

# Форма «Т». Титульный лист отчета (итогового отчета) о выполнении проекта

Название проекта: <b>Морские виды, объекты промысла и марикультуры, в условиях гибридизации и клональных раковых инфекций</b>		Номер проекта: <b>19-74-20024</b>	
		Код типа проекта: <b>НИМУ(2019)</b>	
		Отрасль знания: <b>04</b>	
Фамилия, имя, отчество (при наличии) руководителя проекта: <b>Стрелков Петр Петрович</b>		Контактные телефон и e-mail руководителя проекта: <b>+79213169430, p_strelkov@yahoo.com</b>	
Полное и краткое название организации, через которую осуществляется финансирование проекта: <b>федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Санкт-Петербургский государственный университет"</b> <b>СПбГУ, Санкт-Петербургский государственный университет</b>			
Наименование ОИ: <b>Научный парк СПбГУ</b> <b>Научный парк СПбГУ</b>			
Объем средств, фактически полученных от РНФ в 2022 г.: <b>6000</b> тыс. руб.		Год начала проекта: <b>2019</b>	Год окончания проекта: <b>2022</b>
Перечень приложений к отчету	1. Копии публикаций* в соответствии с Формой 2о - шт. на стр. в 1 экз. * К печатному экземпляру отчета прикладываются только копии первой (с указанием авторов) страницы и страницы со ссылкой на поддержку от РНФ.		
Гарантирую, что при подготовке отчета не были нарушены авторские и иные права третьих лиц и/или имеется согласие правообладателей на представление в РНФ материалов и их использование РНФ для проведения экспертизы и для их обнародования.			
Подпись** руководителя проекта _____/П.П. Стрелков/		Дата подачи отчета:	
Подпись** руководителя организации*** _____/		Печать (при наличии) организации	

К отчету прилагаются (прошиваются в составе бумажной версии отчета) копии всех публикаций\*\*\*\* по проекту в соответствии с Формой 2о.

\*\* Подписи должны быть расшифрованы.

\*\*\* Либо уполномоченного представителя, действующего на основании доверенности или распорядительного документа. В случае подписания формы уполномоченным представителем организации (в т.ч. – руководителем филиала) к печатному экземпляру отчета прилагается копия распорядительного документа или доверенности, заверенная печатью организации (при наличии).

\*\*\*\* К печатному экземпляру отчета прикладываются только копии первой (с указанием авторов) страницы и страницы со ссылкой на поддержку от РНФ.

## Отчет о выполнении проекта № 19-74-20024

### «Морские виды, объекты промысла и марикультуры, в условиях гибридизации и клональных раковых инфекций», в 2022 году

**Номер регистрации сведений о начинаемой научно-исследовательской работе в единой государственной информационной системе учета научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения (rosrid.ru):**

В соответствии с Постановлением Правительства Российской Федерации от 12 апреля 2013 г. № 327 «О единой государственной информационной системе учета научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения».

AAAA-A19-119030690069-8

#### 1.1. Заявленный в проекте план работы научного исследования на отчетный период

Формируется в соответствии с заявкой на участие в конкурсе.

Направление 1. Анализ паттернов гибридизации и интрогрессии.

1.1. Продолжить наблюдения за динамикой «криптических» видов мидий *Mytilus edulis* и *M. trossulus* и гибридной зоны между ними в водах Кольского полуострова.

1.1.1 Динамика видов. В Белом море продолжить наблюдения за таксономической структурой четырех мониторинговых поселений в вершине Кандалакшского залива и переписать состав поселений из точек генетических исследований 2000-2010 гг., не изученных в 2021 году. Завершить анализ данных о распределении видов в водах Кандалакшского залива, выявить средовые факторы, регулирующие таксономический состав смешанных поселений. В Баренцевом море продолжить подробное картирование распределения видов в южной части Кольского залива. Завершить анализ данных о биотопическом распределении *M. edulis* и *M. trossulus* в губе Тюва Кольского залива, динамике их симпатрических поселений за 2004-2018 гг. и динамике популяций мидий района Тювы за все время научных исследований (1930-2010 гг.). Проанализировать богатые «малолокусные» (аллозимные) данные проекта по Кольской гибридной зоне для ответа на вопрос: как менялась, за годы исследований, генотипическая структура отдельных генераций мидий в разных точках залива.

1.1.2 Анализ паттернов гибридизации. Увеличить объем мультилокусных (KASP) данных о генотипической структуре выборок из гибридных зон. Выборки должны удовлетворять следующим критериям: быть смешанными (*M. edulis*, *M. trossulus*), представлять контрастные местообитания; также желательно, чтобы у животных был известен пол.

1.2 Проверить гипотезы о заходах атлантической сельди *C. harengus* в Белое море и ее гибридизации с беломорской сельдью *C. pallasii* в настоящее время.

