведения электрофоретического анализа белков и фиксировали ткани животных для последующего выделения и анализа ДНК. Из экспедиций доставляли также и живых животных, которых затем содержали в виварии, который был отдельным подразделением БПИ. С появлением молекулярно-генетических подходов стало возможно изучать эволюционные процессы более продуктивно, упростился характер сбора материала, позволивший применять неинвазивные методы. Кроме того, эти экспедиции

давали участникам неоценимую пищу для расширения мировоззрения, наблюдений за природой во всех ее проявлениях. Изучение в естественной среде обитания избранных животных не только дополняло сведения об объектах, но и позволяло ставить новые задачи, не возникавшие в лабораторных стенах.

Экспедиции всегда были важнейшей частью жизни лаборатории. В лучшие времена была возможность отправляться в самые отдаленные уголки СССР – от Кавказа, Средней Азии и Прибалтики до Чукотки, Командор и Курил. Некоторые экспедиции, как, например, в Казахстан и Среднюю Азию в 1973 г., длились по полгода. Размах и объем этих экспедиций лаборатории беспрецедентен и, к сожалению, теперь недостижим. Тем не менее, на протяжении последних 20 лет при поддержке грантов РФФИ и ДВО РАН нам удалось объездить и обследовать обширный регион востока России от Байкала до охотоморского побережья, территорию бассейна Амура от его истоков в Забайкалье и Монголии до низовьев, совершить ряд экспедиций на острова зал. Петра Великого и Сахалин, более детально обследовать Приморье и собрать значительный материал для исследования генетического разнообразия позвоночных.

Практически все сотрудники лаборатории участвовали в экспедициях. С особой теплотой мы помним и ценим Владимира Павловича Кораблёва (1952–2014), экспедиционная география которого едва ли не самая обширная из всех сотрудников: от Памира и Кавказа до Чукотки, Командор и Монголии, так же широк и список исследованных им объектов. Нечасто в жизни встречаются столь надежные товарищи: человек не самого крепкого здоровья, он был удивительно вынослив и отзывчив, и в полевых поездках с ним мы чувствовали себя под защитой.

Основными объектами изучения лаборатории являются млекопитающие, птицы и другие позвоночные животные. Одним из важных приложений эволюционно-генетических анализов служит построение филогений и усовершенствование систематики. Видовой список наземных позвоночных российского Дальнего Востока (РДВ) считается полным, но именно генетические исследования позволили в последние годы не только уточнить распространение многих животных, но и описать здесь новые виды. Так, на основании обнаруженных различий в хромосомных наборах и морфологии черепа был выделен новый для науки вид млекопитающих – полевка Громова *Microtus gromovi*, обитающая на Дальнем Востоке России. Значительные различия в митохондриальных геномах в пределах ареала сибирского углозуба позволили описать новый вид амфибий из Приморья – углозуб Шренка *Salamandrella schrenckii*. По генетическим и морфологическим признакам обнаружен новый для России вид роющих грызунов – цокор Арманда *Myospalax armandii*, ареал которого заходит из КНР [1]. Комплексом морфологических и генетических методов был обнаружен и исследован новый для территории РДВ инвазивный вид млекопитающих – восточноевропейская полевка *Microtus rossiaemeridionalis* [2, 3], потенциальный носитель новых инфекций. Использование генетических методов позволило не только детализировать ареалы, но обнаружить места симпатрического и симбиотического обитания для видов самого многовидового рода мелких млекопитающих *Alexandromys* [4]. Эти виды являются носителями различных штаммов хантавируса, в том числе опасных для человека. Поэтому полученные данные очень важны для мероприятий по предотвращению заболеваний людей в этих районах. Для редких и находящихся под угрозой исчезновения видов особенно важны проводимые генетические исследования, поскольку только они могут показать специфику и уникальность той

или иной популяции, ее уязвимость при антропогенных воздействиях и позволить разработать охранные мероприятия. Исследована популяционная генетика, филогения и систематика «краснокнижных» видов РДВ: амурский тигр, дальневосточный леопард, маньчжурский цокор, японская мопера, когтистый тритон, кожистая черепаха. Начаты комплексные исследования летучих мышей. Заложены основы банка генетических ресурсов позвоночных животных РДВ, включающего уникальную коллекцию фиксированных образцов тканей, ДНК и кариологических препаратов.

