

УДК 57.011

Проект «Ноев ковчег»: промежуточные итоги и перспективы развития классических коллекций

М. В. Калякин[#], А. П. Серегин[#], А. Е. Соловченко[#], П. А. Каменский^{*}, В. А. Садовничий
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119991, Москва,
Ленинские горы, 1

[#]Равный вклад авторов в работу.

^{*}E-mail: peter@protein.bio.msu.ru

Поступила в редакцию 20.03.2018

Принята к печати 09.11.2018

РЕФЕРАТ Проект «Ноев ковчег», выполняющийся в МГУ имени М.В. Ломоносова с 2015 года и посвященный исследованию биологического разнообразия, стал крупнейшим российским проектом в области наук о жизни. За время его выполнения открыто несколько сотен новых видов живых существ, проведена комплексная генетическая и биохимическая паспортизация новых и уже хранившихся в коллекциях МГУ образцов. Разработана не имеющая аналогов единая информационная система проекта. В настоящем обзоре суммированы научные достижения, связанные с развитием классических коллекций МГУ в рамках проекта, а также обсуждаются перспективы их дальнейшего развития.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА биобанк, депозитарий, животные, микроорганизмы, растения.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время ни у кого не вызывает сомнений, что в ближайшем будущем наша жизнь будет во многом определяться так называемыми «большими данными» (big data) – гигантскими массивами информации, эффективная работа с которыми уже сейчас совершает настоящие революции во многих аспектах жизнедеятельности человека. В области наук о жизни термин «большие данные» традиционно ассоциируют с геномной информацией – результатами секвенирования большого числа геномов живых существ. Однако геномные данные – это только один из видов настоящих «больших данных» наук о жизни, а именно биологических коллекций. Под биологической коллекцией понимают систематизированное хранилище совокупности образцов биологического материала любой природы – от засушенных растений до живых клеток человека и тех же геномных данных.

Сейчас становится ясным, что потенциал биологических коллекций существенно выше, чем это было принято считать. Однако для реализации этого потенциала необходимо рассматривать биологические коллекции именно как «большие данные», т.е. как источник огромного количества информации о живых системах. Оперировав такой информацией и используя современный методологический арсенал, можно

на основе сравнения друг с другом множества биологических образцов получать значимые научные данные о происхождении жизни на Земле, ее развитии, а также внедрять получаемые знания в практику и использовать их для сохранения биоразнообразия нашей планеты.

Именно такой подход реализуется при выполнении проекта «Ноев ковчег», посвященного сохранению биологического разнообразия, его исследованию и полезному использованию в экономике. Важнейшим условием успешной реализации проекта является создание единого биокolleкционного виртуального пространства, в котором аккумулируются самые разнообразные данные о максимально возможном количестве биологических образцов. Такое пространство уже создано, пока что в масштабах МГУ, однако в дальнейшем планируется выход на всероссийский уровень. Уже сейчас можно утверждать, что такой глобальный подход к изучению биоразнообразия существенно повышает уровень научных результатов, позволяя выявлять более общие и более сложные закономерности организации жизни на нашей планете.

Настоящий обзор посвящен подведению промежуточных итогов проекта в части классических биологических коллекций (животный, растительный и микробиологический материал).

ЖИВОТНЫЕ

Задача биобанка – накопление коллекций, адекватно отражающих многоаспектное биоразнообразие (БР), что позволяет исследовать разные его проявления. Проведен анализ научного статуса зоологических коллекций [1], показано, что при изучении БР коллекции выполняют функцию исследовательской выборки. Их главная характеристика – репрезентативность, которую детализируют информативность, достоверность, систематичность, объем, структура и др.

Исследования по разделу «Животные» нацелены на анализ ключевых аспектов БР на основе комплексного подхода, сочетающего филогеномный и электронно-микроскопический анализ, а также 3D-реконструкцию серий гистологических срезов.

Макротаксономический анализ основных групп Animalia включал таксоны рангом от отряда до типа. Принципиально новым стало надежное обоснование гипотезы монофилии клады Lophophorata с типами Phoronida, Brachiopoda и Bryozoa: в ее пользу свидетельствуют особенности целомической системы и иннервация щупалец лофофора [2–9]. Вывод принципиально важен для выяснения структуры филогении животных на уровне базальной радиации Metazoa. Прорывным стало исследование филогенетических отношений в классе Ophiuroidea. Он разделен на надотряды Euryophiurida и Ophintegrida, выявлены четыре новых отряда и 11 семейств [10]. Получены существенно новые результаты по систематике отряда Nudibranchia (Mollusca), описаны три новых семейства [11]. В рамках концепции онтогенетической систематики показано значение педоморфоза в формировании новых таксонов высокого ранга и необходимости изучения разнообразия онтогенетических паттернов для их выявления [12–15]. Молекулярно-филогенетический анализ доказал монофилию восьми родов надотряда Acrothoracica (Copepoda) [16]. Анализ родового состава выявил 24 новых таксона этого ранга в классах Gastropoda, Maxillopoda, Mammalia [11, 17–22]. Очевидно, что филогеномный подход к анализу структуры макротаксономического разнообразия недостаточен: его должно дополнять изучение морфологического разнообразия на уровне онтогенетических паттернов. Это согласуется с новейшими идеями концепции «evo-devo» о том, что историческое развитие многоклеточных организмов есть главным образом эволюция их онтогенезов; в макротаксономических исследованиях эти идеи развивает концепция онтогенетической систематики.

Микротаксономический анализ видов и подвидов проводили на основе концепции интегративной систематики: идентификацию видов осуществляли на генетическом материале, затем результаты уточ-

няли с помощью морфологических и эпифенотипических (в том числе акустических) признаков.

Выявлены новые виды и подвиды животных (в скобках указано их число) в типах Cercozoa (4) [23, 24], Cnidaria (1) [25], Kamptozoa (6) [21, 26], Phoronida (5) [3, 27], Nematoda (13) [28, 29], Annelida (9) [30–33], Chaetognatha (1) [34], Mollusca (27) [11, 17, 18, 35–41]; в классах Maxillopoda (23) [42–46], Arachnida (2) [47, 48], Insecta (48) [49–60], Osteichthyes (7) [61–63], Amphibia (16) [64–67], Reptilia (14) [68], Aves (4) [69], Mammalia (4) [22, 70]. Впервые показана возможность надежной идентификации родственных видов и подвидов ряда азиатских Insecta, Amphibia, Reptilia, Aves и Mammalia по акустическим параметрам [71–76]. Разработан метод определения генетической идентичности медуз и полипов в лабораторных линиях некоторых Cercozoa, позволяющий адекватно оценивать их видовое разнообразие [77]. Проведена маркировка видового и подвидового уровней таксономической дифференциации групп Asterocheridae и Ascothoracida [43, 45]: корректное разграничение этих уровней – одна из ключевых проблем микро-систематики.