На примере коллекционных сборов сельди из разных географических популяций и сборов нерестящейся беломорской сельди 2021 года отработать новые ядерные и митохондриальные маркеры, информативные для различения *C. pallasii* и *C. harengus*. Генотипировать сельдей с разным числом позвонков из сборов 2021 г., проверить таксономический статус рыб с повышенным числом позвонков, убедиться в наличии/отсутствии в сборах генотипов *C. harengus* и межвидовых гибридов ранних поколений.

Направление 2. Популяционная транскриптомика *Limecola* (*Macoma*) *balthica*.

2.1. Завершить анализ данных по популяционной структуре *L. balthica*, ядерно-цитоплазматическому неравновесию и интрогрессии в европейских популяциях, на генофонды которых повлияла гибридизация между двумя эволюционными линиями ракушки.

Направление 3. Описание варьирования фенотипов.

3.1. Для *Clupea* из разных европейских популяций, проанализировать связь между генетическим и морфологическим дистанциями с использованием вновь полученных генетических данных. Для беломорских сельдей 2021 г. сбора, если подтвердится их таксономическая гетерогенность, провести подробный морфологический сравнительный анализ генотипов по комплексу меристических признаков, описывающих костные структуры. На всех накопленных по сельди данных провести следующий анализ: разделить общую внутривидовую фенотипическую изменчивость остеологических признаков на факториальный (обусловленный генотипической гетерогенностью и разнообразием условий среды) и стохастический компонент (обусловленный нестабильностью развития), путем использования данных по флуктуирующей асимметрии, и тестировать гипотезу проекта о том, что у гибридов факториальный компонент выше из-за их более высокого генетического разнообразия.

Направление 4. В поисках СТС.

4.1 Продолжение исследования разнообразия и паттернов распределения трансмиссивного рака в популяциях мидий *Mytilus* северных и дальневосточных морей России с использованием цитологических и генетических методов диагностики рака. Главные направления работ будут следующие. 4.1.1. Обработать богатые коллекционные сборы 2021 г. из окрестностей Магадана Охотского моря (карта на рис. 4.2.1). 4.1.2. Провести исследование, подобное Магаданскому, нацеленное на поиск "очагов" рака в Кольском заливе Баренцева моря, где по нашим предварительным данным, есть трансмиссивный рак. 4.1.3. Продолжить поиск трансмиссивного рака в других морях, в первую очередь Белого моря.

4.2 Отработка секвенирования фрагментов диагностических для трансмиссивного рака мидий локусов (EF1a, COI, CR) с помощью секвенирования следующего поколения (NGS) на системе высокопроизводительного полногеномного секвенирования MiSeq Sequencing System на базе ПЦ "Биобанк" СПбГУ. По задумке, данный подход должен заменить, как более точный, метод молекулярного клонирования, которое сейчас применяется для идентификации нуклеотидных последовательностей раковых и хозяйских аллелей, находящихся в смеси в ПЦР-продукте. Потребуется подбор специфичных праймеров для амплификации фрагментов не более 500 п.н. локусов, а также биоинформационного алгоритма обработки полученных данных.

4.3 Определение круга генотипов хозяев трансмиссивного рака в гибридной зоне между *M. edulis* и *M. trossulus* в водах Кольского полуострова (Кольский залив, Белое море). Родительский вид для всех известных линий рака - *M. trossulus*, его генотип родственен этому виду. В Кольской гибридной зоне мы имеем смесь генотипов *M. edulis*, *M. trossulus* и разнообразных гибридов, причем генофонды родительских видов несут следы интрогрессии, в частности митохондриальной. "Разглядеть" на фоне *M. trossulus*-подобного генотипа рака генотип *M. edulis*, тем более гибрида, и формально его описать - сложная задача. Один из подходов, предложенный Hammel et al. 2001 основан на генотипировании тканей раковых мидий по батареям таксономически-информативных маркеров SNP методом аллель специфичной ПЦР (KASP). KASP (полу)количественно определяет соотношение аллелей в тканях, что теоретически должно позволять отличать гетерозигот (соотношение 1:1) от химер (соотношение иное). Мы в первую очередь попробуем применить этот подход.

4.4 Провести, методами цитологии и гистологии, сравнительное исследование диссеминированной неоплазии у мидий, инфицированных разными генетическими линиями трансмиссивного рака (BTN1, BTN2, не-трансмиссивный рак) из популяций мидий дальневосточных морей, где разные формы рака встречаются вместе.

4.5. В 2020 году нами была предпринята попытка создания культуры неопластических клеток мидий, однако она не увенчалась успехом. Мы планируем продолжить эксперименты по культивированию раковых гемоцитов мидий, используя разные клоны трансмиссивного рака и методические заделы прошлых исследований (Walker et al. 2009, Odintsova et al. 2017; работы по проекту 2020 г.).