Важной вехой в истории лаборатории стало начало проектов с японскими учеными. До этого международное сотрудничество ограничивалось отдельными контактами и совместными публикациями. В 1989 г. по инициативе заведующего отделом эволюционной биологии БПИ проф. В.А. Красиловы был приглашен ряд японских ученых для первой рабочей встречи. Она прошла в Находке, так как Владивосток в то время имел статус закрытого города. Приехали крупный эволюционист проф. Сибатани и президент экологического о-ва Японии проф. Каванабе, молодые энтомологи. После ознакомительных докладов гостей и наших сотрудников была достигнута договоренность об установлении более тесного сотрудничества и заключении договоров. На следующий год во Владивосток по нашему приглашению приехал проф. Казуо Мориваки, президент генетического общества Японии. Он принял участие в работе организованного лабораторией Всесоюзного совещания «Эволюционные и генетические исследования млекопитающих». Мориваки был увлечен проблемой происхождения и эволюции домовых мышей – обычных спутников человека в его перемещениях по земному шару. Поскольку наша лаборатория давно занималась кариологией и популяционной генетикой мышей [5–7], мы договорились о совместном проекте. В течение многих последующих лет этот проект успешно продолжался. В те критические для нашей науки годы, когда даже скудная зарплата задерживалась, японская сторона за счет грантов К. Мориваки и Х. Сузуки предоставила нашей лаборатории первый в институте амплификатор, люминесцентный микроскоп, центрифуги, компьютеры Apple и другие приборы, реактивы и расходные материалы. Были профинансированы наши экспедиции за домовыми мышами, которых мы изучали кариологическими методами, белковым форе́зом и RAPD-анализом, а японские коллеги – другими молекулярно-генетическими методами. Наши сотрудники посещали лаборатории Японии для освоения методик. Проведены совместные симпозиумы в обеих странах. Появились совместные публикации [8]. Так наша лаборатория выходила на международную арену.

Совместными усилиями на основе применения комплекса генетических методов мы провели таксономическую ревизию надвида домовая мышь, выяснили центры видообразования и показали пути заселения почти всемирного ареала. Особенно интересные результаты получены по мышам Приморья, где нами обнаружена широкая зона гибридизации за счет смешения трех форм, пришедших по суше с запада и юга, а также морским путем [9]. Помимо исследования домовых мышей, начались проекты по хищным и насекомоядным млекопитающим, врановым птицам. Первый автор этой статьи работал 4 месяца в качестве приглашенного профессора в университете Хоккайдо, где освоил и провел секвенирование мтДНК ворон. В то время секвенаторы у нас были еще недоступны. Совместная с японскими коллегами публикация в журнале «Генетика» стала первой в России статьей по филогеографии птиц [10]. Всего в соавторстве с японскими генетиками

опубликовано более 50 статей. Совместные исследования позволили включить данные по генетической изменчивости позвоночных животных юга РДВ в мировую сеть научной информации и показать важную роль нашего региона в поддержании биологического разнообразия.

Помимо Японии, начались совместные проекты с Австрией и Китаем, поддержанные международными грантами РФФИ. Они включали совместные экспедиции в обеих странах, работу в музеях и лабораториях, обмен опытом и материалами. По договорам о сотрудничестве лаборатория взаимодействовала со следующими зарубежными научными организациями: Центром полевых исследований Университета Хоккайдо в Саппоро, Университетом Фукуяма, Институтом орнитологии Ямашины (Япония), Институтом зоологии Куньмина (КНР), Университетом г. Льеж (Бельгия), Университетом г. Порто (Португалия), Независимым университетом Барселоны (Испания). Продолжается сотрудничество с Национальным университетом Сеула, Национальным институтом биологических ресурсов (Республика Корея), Университетом Хоккайдо и Ракуно университетом (Япония), Музеем естественной истории Вены (Австрия), Университетом Уппсала (Швеция) и др. В этот же период, начиная с конца 1990-х годов значительную роль в поддержке работы лаборатории сыграли гранты Российского Фонда фундаментальных исследований и гранты по программам президиума РАН и ДВО РАН. Всего сотрудники лаборатории были руководителями 24 исследовательских, экспедиционных и молодежных грантов РФФИ. Активное сотрудничество поддерживается с исследователями из других научных учреждений, университетов и заповедников России – не только в масштабе Дальнего Востока, но и Сибири, и ведущими учреждениями РАН.