На основе геномной филогеографии в сочетании с генетическим баркодингом получены новые данные о структуре видового разнообразия в ряде групп животных. Изучены сем. Nothybidae (Insecta) [78], промысловые виды сем. Salmonidae и Cyprinidae (Osteichthyes) [79–84], формы из 10 семейств наземных позвоночных Евразии [64, 85–95]. Показана высокая эффективность анализа гена COI для оценки разнообразия филогенетических связей в ряде родов Amphibia [96]. Предварительное исследование молекулярно-генетического и морфологического разнообразия представителей сем. Megophryidae, Dicroglossidae, Microhylidae, Rhacophoridae (Amphibia) и Gekkonidae (Reptilia) выявило высокий уровень «скрытого» видового разнообразия, требующего детального изучения. Сравнительный анализ географической изменчивости модельных видов птиц Палеарктики (сем. Aegithalidae, Sylviidae, Corvidae и др.) указывает на группоспецифичный характер их внутривидовой дифференциации [97]. Показано, что в роде *Darevskia* (Reptilia) происходит активная ретикулярная микроэволюция [98]. Выявление комплекса симпатрических форм рода *Salvelinus* (Osteichthyes) позволяет предполагать их симпатрическое видообразование [81, 82]. Выяснено, что на Командорских о-вах в условиях изоляции происходит формирование местных популяций *Hypomesus olidus* и *Salvelinus malma* (Osteichthyes) как самостоятельных единиц [99, 100]. На основе комплексного анализа рыб из нескольких семейств показано слабое соответствие диверген-

ции популяционных и видовых единиц по морфогенетическим характеристикам и наличие большого числа криптических видов; видовое разнообразие изученных групп животных существенно недооценено. Ключевая задача состоит в переводе «скрытого» разнообразия в «явное» за счет сбора и хранения, в том числе новых форм коллекционного материала, и разработки новых методов анализа видовой дифференциации.

Из результатов исследования мерономического разнообразия животных наиболее впечатляет демонстрация того, что миниатюризация насекомых отрядов Coleoptera (сем. Ptiliidae), Psocoptera (сем. Liposcelididae) и Thysanoptera, по размерам сопоставимых с одноклеточными (около 1 мм), почти не сказывается на анатомии важнейших органов головного отдела [101, 102]. Результат принципиально важен для понимания механизмов обеспечения консервативности строения многоклеточных животных. У Phoronida описан новый тип оогенеза – аутогетеросинтез [103], расширяющий представления о разнообразии онтогенетических паттернов. У представителей ряда семейств Orthoptera впервые выявлен механизм эмиссии звуковых сигналов, выдвинуто предположение о неоднократном формировании сходного стридуляционного сигнала в их эволюции [71]. Результаты анализа вибрационных и звуковых сигналов у видов ряда семейств Orthoptera и Homoptera [71–73, 77] подтверждают гипотезу о том, что они служат эффективным репродуктивным барьером. Показано, что краниальные различия изолированных популяций песца *Vulpes lagopus* на Командорских о-вах возникли в результате отбора, а не генетического дрейфа [104].

В исследованиях биохорологического раздела обследованы фаунистические комплексы беспозвоночных и позвоночных животных морей Арктического бассейна, российского Дальнего Востока, Северной Атлантики, тропических морей Австралазии, Красного моря. Результативным стал анализ разнообразия представителей пяти отрядов Nematoda гидротермальных сайтов Срединно-Атлантического хребта на глубинах 1200–1500 м [105, 106]. По таксономическому составу и биологическим характеристикам гидротермальные нематоды отличаются от глубоководных батинальных и абиссальных нематод, но сходны с шельфовыми и сублиторальными видами и сообществами. Показано, что фаунистическое разнообразие морских бентосных гетеротрофных представителей Flagellata в Мировом океане более соответствует предсказаниям модели «космополитизма», чем «умеренного эндемизма» [107]. Показано, что фауна Harpacticoida в низких широтах значительно более богата и обладает существенно бо-

лее высокой степенью эндемизма в сравнении с фауной высоких широт; при этом население мелководной (до 50 м) и более глубоководной зон отличается по видовому составу. Обнаружено значительное различие фауны Harpacticoida между восточными и западными акваториями арктических морей [108]. В составе и разнообразии макробентоса моря Лаптевых выявлено наличие «генерального» батиметрического тренда: один комплекс факторов влияет как на состав, так и на функционирование донных сообществ [109]. Установлено, что различия в составе пресноводных фаун Cladocera Арктической и Субарктической зон определяются в первую очередь современными климатическими факторами, что позволяет использовать эти фаунистические комплексы в качестве биоиндикаторов [110]. Проведены масштабные исследования видового состава беспозвоночных арктических и дальневосточных морей: получены новые данные по представителям Ciliophora и Kamptozoa [109, 111–113]. Выявлено соотношение между генетическим, морфологическим и таксономическим разнообразием в четырех семействах Annelida из фауны северных морей [109]. Уточнен видовой состав Cladocera пресноводных озер и мелководных морей Азии [114, 115]; выяснено, что фауна Cladocera прибрежных вод о. Борнео существенно беднее материковой [116]. В бассейне р. Белая выделены четыре типа сообществ раковинных амёб (Testacea) [117].

Принципиально важна разработка комплексного подхода к долгосрочному мониторингу пространственной динамики видового и фаунистического разнообразия на основе регулярного сбора и анализа мониторинговых коллекций в фокальных регионах Северной Евразии [118]. Он позволяет выявлять регионы с потенциально повышенной уязвимостью биоразнообразия и предлагать меры по его сохранению.

Изучение экологического аспекта БР связано, главным образом, с анализом пространственной динамики энергетики птиц, населяющих разные природные зоны. Подтверждена значительная специфика энергетики тропических птиц Старого Света, в частности, отсутствие филогенетического сигнала в независимом от массы тела базальном метаболизме [119].

РАСТЕНИЯ

Реконструкция происхождения, расселения и родственных связей различных групп растений в проекте решается с широким привлечением в классическую науку молекулярных методов.

В семействе Fabaceae результаты многолетне-го молекулярно-генетического и морфологического анализа диких лядвенцев позволили реконструировать не только эволюцию рода *Lotus*, но и ключевые

моменты исторической биогеографии группы [120]. Также показана независимость близких к лядвенцам родов *Hammatolobium*, *Tripodion* и *Cytisopsis* [121]. Также реконструирована история рода *Lagochilus* из семейства *Lamiaceae* [122]. Показано, что диверсификация этого центральноазиатского рода напрямую связана с недавней геологической историей и последующими климатическими сдвигами. В семействе *Ariaceae* на основе анализа ДНК пересмотрен объем внутриродовых подразделений в роде *Prangos*, в котором установлен новый подрод *Koelzella* [123]. В его составе, в свою очередь, в качестве отдельного вида восстановлен «забытый» афганский эндемик *Prangos akumatodes* [124]. Кроме того, в род *Prangos* для придания ему монофилетичности был перенесен монотипный род *Alococarpum* [125].

Интегративный молекулярно-морфологический подход позволяет не только устанавливать происхождение и родство таксонов, но и восстанавливать наиболее вероятный ход эволюции отдельных признаков. Так, установлено наличие односемянных плодов у общего предка порядка *Caryophyllales*, насчитывающего 12000 видов [126]. Дана подробная характеристика семян полифилетического рода *Mollugo*, что позволило сделать важные заключения для систематики и таксономии групп [127]. Согласованность признаков строения семян с новейшими молекулярными данными показана и для кавказских видов рода *Minuartia* [128].

С помощью молекулярно-филогенетического анализа показана необходимость пересмотра многих групп мхов. Наиболее показателен пример с полифилией семейства *Ditrichaceae*: подробный анализ убедительно показал, что признаки, считавшиеся таксономически значимыми, возникли независимо в разных группах [129]. Из этого родства описан новый порядок и три новых семейства мхов [130]. Дальнейшая ревизия отдельных групп мхов привела к значительному пересмотру отношений в порядке *Grimmiales* [131].

Решение частной задачи по описанию нового вида *Bryoerythrophyllum duellii* с привлечением молекулярных данных не только по этому роду, но и его ближайшим родственникам, позволило полностью пересмотреть объем рода *Bryoerythrophyllum* [132].