4.6. Продолжить поиск диссеминированной неоплазии и трансмиссивного рака у маком *Limecola balthica* в Баренцевом море методами проточной цитометрии и анализа митохондриальной гетероплазии. Методы генотипирования придется совершенствовать (добиваться стабильной амплификации полиморфного COIII), а маком искать крупных (>1.5 см), поскольку у мелких сложно брать гемолимфу.

4.7. Провести поиск наиболее зараженных раком мидий, секвенировать транскрипты гемолимфы и мышц ноги этих мидий (не менее пяти раковых мидий), а также контрольных здоровых мидий. Провести анализ дифференциальной экспрессии и выявить генные пути, наиболее отличающиеся между пораженными раком и здоровыми тканями. Определить на основе транскриптомных данных ядерные локусы, дифференцированные между разными линиями рака и его хозяевами мидиями.

Командировки. Запланированы командировки на Белое и Баренцево моря для сбора материала для пяти участников проекта. Мы также планируем принять очное участие в IV международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» 18-21 октября 2022 г. в Государственном Дарвиновском музее и, если позволит эпидемиологическая ситуация, в перенесенном с 2021 на 2022 г. International Symposium on Advances in Marine Mussel Research в Спотте (Польша).

## 1.2. Заявленные научные результаты на конец отчетного периода

Формируется в соответствии с заявкой на участие в конкурсе.

Направление 1. Анализ паттернов гибридизации и интрогрессии.

1.1. *Mytilus edulis* и *M. trossulus* в водах Кольского полуострова

1.1.1. Динамика видов. В Белом море получены данные о таксономической структуре четырех мониторинговых

поселений в вершине Кандалакшского залива и пере-описан генетический состав поселений из точек генетических исследований 2000-2010 гг. В Баренцевом море детализировано распределение видов в южной части Кольского залива.

Завершены анализы двух массивов данных: (1) По распределению видов в водах Кандалакшского залива в связи с градиентами основных факторов среды, (2) По биотопическому распределению видов в губе Тюва Кольского залива, динамике их симпатрических поселений за 2004-2018 гг. и динамике популяций мидий района Тювы за все время научных исследований (1930-2010 гг.).

Проанализированы богатые «малолокусные» (аллозимные) данные проекта по Кольской гибридной зоне, для ответа на вопрос: как менялась, за годы исследований, генотипическая структура отдельных генераций мидий в разных точках залива.

1.1.2. Увеличен объем мультилокусных (KASP) данных о генотипической структуре выборки из гибридных зон (минимум 200 генотипов). В выборках из контрастных местообитаний оценены частоты гибридов, их разнообразие, а также связь между генотипом и полом мидий.

1.2. Проверены гипотезы о заходах атлантической сельди *Clupea harengus* в Белое море и ее гибридизации с беломорской сельдью *C. pallasii* в настоящее время. На примере коллекционных сборов сельди из разных географических популяций и сборов нерестящейся беломорской сельди 2021 года отработаны новые ядерные и митохондриальные маркеры, информативные для различения *C. pallasii* и *C. harengus*. Генотипированы сельди с разным числом позвонков из сборов 2021 г., проверены гипотезы о наличии в сборах генотипов *C. harengus* и межвидовых гибридов ранних поколений.

Направление 2. Популяционная транскриптомика макамы *Limecola (Macoma) balthica*.

2.1. Завершен анализ популяционной структуры *L. balthica*, ядерно-цитоплазматического неравновесия и интрогрессии в европейских популяциях, на генофонды которых повлияла гибридизация между двумя эволюционными линиями ракушки (по имеющимся данным).

Направление 3. Описание варьирования фенотипов.

3.1. Для *Clupea* из разных европейских популяций проанализированы связи между генетическим и морфологическим дистанциями с использованием вновь полученных генетических данных. Для беломорских сельдей 2021 г. сбора, если подтвердится их таксономическая гетерогенность (п. 1.2), проведен подробный морфологический сравнительный анализ разных генотипов по комплексу меристических признаков, описывающих костные структуры. На всех накопленных по сельди данных проведен анализ вклада факториального и стохастического компонентов в общую внутривидовую фенотипическую изменчивость остеологических признаков и проверена гипотеза проекта о том, что у гибридов факториальный компонент выше из-за их более высокого генетического разнообразия.

Направление 4. В поисках CTC.

4.1. Получены новые данные по распространению и разнообразию трансмиссивного рака *Mytilus* в морях России. По свежим и коллекционным сборам проведен поиск «очагов» рака путем подробного картирования инфекции в популяциях мидий окрестностей Магадана в Охотском море и Мурманска в Баренцевом море.