Лаборатория ищет пути к решению важных общебиологических проблем. Российский Дальний Восток служит ключевым регионом для их анализа. Здесь пролегают южные границы северных видов и северные границы южных, многие широкоареальные виды имеют периферические популяции и островные изоляты. На границах ареала вида и в изолятах часто происходят события, названные Э. Майром генетическими революциями и приводящие к видообразованию. В условиях малочисленных краевых популяций и особых, часто экстремальных, условий отбора и «дрейфа генов» здесь могут закрепляться редкие мутации, и даже частичная географическая изоляция таких популяций способствует появлению новых видов. Поэтому расположенные на краях видовых ареалов и изолированные на островах популяции привлекают наше особое внимание. Обобщенный анализ увеличения генетического разнообразия в периферических популяциях млекопитающих Дальнего Востока России позволил установить две основные причины феномена: наличие зон контакта двух или более филогенетических линий [11] и сохранение древних гаплотипов на краю ареала вида [12].

В последнее время определяющим направлением деятельности лаборатории стала филогеография. Обоснованное в 1980-х годах Дж. Эйвисом, это направление имеет глубокие корни в трудах отечественных ученых: Н.И. Вавилова, С.С. Четверикова, Н.В. Тимофеева-Ресовского, Н.Н. Воронцова и других. Филогеография занимается анализом распределения индивидуальных генных родословных на протяжении ареалов видов или групп близких видов с целью познания видообразования и динамики формирования ареалов. Она находится на стыке молекулярной и популяционной генетики, исторической биогеографии, систематики и теории эволюции. Методология молекулярной филогеографии отражает самый

передовой уровень мировой науки и позволяет не только описать картину генетического разнообразия на ареале, но и реконструировать пути происхождения исследуемых видов. Зная закономерности таких процессов, можно делать прогнозы дальнейшего развития сообществ. Широкоареальные виды, которыми так богата наша страна, особенно перспективны для познания глобальных процессов, влияющих на видообразование и отражаемых на картинах филогеографии. Для этих целей мы привлекаем материалы с обширных территорий, выходящих далеко за пределы Дальнего Востока. Основным инструментом современной молекулярной филогеографии стала митохондриальная ДНК, относительно быстро мутирующая, обычно обходящаяся без рекомбинаций и отбора. Поэтому мы отработали и адаптировали к нашим объектам методики выделения ДНК из тканей, PCR-реакций и секвенирования. Для постановки конкретных задач важно, чтобы эти современные подходы и методы ложились на классические знания о наиболее интересных и перспективных для исследования объектах: об их фенотипах, распространении, нерешенных таксономических вопросах.

В решении проблем филогеографии лаборатория оказалась в числе передовых в стране. Получены картины филогеографии для ряда широко распространенных млекопитающих и птиц: бурый медведь, соболь, барсук, кабан, белка, зайцы, домовая и полевая мыши, серые полевки, мюллеры, белозубки, врановые птицы, соловей-красношейка, глухарь, совы. На примере этих и ряда спорных для систематики групп – цокоров, хомячков и сусликов – впервые на основании исследования кариотипов, митохондриальной и ядерной ДНК предложены новые таксономические решения. Для ряда широкоареальных видов востока Азии сформулированы гипотезы о путях расселения и формирования ареалов в постледниковый период [13].

Выполненный цикл работ показал, что юг РДВ и Приморский край, в частности, являются зоной повышенного генетического разнообразия позвоночных животных. Опубликована сводка по результатам исследования генетической структуры широко распространенных видов позвоночных Палеарктики – рыб, амфибий, птиц и млекопитающих – с использованием маркеров митохондриальной ДНК и методологии молекулярной филогеографии. Для многих случаев продемонстрирована повышенная генетическая изменчивость этих популяций и глубокая генетическая дивергенция от западных частей видовых ареалов, что свидетельствует об их длительной изоляции в плейстоценовых рефугиумах с последующим распространением. Результаты этих исследований подтверждают важную роль регионов востока Азии как одного из центров видообразования и источника евразийского биоразнообразия [14].