Проведено глубокое изучение геномов цветковых растений и мхов. Расшифрованы и аннотированы полные пластомеры трех видов *Dryopteris*, *Adiantum hispidulum* [133], *Seseli montanum* [134] и ряд других. Детально изучена структура межгенного спейсера IGS1 рибосомного оперона у мхов из рода *Schistidium* [135].

Примером монографического исследования, которое сочетает как классический морфологиче-

ский подход, так и новейшие молекулярные методы, является обработка гербарных образцов диких луков из группы *Allium saxatile* [136]. Из 15 видов пять оказались новыми для науки. Географическая изоляция стала главной причиной недооцененного ранее видообразования – исследователям удалось описать новые виды из Румынии, Болгарии, России, Казахстана и Китая. Позднее был описан еще один вид лука из Узбекистана [137] и один из Турции [138].

Монографическая ревизия недавно описанного рода *Paramollugo* (*Molluginaceae*), который, как предполагалось, состоит всего из трех видов, позволила вдвое увеличить число известных видов [139]. Два новых вида описано на Мадагаскаре (*Paramollugo simulans* и *P. elliotii*), а еще один «забытый» вид обнаружен в коллекциях из Новой Каледонии.

Другой удачный пример монографической обработки – ревизия африканского рода *Corbichonia* (*Lophiocarpaceae*), который насчитывал всего два вида [140]. Был открыт и диагностирован третий вид – *C. exellii*, распространенный сразу в нескольких странах юга Африки.

Опубликованы результаты ревизии рода *Rhabdosciadium* из семейства *Ariaceae*, который включает семь видов, распространенных в горных местностях Турции и Ирана. Удалось проанализировать ДНК всех представителей рода, в том числе нескольких узколокальных эндемиков. Показана монофилетичность этого рода, и описан новый вид *R. anatolyi*, распространенный в Турецком Курдистане [141]. Также описан новый вид эндемичного зонтичного из Лаоса – *Xyloselinum laoticum* [142].

Продолжалось и традиционное изучение систематики и таксономии семейства *Chenopodiaceae*. Описан новый вид мари *Dysphania geoffreyi*, обитающий в труднодоступных для европейских исследователей Лхасе и Бутане [143]. Позднее была описана лебеда *Atriplex congolensis* из Демократической Республики Конго [144] и солерос *Arthrocnemum franzii* с островов Зеленого Мыса [145].

По результатам обширной ревизии рода *Atraphaxis* описано несколько новых таксонов семейства *Polygonaceae*: вид *Atraphaxis kamelinii* из Монголии [146], род *Bactria* с видом *B. lazkovii* из Киргизии [147] и род *Persepolium* [148].

По причинам номенклатурного характера пришлось повторно описать *Calciphlopteris wallichii* – новый вид папоротника с Филиппин [149]. Отметим и описание широко распространенного в Канаде и России нового вида мха *Schistidium relictum* [150].

Уточнение наших знаний о географическом распространении организмов идет двумя путями – при изучении имеющихся коллекций, которые ранее

не были точно описаны, и во время полевых исследований. В результате этой работы появляется целый пласт новых данных, которые получили название «флористические находки» [151].

Особняком стоит интереснейшая находка печеночника *Scapania aspera*. Удалось обнаружить в природе, верно распознать, а в дальнейшем и сделать анализ ДНК растения, найденного на Анабарском плато – в 3000 км от ближайших известных мест обитания этого печеночника в Европе [152].

Флористические новинки – верхушка огромного пласта информации, который накапливается в результате флористического обследования любой территории. Результаты таких работ отражаются во «Флорах» и чеклистах. Так, были обобщены результаты изучения флоры Севастополя. Показано, что западная оконечность Горного Крыма – один из самых флористически богатых уголков России, где на территории около 600 км² отмечено 1859 видов сосудистых растений [153].

Важные результаты в ходе выполнения проекта получены в области палинологии. Массовое пыление растений можно рассматривать не только как биологический процесс, но и как особое природное явление, которое может изучаться с позиций ботаники, метеорологии, палеогеографии, аллергологии.

Группой палинологов проанализированы многолетние данные по пылению березы в Московском регионе, установлены основные метеорологические факторы, влияющие на концентрацию пыльцы в период ее пыления [154]. Сравнительное исследование городских и загородных пыльцевых спектров показало, что данные станций мониторинга пыльцы, расположенные в крупных городах, могут быть экстраполированы на прилегающую сельскую местность [155].

Продолжены традиционные исследования морфологии и анатомии пыльцы и спор – детально описаны гетеробороздные пыльцевые зерна болотной незабудки *Myosotis scorpioides* и их развитие [156], а также строение спор сфагновых мхов на разных стадиях прорастания [157].

Гербарные образцы являются важным и легко доступным источником для отбора образцов ДНК, однако в процессе хранения молекулы ДНК постепенно разрушаются. В связи с этим, отдельного внимания заслуживает разработанный метод извлечения ДНК из старых гербарных образцов [158].

Перевод данных коллекций в электронный вид или, иными словами, виртуализация коллекционного пространства задумывалась как магистральное направление в работах по изучению растений. Основу этой работы составляет большой проект по переводу в цифровой формат Гербария МГУ [159].

МИКРООРГАНИЗМЫ И ГРИБЫ

В рамках направления «Микроорганизмы и грибы» создан банк-депозитарий бактерий, грибов, грибоподобных организмов (миксомицеты и оомицеты) и водорослей. Наряду с обширными, важными для науки и практики коллекциями собран уникальный массив информации о микроорганизмах. Уникальность коллекций биоматериала и знаний, собранных в рамках работы по проекту, – в его комплексности и полноте охвата биоразнообразия и разнообразия местообитаний. Охарактеризованы микробные сообщества почв разных природных зон, урбанизированных биотопов, местообитаний с экстремальными условиями [160]. Важным направлением стало изучение микробных сообществ почв Антарктиды [161–165]. Основные грибы-доминанты в антарктических почвах с моховым покровом – представители родов *Phoma*, *Thelebolus*, *Penicillium*, *Rhodotorula*, в «каменных мостовых» – *Cadophora*, *Cladosporium*, *Cladophialophora*, в аквальных биотопах – *Antarctomyces*, *Hyphozyma*, *Goffeauzyma*, *Phoma*, *Thelebolus*, *Geotrichum*.

Другая группа грибов в фокусе исследований разнообразия, экологии и возможностей использования – это макромицеты. В экосистемах это одни из основных редуцентов, возвращающих в круговорот биогенные элементы. В результате проведенных работ выявлены редкие виды [166], описан ряд новых для науки видов грибов-макромицетов [167–169]. Не менее важным представляется исследование урбанизированных экосистем, а также инвентаризация присутствия и оценка содержания потенциально патогенных видов грибов в почвенном покрове [170, 171], на пыльце растений [172]. В городских почвах формируются комплексы макромицетов, обогащенные потенциально опасными для здоровья и вызывающими биоповреждения видами [171]. С другой стороны, создаваемые в городах парки и ботанические сады остаются пристанищем для редких и интересных видов грибов и миксомицетов. Исследованы ранее не изученные и мало освещенные особенности дрожжевых группировок различных типов почв и биоценозов: почв умеренной полосы России [173], почв под зарослями инвазивных растений (таких, как *Heracleum sosnowskyi*) [174–176], почв под виноградниками Дагестана [177, 178] и плантаций Южного Вьетнама [179]. Почвы оказались природным резервуаром разнообразия дрожжей.

Грибы и грибоподобные организмы (миксомицеты и оомицеты) крайне важны как для функционирования природных сообществ, так и для хозяйственной деятельности человека. Распространены они повсеместно, и для их изучения необходим сбор материалов в различных регионах. При этом важно охватить

как эталонные места обитания на особо охраняемых природных территориях, так и антропогенно измененные территории. Проект позволил выполнить беспрецедентно широкие исследования разнообразия почвообитающих микроскопических грибов и миксомицетов заповедников – Центральнолесного биосферного заповедника [180], заповедника «Калужские засеки», природного парка «Волго-Ахтубинская пойма». Собраны обширные данные по разнообразию и распространению микроскопических грибов в заповедных лесах Вьетнама как культивируемых видов, так и некультивируемых, а также миксомицетов [181].

Созданные в рамках проекта коллекции стали уникальной базой для поиска и исследования практически значимых видов микроорганизмов. Выявлены активные штаммы, образующие антибиотики из группы пептабиолов широкого спектра действия [182], противоопухолевый метаболит Brefeldin-A, а также культуры, которые можно использовать при производстве препаратов стероидов [183]. Большой интерес и практическое значение представляет изучение фитопатогенных грибов как в естественных местообитаниях, являющихся резервуарами для патогенов [184], так и в агроценозах. Собраны обширные коллекции, на основе которых проведены популяционные исследования наиболее опасных патогенов картофеля – *Phytophthora infestans* [185] и *Alternaria* [186], выявлены популяционные особенности и механизмы устойчивости к фунгицидам [187, 188]. Среди огромного разнообразия микроорганизмов, населяющих различные горизонты почв, отдельного внимания заслуживают дрожжевые грибы как одна из наиболее биотехнологически значимых групп микроорганизмов [189].

Выявление в экстремальных природных местообитаниях Земли наиболее устойчивых микроорганизмов – одна из важнейших задач микробиологии, решение которой невозможно без исследования древних пород. Исследование радиорезистентности микробных сообществ вечномерзлых осадочных пород Арктики путем воздействия гамма-излучения (100 кГр) в условиях низкой температуры (-50°C) и низкого давления (1 мм рт.ст.) может рассматриваться как земной аналог условий обитания микроорганизмов в реголите Марса. Микробные сообщества вечномерзлых пород показали высокую устойчивость к воздействию моделируемых условий инопланетной среды, сохранив высокую численность культивируемых и метаболически активных прокариот [190]. Полученные результаты свидетельствуют о возможности длительной криоконсервации жизнеспособных микроорганизмов в марсианском реголите. С учетом интенсивности излучения на по-

верхности Марса, наши данные позволяют предполагать сохранение гипотетических экосистем Марса в анабиотическом состоянии в слое реголита (защищенном от УФ-лучей) в течение не менее 1.3–2 млн лет. На глубине 2 м (предполагаемая глубина отбора образцов миссией ExoMars 2020) – не менее 3.3 млн лет, а на глубине 5 м – не менее 20 млн лет. Особый интерес представляют микроскопические грибы, приспособленные к обитанию в экстремальных условиях засоления и щелочных значений рН среды. В связи с этим создана и изучена коллекция изолятов из Беломорских заболоченных местообитаний [191] и содовых солончаков [192]. На основе материалов, полученных в результате этих флористических работ, проведены физиологические и биохимические исследования механизмов толерантности к стрессу, связанных со структурой мембран [193].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Приведенные данные убедительно демонстрируют, каких существенных научных результатов можно добиться при использовании глобального подхода к анализу биологических коллекций, т.е. при анализе большого количества образцов вне зависимости от их природы (зоологические, ботанические или микробиологические коллекции). Более того, зависимость качества сравнительных исследований от количества используемых в них образцов, судя по всему, является линейной или даже экспоненциальной при сколь угодно больших числах. Таким образом, для дальнейшего развития данного подхода необходимо всемерно увеличивать количество доступных для работы биологических образцов. Наиболее удачным способом реализации этого постулата нам видится объединение максимально возможного числа биологических коллекций в едином информационном пространстве. Прототип такого пространства уже создан – это информационная система проекта «Ноев ковчег» (<https://depo.msu.ru/>), по состоянию на март 2018 года содержащая информацию более чем о миллионе единиц хранения. Выведение этой системы на всероссийский уровень даст мощнейший толчок к развитию наук о жизни в нашей стране и к внедрению результатов фундаментальных исследований в практику. Именно расширение информационной системы проекта видится нам как одна из основных перспектив его развития.

Успех проекта «Ноев ковчег» во многом обусловлен его междисциплинарностью. В частности, именно выполнение проекта позволило держателям классических биологических коллекций МГУ осуществить их давнюю мечту, а именно, создать генетические и биохимические сервисные лаборатории, основной функцией которых является обслуживание дан-

ных коллекций. Конечно, соответствующий анализ хранящихся в них образцов проводился и ранее, но в этом участвовали лаборатории, для которых этот вид деятельности не был основным, что, конечно же, сказывалось на эффективности работы. В настоящее время любой вновь закладываемый на хранение в коллекции МГУ образец подвергается генетической и зачастую биохимической паспортизации; также появилась возможность анализа ДНК, выделяемой из музейных образцов. Нужно отметить работы с образцами, проводимые при помощи разнообразных методов микроскопии. Очевидно, что такой подход позволяет получить более значимые научные результаты. Не вызывает сомнений, что подобный синтез классических и современных методов исследования необходимо всячески поддерживать и развивать.

Таким образом, в качестве основных перспектив развития проекта «Ноев ковчег» следует отметить:

- расширение информационной системы проекта до всероссийского (в более дальней перспективе – до международного) уровня,
- развитие генетических, биохимических и физико-химических методов анализа образцов биологических коллекций. ●

Авторы выражают глубокую признательность коллективу исполнителей работ по гранту – команде проекта «Ноев ковчег». М.В. Калякин особенно благодарен И.Я. Павлинову за помощь в работе над статьей.