Гибридные зоны служат природными лабораториями для изучения эволюционного процесса и привлекают все большее внимание. Проведена серия исследований в природных гибридных зонах птиц и млекопитающих. Для обширных гибридных зон подвидов домовой мыши показана несогласованность наследования ряда маркерных признаков. Прослежена нейтральная интрогрессия геномов сибирской косули в генофонд европейской. Для классического случая гибридизации – европейской и сибирской гибридных зон черной и серой ворон – впервые сопоставлены полные геномы 124 птиц из 10 популяций со всего ареала видового комплекса. Обнаружена закономерность распределения в популяциях единичных нуклеотидных замен и локализованы на хромосомах пики дифференциации. В каждой гибридной зоне выявлены специфические участки генома – включающие гены меланогенеза «островки видообразования» и поддерживаемые отбором,

который ограничивает потоки генов через гибридные зоны [15]. Эти результаты проясняют генетические основы начальных стадий видообразования. Впервые обнаружена молодая зона контакта двух близких видов сорок с ограниченной гибридизацией, происходящей в результате взаимной инвазии. Наличие возвратных скрещиваний доказано путем анализа однонуклеотидных замен (SNP). Продемонстрировано несовершенство и презиготических, и постзиготических видовых барьеров. Подведены итоги многолетнего исследования процессов гибридизации и микроэволюции у птиц семейства врановые Corvidae. Оценены эволюционная роль гибридных зон и влияние современных процессов расселения на картины филогеографии [16].

Кариология была основным методом генетических исследований в ранний период лаборатории, но остается действенным подходом и поныне. Строение, генный состав и функции хромосом во многом определяют ход эволюционных процессов. Изначально предполагались видоспецифичность хромосомных наборов и вред любых изменений, ведущих к генетической несовместимости при гибридизации видов. Однако кариологическая изменчивость оказалась обычным явлением и уже хорошо изучена [17]. Тем не менее впервые для млекопитающих Евразии удалось обнаружить феномен множественного хромосомного полиморфизма по тандемным и центромерным слияниям 11 пар хромосом у эндемика Дальнего Востока России эвронской полевки [18]. На основе многолетних исследований продемонстрирована роль хромосомных перестроек в видообразовании серых полевок Палеарктики. При использовании методов флуоресцентной гибридизации с пробам ДНК *in situ* (FISH) и окрашивания на структурный гетерохроматин (участки хромосом с плотной упаковкой ДНК) показана роль прицентромерного гетерохроматина в микро- и макроэволюционных преобразованиях кариотипов грызунов.

Видоспецифичный кариотип характеризуется постоянным диплоидным числом хромосом, и использование кариологии в систематике лесных мышей было начато под руководством Н.Н. Воронцова Т.С. Бекасовой. Она же совместно с К.В. Коробицыной и В.П. Кораблевым начала многолетние исследования феномена добавочных хромосом у восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae*. Позже выяснен их состав и закономерности распределения в популяциях. Исследование прицентромерных С-сегментов аутосом в кариотипе восточноазиатской мыши из различных регионов Забайкалья и Дальнего Востока позволило описать конкретные системы В-хромосом, сформулировать гипотезы об особенностях организации хромосом основного набора у мышей из различных регионов [19]. Впервые методами молекулярной цитогенетики выявлено появление добавочных хромосом в культуре клеток из популяций лесной мыши, не имеющих в норме этих структур. Предложена гипотеза о механизмах возникновения и последующей эволюции В-хромосом, что проясняет роль добавочных хромосом в кариотипе [20].

Другим традиционным методическим подходом был аллозимный анализ – анализ изменчивости белков как биохимических маркеров генов при помощи электрофореза. До широкого развития современных молекулярно-генетических методов этот подход был одним из основных в изучении генетической изменчивости. Целый ряд групп мелких млекопитающих исследован в лаборатории: все виды сусликов Палеарктики, лесные и серые полевки, лесные и полевые мыши, комплекс домовых мышей. Сопоставлена внутри- и межвидовая аллозимная

дифференциация девяти видов восточноазиатских полевков. Обнаружены две группы видов с минимальным уровнем межвидовой генетической дифференциации внутри групп, но с маркировкой каждого вида хромосомными перестройками. Очевидно, фиксация различных хромосомных преобразований была важным иницирующим фактором процесса межвидовой дифференциации в роде восточноазиатских полевков *Alexandromys*, что подтверждает высказанную Н.Н. Воронцовым концепцию хромосомного видообразования. Род подземных роющих грызунов *Myospalax* (цокоры) был изучен комплексом методов. Аллозимный анализ вместе с ДНК-анализом и морфологией показал наличие четырех видов цокоров на востоке России [1]. Впервые на основе комплексного генетического анализа маркеров митохондриального (ген *cyt b*) и ядерного (аллозимы) геномов исследована изолированная популяция полевой мыши из Северного Приохотья, сформировавшаяся в конце XX столетия в результате случайного завоза. Филогенетический анализ показал сходство нуклеотидных последовательностей полевых мышей из Магаданской области с гаплотипами особей этого вида с юга РДВ и из Китая как наиболее вероятных регионов-доноров [21].