Работа поддержана Российским научным фондом (грант № 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павлинов И.Я., Калякин М.В., Сысоев А.В. // Сбор. тр. Зоол. муз. МГУ. 2016. Т. 54. С. 733–786.
2. Temereva E.N. // *Evol. Dev.* 2017. V. 19. P. 171–189.
3. Temereva E.N., Chichvarkhin A. // *Invertebr. Syst.* 2017. V. 31. № 1. P. 65–84.
4. Temereva E.N., Kosevich I.A. // *BMC Evol. Biol.* 2016. V. 16. № 181. P. 1–24.
5. Temereva E.N., Neretina T.V., Stupnikova A.N. // *Russ. J. Mar. Biol.* 2016. V. 42. № 2. P. 128–138.
6. Temereva E.N., Malakhov V.V. // *BMC Evol. Biol.* 2015. V. 15. № 229. P. 1–28.
7. Temereva E.N. // *J. Zool.* 2015. V. 296. № 2. P. 79–94.
8. Temereva E.N., Tsitrin E.B. // *PLoS One.* 2015. V. 10. № 4. P. e0123040.
9. Temereva E.N., Gebruk A.A., Malakhov V.V. // *Zool. Anz.* 2015. V. 256. P. 22–27.
10. O'Hara T.D., Hugall A.F., Thuy B., Stohr S., Martynov A.V. // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2017. V. 107. P. 415–430.
11. Korshunova T., Martynov A., Bakken T., Evertsen J., Fletcher K., Mudianta I.W., Saito H., Lundin K., Schrodll M., Picton B. // *Zookeys.* 2017. № 717. P. 1–139.
12. Stohr S., Martynov A. // *PLoS One.* 2016. V. 11. № 11. P. e0164562.
13. Ezhova O.V., Malakhov V.V., Martynov A.V. // *Zoomorphology.* 2016. V. 135. № 3. P. 333–350.
14. Zhadan A., Vortsepneva E., Tzetlin A. // *Zoomorphology.* 2015. V. 134. № 4. P. 509–521.
15. Martynov A., Ishida Y., Irimura S., Tajiri R., O'Hara T., Fujita T. // *PLoS One.* 2015. V. 10. № 10. P. e0139463.
16. Lin H.C., Kolbasov G.A., Chan B.K.K. // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2016. V. 100. P. 292–302.
17. Korshunova T., Zimina O., Martynov A. // *J. Mollus. Stud.* 2017. V. 83. P. 409–421.
18. Korshunova T., Martynov A., Picton B. // *Zootaxa.* 2017. V. 4324. № 1. P. 1–22.
19. Sinev A.Y., Tiang-Nga S., Sanoamuang L. // *Zootaxa.* 2017. V. 4276. № 3. P. 416–426.
20. Martynov A., Korshunova T. // *J. Mollus. Stud.* 2015. V. 81. P. 365–379.
21. Borisanova A.O. // *Zootaxa.* 2016. V. 4084. № 1. P. 135–142.
22. Shenbrot G., Bannikova A., Giraudoux P., Quere J.P., Raoul F., Lebedev V. // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2017. V. 55. № 4. P. 356–368.
23. Bobrov A., Mazei Y. // *Zootaxa.* 2017. V. 4294. № 5. P. 600–600.
24. Bobrov A., Mazei Y. // *Zootaxa.* 2017. V. 4282. № 2. P. 292–308.
25. Kolbasova G.D., Zalevsky A.O., Gafurov A.R., Gusev P.O., Ezhova M.A., Zheludkevich A.A., Konovalova O.P., Kosobokova K.N., Kotlov N.U., Lanina N.O., et al. // *Polar Biol.* 2015. V. 38. № 9. P. 1439–1451.
26. Borisanova A.O., Potanina D.M. // *Zootaxa.* 2016. V. 4184. № 2. P. 376–382.
27. Temereva E.N., Stupnikova A.N., Neretina T.V. // *Syst. Biodivers.* 2016. V. 14. № 5. P. 509–523.
28. Tchesunov A.V. // *Zootaxa.* 2017. V. 4306. № 4. P. 478–500.
29. Fedyaeva M.A., Neretina T.V., Konovalova O.P., Tchesunov A.V. // *Zootaxa.* 2016. V. 4121. № 4. P. 382–411.
30. Zhadan A.E., Tzetlin A.B., Salazar-Vallejo S.I. // *Zootaxa.* 2017. V. 4226. № 1. P. 75–92.
31. Jirkov I.A. // *Zootaxa.* 2016. V. 4117. № 1. P. 125–134.
32. Schiaparelli S., Jirkov I.A. // *Ital. J. Zool.* 2016. V. 83. № 4. P. 531–542.
33. Zhadan A. // *Rec. Aust. Mus.* 2015. V. 67. № 1. P. 1–24.
34. Kulagin D.N., Neretina T.V. // *ICES J. Mar. Sci.* 2017. V. 74. № 7. P. 1875–1884.
35. Korshunova T., Martynov A., Bakken T., Picton B. // *Zool. Scr.* 2017. V. 46. № 6. P. 683–692.
36. Martynov A., Korshunova T. // *Zootaxa.* 2017. V. 4299. № 3. P. 391–404.
37. Furfaro G., Picton B., Martynov A., Mariottini P. // *Zootaxa.* 2016. V. 4193. № 2. P. 304–316.
38. Shipway J.R., O'Connor R., Stein D., Cragg S.M., Korshunova T., Martynov A., Haga T., Distel D.L. // *PLoS One.* 2016. V. 11. № 5. P. e0155269.
39. Korshunova T.A., Sanamyan N.P., Martynov A.V. // *Zookeys.* 2016. № 634. P. 15–28.
40. Korshunova T., Sanamyan N., Zimina O., Fletcher K., Martynov A. // *Zookeys.* 2016. № 630. P. 19–42.
41. Ekimova I., Korshunova T., Schepetov D., Neretina T., Sanamyan N., Martynov A. // *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.* 2015. V. 173. № 4. P. 841–886.
42. Kolbasov G.A., Chan B.K.K., Cheng Y.R. // *Zootaxa.* 2017. V. 4290. № 3. P. 591–599.
43. Yu M.C., Kolbasov G.A., Hosie A.M., Lee T.M., Chan B.K.K. // *Zootaxa.* 2017. V. 4277. № 2. P. 151–198.