Как указано выше, основным источником данных для филогеографических построений служат последовательности нуклеотидов митохондриальной ДНК. При филогенетическом анализе митохондриальной ДНК иногда проявляются усложняющие филогению кластеры гаплотипов, которые оказываются ядерными копиями мтДНК. У соловья-красношейки *Calliope calliope* впервые продемонстрирован переход ядерных копий митохондриального гена *cyt b* в митохондриальный геном, что привело к появлению новых гаплотипов и дивергенции подвидов. Предложен механизм обмена между ядерной и митохондриальной ДНК посредством гомологичной рекомбинации, что свидетельствует о фактах взаимодействия ядерного и митохондриального геномов как сопряженной генетической системы [22]. Эти представления расширяют знания о процессах, происходящих в клетке, и открывают новую роль митохондриальных копий в составе ядерного генома, поскольку предполагают возможность микроэволюционных процессов через быструю смену гаплотипов. В частности, предложенный механизм позволил объяснить причину глубокой дивергенции филогрупп митохондриальной ДНК у подвидов соловья-красношейки – широкоареального вида Восточной Палеарктики и реконструировать становление его ареала. Кроме того, описан сопряженный с гибридизацией и обменом ядерными копиями мтДНК путь видообразования у красногрудой красношейки *Calliope pectoralis* [23]. Аналогичный механизм может объяснить происхождение островного подвида пеночки-таловки [24].

При необходимости расшифровки геномов для решения поставленных микроэволюционных и таксономических задач лаборатория пользовалась имеющимися в институте приборами для секвенирования по Сэнгеру и секвенирования второго поколения (NGS) на платформе Roche 454. В последние годы мы освоили, несмотря на немалые финансовые трудности, новейшую технологию нанопорового секвенирования третьего поколения. При этом впервые получены и описаны полные митохондриальные геномы пяти подвидов сороки *Pica pica* [25]. Современное секвенирование также использовано в серии совместных с зарубежными авторами публикаций по птицам, бурому медведю и другим объектам в престижных международных журналах.

За годы существования лаборатории защищено более 20 кандидатских диссертаций (Т.С. Бекасова, К.В. Коробицына, Е.Ю. Иваницкая, Е.И. Жолнеровская,

Н.А. Малыгина, В.В. Соколовский, А.А. Гинатулин, Л.К. Гинатулина, Ю.М. Борисов, Л.В. Фрисман, И.В. Картавцева, Л.В. Якименко, В.П. Кораблев, М.В. Павленко, Л.Н. Спиридонова, М.В. Цвирка, О.В. Уфыркина, И.Н. Шереметьева, Г.В. Рослик, И.В. Куликова, П.В. Фисенко, В.Ю. Гуськов, А.А. Вакурин, У.В. Горобейко) и 5 докторских (Г.Н. Челомина, А.П. Крюков, И.В. Картавцева, Л.В. Якименко и Л.В. Фрисман). Л.В. Фрисман, перейдя в ИКАРП ДВО РАН, организовала и возглавила там лабораторию экологии, генетики и эволюции. Л.В. Якименко возглавляла направление обучения по экологии и охране окружающей среды во ВГУЭС. Отделившаяся от лаборатории небольшая, но активно работающая лаборатория молекулярной систематики, возглавляемая к.б.н. С.В. Шедько, сосредоточила свои усилия на изучении широкого круга пресноводных рыб Дальнего Востока, а также крупных кошачьих и птиц. Приходят студенты Дальневосточного федерального университета, которые выполняют бакалаврские и магистерские работы и принимают участие в научных и экспедиционных работах.

Лаборатория следует традициям школы Н.Н. Воронцова, продолжает и развивает начатое им дело. Николай Николаевич убеждал в необходимости комплексного подхода к изучаемым проблемам и использования как можно более широкого набора методов для одних и тех же объектов исследования. Применение новейших методов не означает отказа от фундаментальных знаний, в нашем случае зоологических аспектов строения и экологических вопросов жизнедеятельности животного, во всем их многообразии. Обращение к природным ситуациям и процессам Воронцов ценил выше, чем к экспериментальным. Широта его взглядов впечатляла. Возможно, самое главное: Н.Н. Воронцов был увлеченным наукой человеком, и мы стараемся передать это его увлечение молодому поколению, приходящему нам на смену.

#### СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Pavlenko M.V., Tsvirka M.V., Korablev V.P., Puzachenko A.Yu. Distribution of zokors (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) in Eastern Russia based on genetic and morphological analysis // *Achiev. Life Sci.* 2014. Vol. 8, N 2. P. 89–94.
2. Картавцева И.В., Тиунов М.П., Лапин А.С., Высочина Н.П., Рябкова А.В. Инвазия полевки *Microtus rossiaemeridionalis* на территорию Дальнего Востока России // *Рос. журн. биол. инвазий.* 2011. № 4. С. 17–24.
3. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Емельянова А.А., Лапин А.С. Изменчивость контрольного региона мтДНК восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Arvicolini) из двух инвазивных популяций юга Дальнего Востока России // *Генетика.* 2021. Т. 57, № 11. С. 1252–1260.
4. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Войта Л.Л., Тиунов М.П. Новые данные по распространению серых полевок рода *Microtus* (Rodentia: Cricetidae) на Дальнем Востоке России // *Зоол. журн.* 2010. Т. 89, № 10. С. 1273–1276.
5. Фрисман Л.В., Коробицына К.В., Якименко Л.В., Мунтяну А.И., Мориваки К. Генетическая варибельность и происхождение домовых мыши территории России и сопредельных стран // *Генетика.* 2011. Т. 47, № 5. С. 671–683.
6. Frisman L.V., Korobitsina K.V., Yakimenko L.V., Bokshtein F.M., Muntyanu A.I. Genetic differentiation of U.S.S.R. house mice: electrophoretic study of proteins // *Biol. J. Linn. Soc.* 1990. Vol. 41. P. 65–72.
7. Korobitsyna K.V., Yakimenko L.V., Frisman L.V. Genetic differentiation of house mice in the fauna of the former U.S.S.R.: results of cytogenetic studies // *Biol. J. Linn. Soc.* 1993. Vol. 48. P. 93–112.
8. Проблемы эволюции. Т. 5. / ред. А.П. Крюков, Л.В. Якименко. Владивосток: Дальнаука, 2003. 304 с.
9. Якименко Л.В., Коробицына К.В., Фрисман Л.В., Мориваки К., Ионекава Х. Генетические исследования домовых мышей из гибридной зоны Приморского края // *Генетика.* 2000. Т. 36, № 1. С. 77–86.