44. Maran B.A.V., Kim I.H., Bratova O.A., Ivanenko V.N. // *Syst. Parasitol.* 2017. V. 94. № 2. P. 227–241.
45. Kolbasov G.A., Chan B.K.K., Molodtsova T.N., Achituv Y. // *Zootaxa.* 2016. V. 4178. № 2. P. 182–208.
46. Kolbasov G.A., Chan B.K.K., Petrunina A.S. // *Zootaxa.* 2015. V. 3972. № 3. P. 328–342.
47. Mikhailov K.G., Otto S., Japoshvili G. // *Zool. Middle East.* 2017. V. 63. № 4. P. 362–368.
48. Mikhailov K.G. // *Zookeys.* 2016. № 558. P. 153–169.
49. Tishechkin D.Y. // *Zootaxa.* 2017. V. 4216. № 6. P. 537–558.
50. Galinskaya T.V., Shatalkin A.I. // *Orient. Insects.* 2017. V. 51. № 1. P. 6–10.
51. Gorbunov O.G., Krupitsky A.V., Marusov A.A. // *Zootaxa.* 2017. V. 4273. № 4. P. 559–575.
52. Prosvirov A.S. // *Zootaxa.* 2017. V. 4323. № 2. P. 269–276.
53. Prosvirov A.S. // *Zootaxa.* 2017. V. 4232. № 3. P. 376–384.
54. Prosvirov A.S. // *Zootaxa.* 2016. V. 4168. № 2. P. 279–296.
55. Galinskaya T.V. // *Zookeys.* 2016. № 615. P. 119–141.
56. Galinskaya T.V., Shatalkin A.I. // *Zootaxa.* 2015. V. 4012. № 3. P. 581–592.
57. Ozerov A.L., Krivosheina M.G. // *Zootaxa.* 2015. V. 4012. № 2. P. 201–257.
58. Tishechkin D.Y. // *Zootaxa.* 2015. V. 3985. № 1. P. 31–52.
59. Prosvirov A.S. // *Zootaxa.* 2015. V. 3980. № 3. P. 442–446.
60. Krivosheina M.G., Ozerov A.L. // *Zootaxa.* 2015. V. 3974. № 4. P. 595–598.
61. Markevich G.N., Esin E.V., Saltykova E.A., Busarova O.Y., Anisimova L.A., Kuzishchin K.V. // *Russ. J. Mar. Biol.* 2017. V. 43. № 3. P. 216–223.
62. Vasil'eva E.D., Kim D., Vasil'ev V.P., Ko M.H., Won Y.J. // *Zootaxa.* 2016. V. 4208. № 6. P. 577–591.
63. Vasil'eva E.D., Mousavi-Sabet H., Vasil'ev V.P. // *Acta Ichthyol. Piscat.* 2015. V. 45. № 2. P. 189–197.
64. Chen J.M., Zhou W.W., Poyarkov N.A., Stuart B.L., Brown R.M., Lathrop A., Wang Y.Y., Yuan Z.Y., Jiang K., Hou M., et al. // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2017. V. 106. P. 28–43.
65. Min M.S., Baek H.J., Song J.Y., Chang M.H., Poyarkov N.A. // *Zootaxa.* 2016. V. 4169. № 3. P. 475–503.
66. Orlov N.L., Poyarkov N.A., Nguyen T.T. // *Russ. J. Herpetol.* 2015. V. 22. № 3. P. 206–218.
67. Poyarkov N.A., Rowley J.J.L., Gogoleva S.I., Vassilieva A.B., Galoyan E.A., Orlov N.L. // *Zootaxa.* 2015. V. 3931. № 2. P. 221–252.
68. Faizi H., Rastegar-Pouyani N., Rastegar-Pouyani E., Nazarov R., Heidari N., Zangi B., Orlova V., Poyarkov N. // *Zootaxa.* 2017. V. 4320. № 2. P. 289–304.
69. Alstrom P., Rasmussen P.C., Zhao C., Xu J.Z., Dalvi S., Cai T.L., Guan Y.Y., Zhang R.Y., Kalyakin M.V., Lei F.M., Olsson U. // *Avian Res.* 2016. V. 7. P. 1–39.
70. Kruskop S.V. // *Acta Chiropterol.* 2015. V. 17. № 1. P. 49–57.
71. Tishechkin D.Y. // *Zootaxa.* 2017. V. 4318. № 3. P. 531–547.
72. Tishechkin D.Y. // *Zootaxa.* 2017. V. 4318. № 1. P. 167–176.
73. Tishechkin D.Y. // *Zootaxa.* 2015. V. 3999. № 4. P. 537–548.
74. Poyarkov N.A., Duong T.V., Orlov N.L., Gogoleva S.S., Vassilieva A.B., Nguyen L.T., Nguyen V.D.H., Nguyen S.N., Che J., Mahony S. // *Zookeys.* 2017. № 672. P. 49–120.
75. Vassilieva A.B., Gogoleva S.S., Poyarkov N.A. // *Zootaxa.* 2016. V. 4127. № 3. P. 515–536.
76. Samotskaya V., Marova I., Kvartalnov P., Arkhipov V.Y., Ivanitskii V. // *Bird Study.* 2016. V. 63. № 4. P. 479–489.
77. Zhantiev R., Korsunovskaya O., Benediktov A. // *Eur. J. Entomol.* 2017. V. 114. P. 301–311.
78. Prudkovsky A.A., Neretina T.V. // *Polar Biol.* 2016. V. 39. № 3. P. 533–542.
79. Galinskaya T.V., Oyun N.Y., Teterina A.A., Shatalkin A.I. // *Oriental Insects.* 2016. V. 50. № 2. P. 69–83.
80. Soshina V.A., Pavlov S.D., Zelenina D.A. // *Russ. J. Genet.* 2016. V. 52. № 11. P. 1208–1213.
81. Pavlov S.D., Ponomareva E.V., Kholodova M.V., Melnikova M.N., Mineeva T.V. // *Biol. Bull.* 2016. V. 43. № 1. P. 12–20.
82. Stierandova S., Vukic J., Vasil'eva E.D., Zogaris S., Shumka S., Halacka K., Vetesnik L., Svatora M., Nowak M., Stefanov T., et al. // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2016. V. 94. P. 479–491.
83. Gruzdeva M.A., Pichugin M.Y., Kuzishchin K.V., Pavlov S.D., Melnikova M.N. // *Russ. J. Mar. Biol.* 2015. V. 41. № 6. P. 432–447.
84. Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S., Pavlov S.D., Chereshev I.A. // *Biol. J. Linn. Soc.* 2015. V. 116. № 1. P. 63–85.
85. Poyarkov N.A., Orlov N.L., Moiseeva A.V., Pawangkhanant P., Ruangsuwan T., Vassilieva A.B., Galoyan E.A., Nguyen T.T., Gogoleva S.S. // *Russ. J. Herpetol.* 2015. V. 22. № 4. P. 241–280.
86. Orlova V.F., Poyarkov N.A., Chirikova M.A., Nazarov R.A., Munkhbaatar M., Munkhbayar K., Terbish K. // *Zootaxa.* 2017. V. 4282. № 1. P. 1–42.
87. Spiridonova L.N., Valchuk O.P., Red'kin Y.A., Saitoh T., Kryukov A.P. // *Russ. J. Genet.* 2017. V. 53. № 8. P. 885–902.
88. Conklin J.R., Reneerkens J., Verkuil Y.I., Tomkovich P.S., Palsboll P.J., Piersma T. // *J. Ornithol.* 2016. V. 157. № 1. P. 325–332.
89. Abramov A.V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Rozhnov V.V. // *Zootaxa.* 2017. V. 4232. № 2. P. 216–230.
90. Bannikova A.A., Zemlemerova E.D., Colangelo P., Sozen M., Sevindik M., Kidov A.A., Dzuev R.I., Krystufek B., Lebedev V.S. // *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.* 2015. V. 175. № 4. P. 930–948.
91. Bogdanov A.S., Lebedev V.S., Zykov A.E., Bakloushinskaya I.Y. // *Russ. J. Genet.* 2015. V. 51. № 12. P. 1243–1248.
92. Poplavskaya N.S., Romanenko S.A., Serdyukova N.A., Trifonov V.A., Yang F.T., Nie W.H., Wang J.H., Bannikova A.A., Surov A.V., Lebedev V.S. // *Cytogenet. Genome Res.* 2017. V. 152. № 2. P. 65–72.
93. Poplavskaya N.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Belokon M.M., Belokon Y.S., Pavlenko M.V., Korablev V.P., Kartavtseva I.V., Bazhenov Y.A., Surov A.V. // *Russ. J. Genet.* 2017. V. 53. № 1. P. 76–90.
94. Lissovsky A.A., Obolenskaya E.V., Ge D.Y., Yang Q.S. // *Hystrix.* 2017. V. 28. № 1. P. 107–109.
95. Lissovsky A.A., Yatsentyuk S.P., Ge D.Y. // *Zool. Scr.* 2016. V. 45. № 6. P. 583–594.
96. Yuan Z.-Y., Zhou W.-W., Chen X., Poyarkov N.A., Chen H.-M., Jang-Liaw N.-L., Chou W.-H., Matzke N.J., Iizuka K., et al. // *Syst. Biol.* 2016. V. 65. № 5. P. 824–842.
97. Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков С.В., Мосалов А.А., Коблик Е.А. // XIV Межд. орнит. конф. Сев. Евр. 2015. Т. 2. С. 104–138.
98. Spangenberg V., Arakelyan M., Galoyan E., Matveevsky S., Petrosyan R., Bogdanov Y., Danielyan F., Kolomiets O. // *Genes.* 2017. V. 8. № 6. e149. doi: 10.3390/genes8060149
99. Мельникова М.Н., Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Малютина А.М. // *Изв. Акад. наук. Сер. биол.* 2018. № 1. С. 16–21.
100. Soshina V.A., Pavlov S.D., Zelenina D.A. // *Russ. J. Genet.* 2016. V. 52. № 11. P. 1336–1341.
101. Anton E., Yavorskaya M.I., Beutel R.G. // *J. Morphol.* 2016. V. 277. № 5. P. 615–633.
102. Polilov A.A., Shmakov A.S. // *Arthropod Struct. Dev.* 2016. V. 45. № 5. P. 496–507.
103. Temereva E.N. // *J. Morphol.* 2018. V. 279. № 2. P. 199–215.
104. Nanova O., Proa M. // *Polar Res.* 2017. V. 36. doi: 10.1080/17518369.2017.1310976
105. Tchesunov A.V. // *Helgol. Mar. Res.* 2015. V. 69. № 4. P. 343–384.