10. Крюков А.П., Сузуки Х. Филогеография черной, серой и большескляковой ворон (*Aves*, *Corvidae*) по данным частичного секвенирования гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // *Генетика*. 2000. Т. 36, № 8. С. 1111–1118.
11. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., Васильева Т.В., Аднагулова А.В. Полиморфизм и генетическая структура полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (*Rodentia*, *Cricetidae*) среднего Приамурья по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // *Генетика*. 2015. Т. 51, № 10. С. 1154–1162.
12. Шереметьева И.Н. Сравнение древних гаплотипов мтДНК дальневосточной полевки и современных гаплотипов у островных популяций // *Генетика*. 2020. Т. 56, № 7. С. 848–854.
13. Гуськов В.Ю., Шереметьева И.Н., Серёдкин И.В., Крюков А.П. Изменчивость митохондриального гена цитохрома *b* бурого медведя (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) юга Дальнего Востока России // *Генетика*. 2013. Т. 49, № 12. С. 1392–1397.
14. Крюков А.П. Сравнительная филогеография некоторых позвоночных восточной Палеарктики // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16: Биология*. 2010. Т. 65, № 4. С. 62–64.
15. Vijay N., Bossu C.M., Poelstra J.W., Weissensteiner M.H., Suh A., Kryukov A.P., Wolf J.B.W. Evolution of heterogeneous genome differentiation across multiple contact zones in a crow species complex // *Nature Communications*. 2016. Vol. 7. 13195.
16. Kryukov A.P. Phylogeography and hybridization of corvid birds in the Palearctic region // *Vavilov J. Genetics and Breeding*. 2019. Vol. 23, iss. 2. P. 232–238.
17. Картавцева И.В. Кариосистематика лесных и полевых мышей (*Rodentia*, *Muridae*). Владивосток: Дальнаука, 2002. 142 с.
18. Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V. Intraspecific multiple chromosomal variations including rare tandem fusion in the Russian Far Eastern endemic evoron vole *Alexandromys evoronensis* (*Rodentia*, *Arvicolinae*) // *Comparative Cytogenetics*. 2021. Vol. 15, iss. 4. P. 393–411.
19. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A complex B chromosome system in the Korean field mouse, *Apodemus peninsulae* // *Cytogenet. Genome Res*. 2004. Vol. 106. P. 271–278.
20. Рубцов Н.Б., Картавцева И.В., Рослик Г.В., Карамышева Т.В., Павленко М.В., Иваса М.А., Ко Х.С. Особенности В-хромосом восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1906) Забайкалья и Дальнего Востока, выявленные FISH методом // *Генетика*. 2015. Т. 51, № 3. С. 341–350.
21. Переверзева В.В., Павленко М.В. Разнообразие строения гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 из популяций юга Дальнего Востока России // *Изв. РАН. Серия биол.* 2014. Т. 41, № 1. С. 5–16.
22. Спиридонова Л.Н., Редькин Я.А., Вальчук О.П. Ядерные псевдогены мтДНК как источник новых вариантов митохондриальных генов на примере соловья-красношейки *Luscinia calliope* (*Muscicapidae*, *Aves*) // *Докл. АН*. 2016. Т. 466, № 4. С. 487–492.
23. Спиридонова Л.Н., Вальчук О.П., Редькин Я.А. Новый случай рекомбинации между ядерным и митохондриальным геномами в роде *Calliope* Gould, 1836 (*Muscicapidae*, *Aves*): гипотеза происхождения *Calliope pectoralis* Gould, 1837 // *Генетика*. 2019. Т. 55, № 1. С. 81–93.
24. Спиридонова Л.Н., Вальчук О.П. Митохондриальный геном *Phylloscopus examinandus* и гипотеза его происхождения // *Генетика*. 2022. Т. 58, № 3. С. 362–366.
25. Kryukov A.P., Spiridonova L.N., Tyunin A.P., Kryukov K.A., Dorda B.A. Complete mitochondrial genomes of five subspecies of the Eurasian magpie *Pica pica*, obtained with Oxford Nanopore MinION, and their interpretation regarding intraspecific taxonomy // *Mitochondrial DNA. Pt B*. 2020. Vol. 5, N 3. P. 3792–3793.

## REFERENCES

1. Pavlenko M.V., Tsvirka M.V., Korablev V.P., Puzachenko A.Yu. Distribution of zokors (*Rodentia*, *Spalacidae*, *Myospalacinae*) in Eastern Russia based on genetic and morphological analysis. *Achiev. Life Sci.* 2014;8(2):89-94.
2. Kartavtseva I.V., Tiunov M.P., Lapin A.S., Visotchina N.P., Ryabkova A.V. Invasion of *Microtus rossiaemeridionalis* into the Territory of the Russian Far East. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2012;3(1):11-15.
3. Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Emelyanova A.A., Lapin A.S. The mtDNA control region variability of *Microtus rossiaemeridionalis* (*Rodentia*, *Arvicolini*) from two invasive populations of the Russian Far East. *Russian Journal of Genetics*. 2021;57(11):1263-1270.

4. Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Voita L.L., Tiunov M.P. Novye dannye po rasprostraneniyu serykh polevok roda *Microtus* (Rodentia: Cricetidae) na Dal'nem Vostoke Rossii = [New data on the distribution of voles of the genus *Microtus* (Rodentia: Cricetidae) in the Russian Far East]. *Zoologicheskii zhurnal*. 2010;89(10):1273-1276. (In Russ.).
5. Frisman L.V., Korobitsyna K.V., Yakimenko L.V., Munteanu A.I., Moriwaki K. Genetic variability and the origin of house mouse from the territory of Russia and neighboring countries. *Russian Journal of Genetics*. 2011;47(5):590-602.
6. Frisman L.V., Korobitsyna K., Yakimenko L.V., Bokshtein F.M., Muntyanu A.I. Genetic differentiation of U.S.S.R. house mice: electrophoretic study of proteins. *Biol. J. Linn. Soc.* 1990;41:65-72.
7. Korobitsyna K., Yakimenko L.V., Frisman L.V. Genetic differentiation of house mice in the fauna of the former U.S.S.R.: results of cytogenetic studies. *Biol. J. Linn. Soc.* 1993;48:93-112.
8. Kryukov A.P., Yakimenko L.V. (eds). Problemy ehvolyutsii = [Problems of Evolution]. Vol. 5. Vladivostok: Dalnauka; 2003. 304 p. (In Russ.)
9. Yakimenko L.V., Korobitsyna K.V., Frisman L.V., Moriwaki K., Yonekawa H. Genetic studies on house mice from the hybrid area of Primorskii kraï. *Russian Journal of Genetics*. 2000;36(1):66-75. (In Russ.).
10. Kryukov A.P., Suzuki H. Phylogeography of carrion, hooded and jungle crows (Aves, Corvidae) inferred from partial sequencing of the mitochondrial cytochrome b gene. *Russian Journal of Genetics*. 2000;36(8):922-929.
11. Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Frisman L.V., Vasil'eva T.V., Adnagulova A.V. Polymorphism and genetic structure of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (Rodentia, Cricetidae) from the Middle Amur River region as inferred from sequencing of the mtDNA control region. *Russian Journal of Genetics*. 2015;51(10):992-999.
12. Sheremetyeva I.N. Comparison of ancient haplotypes with modern island reed vole populations. *Russian Journal of Genetics*. 2020;56(7):874-879.
13. Gus'kov V.Yu., Sheremet'eva I.N., Seredkin I.V., Kryukov A.P. Mitochondrial cytochrome b gene variation in brown bear *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 from Southern Part of Russian Far East. *Russian Journal of Genetics*. 2013;49(12):1213-1218.
14. Kryukov A.P. Comparative phylogeographic patterns of several vertebrates in the East Palearctic. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2010;65(4):184-186. (In Russ.).
15. Vijay N., Bossu C.M., Poelstra J.W., Weissensteiner M.H., Suh A., Kryukov A.P., Wolf J.B.W. Evolution of heterogeneous genome differentiation across multiple contact zones in a crow species complex. *Nature Communications*. 2016;7:13195.
16. Kryukov A.P. Phylogeography and hybridization of corvid birds in the Palearctic region. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(2):232-238.
17. Kartavtseva I.V. Kariosistematika lesnykh i polevykh myshei (Rodentia, Muridae) = [Karyosystematics of wood and field mice (Rodentia, Muridae)]. Vladivostok: Dal'nauka; 2002. 142 p. (In Russ.).
18. Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V. Intraspecific multiple chromosomal variations including rare tandem fusion in the Russian Far Eastern endemic evoron vole *Alexandromys evoronensis* (Rodentia, Arvicolinae). *Comparative Cytogenetics*. 2021;15(4):393-411.
19. Kartavtseva I.V., Roslik G.V. A complex B chromosome system in the Korean field mouse, *Apodemus peninsulae*. *Cytogenetic and Genome Research*. 2004;106:271-278.
20. Rubtsov N.B., Karamisheva T.V., Bogdanov A.S., Kartavtseva I.V., Bochkarev M.N., Iwasa M.A. Comparative analysis of DNA homology in pericentric regions of chromosomes of wood mice from genera *Apodemus* and *Sylvaemus*. *Russian Journal of Genetics*. 2015;51(12):1233-1242. (In Russ.).
21. Pereverzeva V.V., Pavlenko M.V. Diversity of the mitochondrial DNA cytochrome b gene of the field mouse *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 in the South of the Russian Far East. *Biology Bulletin*. 2014;41(1):1-11. (In Russ.).
22. Spiridonova L.N., Red'kin Ya.A., Valchuk O.P. Nuclear mtDNA pseudogenes as a source of new variants of mitochondrial genes: A case study of siberian rubythroat *Luscinia calliope* (Muscicapidae, Aves). *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2016;466:52-56. (In Russ.).
23. Spiridonova L.N., Valchuk O.P., Red'kin Ya.A. A new case of recombination between nuclear and mitochondrial genomes in the genus *Calliope* Gould, 1836 (Muscicapidae, Aves): the hypothesis of origin *Calliope pectoralis* Gould, 1837. *Russian Journal of Genetics*. 2019;55(1):89-99.
24. Spiridonova L.N., Valchuk O.P. Mitochondrial genome of *Phylloscopus examinandus* and hypothesis of its origin. *Russian Journal of Genetics*. 2022;58(3):365-368.
25. Kryukov A.P., Spiridonova L.N., Tyunin A.P., Kryukov K.A., Dorda B.A. Complete mitochondrial genomes of five subspecies of the Eurasian magpie *Pica pica*, obtained with Oxford Nanopore MinION, and their interpretation regarding intraspecific taxonomy. *Mitochondrial DNA. Part B*. 2020;5(3):3792-3793.