106. Geisen S., Mitchell E.A.D., Wilkinson D., Adl S., Bonkowski M., Brown M., Fiore-Donne A.M., Heger Th., Jassep V., Krashevskaya V., et al. // *Soil Biol. Biochem.* 2017. V. 111. P. 94–103.
107. Azovsky A.I., Garlitska L.A., Chertoprud E.S. // *Mar. Biol.* 2016. V. 163. № 5. P. 1–12.
108. Novichkova A.A., Azovsky A.I. // *Polar Biol.* 2017. V. 40. № 1. P. 185–198.
109. Kokarev V.N., Vedenin A.A., Basin A.B., Azovsky A.I. // *J. Sea Res.* 2017. V. 129. P. 61–69.
110. Ratcliffe J., Creevy A., Andersen R., Zarov E., Gaffney P., Taggart M., Mazei Yu., Tsyganov A., Rowson J., Lapshina E.D., et al. // *Sci. Total Environ.* 2017. V. 607–608. P. 816–828.
111. Novichkova A.A., Chertoprud E.S. // *J. Nat. Hist.* 2017. V. 51. № 29–30. P. 1781–1793.
112. Alalykina I.L., Dnestrovskaya N.Y., Jirkov I.A. // *Zookeys.* 2017. № 684. P. 1–18.
113. Garlitska L.A., Azovsky A.I. // *J. Nat. Hist.* 2016. V. 50. № 47–48. P. 2941–2959.
114. Chertoprud E.S., Sinev A.Y., Dimante-Deimantovica I. // *Zootaxa.* 2017. V. 4258. № 6. P. 561–573.
115. Sinev A.Y. // *Zootaxa.* 2016. V. 4200. № 4. P. 451–486.
116. Sinev A.Y., Yusoff F.M. // *Zootaxa.* 2015. V. 4000. № 5. P. 581–591.
117. Malysheva E., Mazei N., Shapovalov M., Saprykin M., Mazei Yu. // *Inland Water Biol.* 2017. V. 10. № 1. P. 92–96.
118. Romanov A.A., Koroleva E.G., Dikareva T.V. // *Nat. Conservation-Bulgaria.* 2017. № 22. P. 191–218.
119. Bushuev A., Tolstenkov O., Zubkova E., Solovyeva E., Kerimov A. // *Curr. Zool.* 2018. V. 64. № 1. P. 33–43.
120. Kramina T.E., Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M., Kirkbride J.H., Volis S., Deng T., Sokoloff D.D. // *Taxon.* 2016. V. 65. № 5. P. 997–1018.
121. Sokoloff D.D., Kramina T.E. // *Phytotaxa.* 2016. V. 245. № 1. P. 75–78.
122. Zhang M.L., Zeng X.Q., Sanderson S.C., Byalt V.V., Sukhorukov A.P. // *PLoS One.* 2017. V. 12. № 9. P. e0178389.
123. Lyskov D.F., Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Pimenov M.G. // *Plant Systematics Evol.* 2017. V. 303. № 7. P. 815–826.
124. Lyskov D., Samigullin T. // *Phytotaxa.* 2017. V. 326. № 3. P. 202–210.
125. Lyskov D.F., Samigullin T.H., Pimenov M.G. // *Phytotaxa.* 2017. V. 299. № 2. P. 223–233.
126. Sukhorukov A.P., Mavrodiev E.V., Struwig M., Nilova M.V., Dzhaliylova K.K., Balandin S.A., Erst A., Krinitsyna A.A. // *PLoS One.* 2015. V. 10. № 2. P. e0117974.
127. Sukhorukov A.P., Kushunina M. // *Israel J. Plant Sci.* 2017. V. 64. № 1–2. P. 31–47.
128. Zaychenko S.G., Zernov A.S. // *Wulfenia.* 2017. V. 24. P. 205–220.
129. Fedosov V.E., Fedorova A.V., Ignatova E.A., Bobrova V.K., Troitsky A.V. // *Mol. Biol.* 2015. V. 49. № 6. P. 890–894.
130. Fedosov V.E., Fedorova A.V., Fedosov A.E., Ignatov M.S. // *Bot. J. Linnean Soc.* 2016. V. 181. № 2. P. 139–155.
131. Fedosov V., Fedorova A., Ignatova E. // *J. Bryology.* 2017. V. 39. № 2. P. 161–170.
132. Blockeel T.L., Kucera J., Fedosov V.E. // *J. Bryology.* 2017. V. 39. № 3. P. 247–254.
133. Logacheva M.D., Krinitsina A.A., Belenikin M.S., Khafizov K., Konorov E.A., Kuptsov S.V., Speranskaya A.S. // *BMC Plant Biology.* 2017. V. 17. № S2. P. 255.
134. Samigullin T.H., Logacheva M.D., Terenteva E.I., Degtjareva G.V., Vallejo-Roman C.M. // *Biochemistry (Moscow).* 2016. V. 81. № 9. P. 981–985.
135. Milyutina I.A., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Goryunov D.V., Troitsky A.V. // *Biochemistry (Moscow).* 2015. V. 80. № 11. P. 1485–1491.
136. Seregin A.P., Anackov G., Friesen N. // *Bot. J. Linnean Soc.* 2015. V. 178. № 1. P. 67–101.
137. Seregin A.P. // *Phytotaxa.* 2015. V. 205. № 3. P. 211–214.
138. Koçyiğit M., Seregin A.P., Ozhatay N., Friesen N. // *Phytotaxa.* 2016. V. 275. № 3. P. 228–242.
139. Sukhorukov A.P., Kushunina M. // *Phytokeys.* 2016. № 73. P. 93–116.
140. Sukhorukov A.P., Kushunina M. // *Phytotaxa.* 2015. V. 218. № 3. P. 227–240.
141. Lyskov D., Kljuykov E., Guner E.D., Samigullin T. // *Phytotaxa.* 2017. V. 331. № 2. P. 253–262.
142. Pimenov M.G., Degtjareva G.V., Ostroumova T.A., Samigullin T.H., Averyanov L.V. // *Phytotaxa.* 2016. V. 244. № 3. P. 248–262.
143. Sukhorukov A.P., Zhang M.L., Kushunina M. // *Phytotaxa.* 2015. V. 203. № 2. P. 138–146.
144. Sukhorukov A.P., Kushunina M., Verloove F. // *Plant Ecol. Evol.* 2016. V. 149. № 2. P. 249–256.
145. Sukhorukov A.P., Nilova M.V. // *Botany Lett.* 2016. V. 163. № 3. P. 237–250.
146. Yurtseva O.V., Kuznetsova O.I., Mavrodiev E.V. // *Phytotaxa.* 2016. V. 268. № 1. P. 1–24.
147. Yurtseva O.V., Kuznetsova O.I., Mavrodieva M.E., Mavrodiev E.V. // *Peer J.* 2016. V. 4. P. e1977.
148. Yurtseva O.V., Severova E.E., Mavrodiev E.V. // *Phytotaxa.* 2017. V. 314. № 2. P. 151–194.
149. Seregin A.P. // *Phytotaxa.* 2017. V. 303. № 1. P. 89–92.
150. McIntosh T.T., Blom H.H., Kuznetsova O.I., Ignatova E.A. // *Phytotaxa.* 2017. V. 299. № 2. P. 234–242.
151. Nobis M., Nowak A., Piwarczyk R., Ebel A.L., Kiraly G., Kushunina M., Sukhorukov A.P., Chernova O.D., Kipriyanova L.M., Paszko B., et al. // *Botany Lett.* 2016. V. 163. № 2. P. 159–174.
152. Borovichev E., Fedosov V., Vilnet A. // *Cryptogamie Bryol.* 2016. V. 37. № 4. P. 445–454.
153. Seregin A.P., Yevseyenkov P.E., Svirin S.A., Fateryga A.V. // *Wulfenia.* 2015. V. 22. P. 33–82.
154. Severova E., Volkova O. // *Aerobiologia.* 2017. V. 33. № 2. P. 253–264.
155. Volkova O., Severova E., Nosova M. // *Grana.* 2016. V. 55. № 4. P. 311–318.
156. Volkova O., Severova E., Polevova S. // *Grana.* 2017. V. 56. № 5. P. 368–376.
157. Polevova S., Krinitsina A. // *Wulfenia.* 2017. V. 24. P. 125–133.
158. Krinitsina A.A., Sizova T.V., Zaika M.A., Speranskaya A.S., Sukhorukov A.P. // *Biochemistry (Moscow).* 2015. V. 80. № 11. P. 1478–1484.
159. Seregin A.P. // *Taxon.* 2016. V. 65. № 1. P. 206–208.
160. Dobrovol'skaya T., Zvyagintsev D., Chernov I.Y., Golovchenko A., Zenova G., Lysak L., Manucharova N., Marfenina O., Polyanskaya L., Stepanov A. // *Eurasian Soil Sci.* 2015. V. 48. № 9. P. 959–967.
161. Kudinova A., Lysak L., Soina V., Mergelov N., Dolgikh A., Shorkunov I. // *Eurasian Soil Sci.* 2015. V. 48. № 3. P. 276–287.
162. Manucharova N., Trosheva E., Kol'tsova E., Demkina E., Karaevskaya E., Rivkina E., Mardanov A. // *Microbiology.* 2016. V. 85. № 1. P. 102–108.
163. Marfenina O., Nikitin D., Ivanova A. // *Eurasian Soil Sci.* 2016. V. 49. № 8. P. 934–941.
164. Nikitin D., Marfenina O., Kudinova A., Lysak L., Mergelov N., Dolgikh A., Lupachev A. // *Eurasian Soil Sci.* 2017. V. 50. № 9. P. 1086–1097.

165. Pankratov T., Kachalkin A., Korchikov E., Dobrovol'skaya T. // *Microbiology*. 2017. V. 86. № 3. P. 293–309.
166. Viner I.A., Kokaeva L.Y. // *Folia Cryptogamica Estonica*. 2017. V. 54. P. 43.
167. Crous P., Wingfield M., Guarro J., Hernández-Restrepo M., Sutton D., Acharya K., Barber P., Boekhout T., Dimitrov R., Dueñas M. // *Persoonia: Mol. Phylogeny Evol. Fungi*. 2015. V. 34. P. 167.
168. Crous P., Wingfield M.J., Burgess T., Carnegie A., Hardy G.S.J., Smith D., Summerell B.A., Cano-Lira J., Guarro J., Houbraeken J., et al. // *Persoonia*. 2017. V. 39. P. 270–467.
169. Morozova O., Noordeloos M., Popov E., Alexandrova A. // *Mycol. Progress*. 2018. V. 17. P. 381–392.
170. Ivanova A., Nikolaeva V., Marfenina O. // *Eurasian Soil Sci*. 2015. V. 48. № 5. P. 501–508.
171. Marfenina O.E., Danilogorskaya A.A. // *Pedobiologia*. 2017. V. 60. P. 11–19.
172. Glushakova A., Kachalkin A., Zheltikova T., Chernov I.Y. // *Microbiology*. 2015. V. 84. № 5. P. 722–725.
173. Glushakova A., Kachalkin A., Tiunov A., Chernov I.Y. // *Eurasian Soil Sci*. 2017. V. 50. № 7. P. 820–825.
174. Glushakova A., Kachalkin A., Chernov I.Y. // *Eurasian Soil Sci*. 2015. V. 48. № 2. P. 201–207.
175. Glushakova A., Kachalkin A., Chernov I.Y. // *Microbiology*. 2015. V. 84. № 5. P. 717–721.
176. Glushakova A., Kachalkin A., Chernov I.Y. // *Eurasian Soil Sci*. 2016. V. 49. № 7. P. 792–795.
177. Abdullabekova D., Magomedova E., Magomedov G., Aliverdieva D., Kachalkin A. // *Eurasian Soil Sci*. 2017. V. 50. № 12. P. 1463–1467.
178. Kachalkin A., Abdullabekova D., Magomedova E., Magomedov G., Chernov I.Y. // *Microbiology*. 2015. V. 84. № 3. P. 425–432.
179. Glushakova A., Kachalkin A., Maksimova I., Chernov I.Y. // *Microbiology*. 2016. V. 85. № 4. P. 488–492.
180. Gmshinskiy V.I., Buchtayarova N.Y., Matveev A.V. // *Botanica Lithuanica*. 2017. V. 23. № 2. P. 107–110.
181. Novozhilov Y.K., Erastova D.A., Shchepin O.N., Schnittler M., Alexandrova A.V., Popov E.S., Kuznetov A.N. // *Nova Hedwigia*. 2017. V. 104. № 1–2. P. 143–182.
182. Sadykova V., Kurakov A., Korshun V., Rogozhin E., Gromovykh T., Kuvarina A., Baranova A. // *Antibiotiki i khimioterapiia*. 2015. V. 60. № 11–12. P. 3–8.
183. Karpova N., Andryushina V., Stytsenko T., Druzhinina A., Feofanova T., Kurakov A. // *Appl. Biochem. Microbiol*. 2016. V. 52. № 3. P. 316–323.
184. Blagoveshchenskaya E.Y., Popkova E. // *Moscow University Biol. Sci. Bull*. 2016. V. 71. № 2. P. 80–81.
185. Elansky S., Pobedinskaya M., Kokaeva L., Statsyuk N., Dyakov Y.T. // *J. Plant Pathol*. 2015. V. 97. № 3. P. 449–456.
186. Kokaeva L.Y., Belosokhov A.F., Doeva L.Y., Skolotneva E.S., Elansky S.N. // *J. Plant Dis. Protection*. 2017. V. 125. P. 205–212.
187. Krutyakov Y.A., Kudrinskiy A.A., Zherebin P.M., Yapryntsev A.D., Pobedinskaya M.A., Elansky S.N., Denisov A.N., Mikhaylov D.M., Lisichkin G.V. // *Materials Res. Express*. 2016. V. 3. № 7. P. 075403.
188. Kutuzova I., Kokaeva L.Y., Pobedinskaya M., Krutyakov Y.A., Skolotneva E., Chudinova E., Elansky S. // *J. Plant Pathol*. 2017. V. 99. № 3. P. 635–642.
189. Yurkov A.M. // *Yeast*. 2018. V. 35. P. 369–378.
190. Cheptsov V.S., Vorobyova E.A., Manucharova N.A., Gorlenko M.V., Pavlov A.K., Vdovina M.A., Lomasov V.N., Bulat S.A. // *Extremophiles*. 2017. V. 21. № 6. P. 1057–1067.
191. Grum-Grzhimaylo O.A., Debets A.J., Bilanenko E.N. // *Mycologia*. 2016. V. 108. № 2. P. 233–254.
192. Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L., Bondarenko S.A., Debets A.J., Bilanenko E.N. // *Fungal Diversity*. 2016. V. 76. № 1. P. 27–74.
193. Bondarenko S.A., Ianutsevich E.A., Danilova O.A., Grum-Grzhimaylo A.A., Kotlova E.R., Kamzolnikina O.V., Bilanenko E.N., Tereshina V.M. // *Extremophiles*. 2017. V. 21. № 4. P. 743–754.