4.2. На коллекционных и свежих сборах апробирована перспективная методика различения раковых и хозяйских аллелей у мидий, инфицированных трансмиссивным раком, с помощью секвенирования следующего поколения (NGS) на MiSeq Sequencing System. Результаты сопоставлены с таковыми, полученными традиционным методом молекулярного клонирования. В случае удачи, уточнено разнообразие генотипов рака по ядерным и митохондриальным маркерам внутри и между инфицированными мидиями, в том числе из разных географических популяций.

4.3. Апробированы подходы, в первую очередь с использованием метода аллель специфичной ПЦР (KASP), к определению видового генотипа инфицированных трансмиссивным раком мидий из гибридной зоны между *M. edulis* и *M. trossulus* в водах Кольского полуострова. Проверена гипотеза о заражении раком, эндемичным для инвазивного *M. trossulus*, атлантического вида *M. edulis*, а также гибридов между *M. edulis* и *M. trossulus*.

4.4. Проведено сравнительное цитологическое и гистологическое исследование двух эволюционных линий трансмиссивных неоплазий мидий на примере дальневосточных популяций мидий, где эти линии встречаются вместе.

4.5. Проведен новый эксперимент по культивированию раковых гемоцитов мидий с использованием разных клонов трансмиссивного рака и подходов, наработанных в предыдущих экспериментах (Walker et al. 2009; Odintsova et al. 2017; работы по проекту 2020 г.).

4.6. Методами проточной цитометрии и анализа митохондриальной гетероплазмы изучены новые макамы *L. balthica* из баренцевоморских популяций, где отмечали диссеминированную неоплазию и «химеризм» по транскриптомным данным. Сделаны предварительные выводы о наличии/отсутствии CTC у ракушки.

4.7. Секвенированы транскрипты гемолимфы и мышц ноги сильно зараженных BTN мидий (не менее пяти мидий) и контрольных здоровых мидий из тех же популяций. Проведен анализ дифференциальной экспрессии, выявлены

генные пути, наиболее отличающиеся между пораженными раком и здоровыми тканями. На основе транскриптомных данных выявлены ядерные локусы, наиболее дифференцированные между разными линиями рака и его хозяевами мидиями.

**1.3. Сведения о фактическом выполнении плана работы в отчетный период**  
(фактически проделанная работа, от 3 до 10 стр.)

Все планируемые в отчетный период работы выполнены полностью:

**1.4. Сведения о достигнутых конкретных научных результатах в отчетном периоде**  
(от 1 до 5 стр.)

Все запланированные в отчетном периоде научные результаты достигнуты:

В ходе реализации проекта выполнялись эксперименты с участием лабораторных животных:

**1.5. Описание выполненных в отчетном периоде работ и полученных научных результатов для публикации на сайте РНФ**

**на русском языке** (до 3 страниц текста, также указываются ссылки на информационные ресурсы в сети Интернет (url-адреса), посвященные проекту)

**на английском языке**

**1.6. Файл с дополнительными материалами**

(при необходимости представления экспертному совету РНФ дополнительных графических материалов к отчету по проекту, файл размером до 3 Мб в формате pdf)

---

**1.7. Перечень публикаций в отчетном периоде по результатам проекта**

(добавляются из списка публикаций, зарегистрированных участниками проекта)

**1.8. В отчетном периоде возникли исключительные права на результаты интеллектуальной деятельности (РИД),**

созданные при выполнении проекта:

Нет

## 1.9. Показатели реализации проекта

**Показатели кадрового состава научного коллектива** (рассчитываются как округленное до целого отношение суммы количества месяцев, в которых действовали в отчетном периоде в отношении членов научного коллектива приказы о составе научного коллектива, к количеству месяцев, в которых действовало в отчетном периоде соглашение)

Плановые значения указываются только для показателей, предусмотренных соглашением.

Показатели	Единица измерения	2022 год	
		план	факт
Число членов научного коллектива	человек	10	
Число исследователей в возрасте до 39 лет (включительно) среди членов научного коллектива	человек	5	
Число аспирантов (интернов, ординаторов, адъюнктов) очной формы обучения среди членов научного коллектива	человек		
Количество лиц категории «Вспомогательный персонал»	человек		

**Публикационные показатели реализации проекта** (значения показателей формируются автоматически на основе данных, представленных в форме 2о (накопительным итогом). Показатели публикационной активности приводятся в отношении публикаций, имеющих соответствующую ссылку на поддержку Российского научного фонда и на организацию (в последнем случае – за исключением публикаций, созданных в рамках оказания услуг сторонними организациями).

Плановые значения указываются только для показателей, предусмотренных соглашением.

Публикационные показатели реализации проекта (нарастающим итогом)	Единица измерения	план	факт
Количество содержащих результаты исследований по проекту различных публикаций <sup>1</sup> членов научного коллектива в ведущих рецензируемых <sup>2</sup> российских и зарубежных научных изданиях <sup>1</sup> К указанным публикациям не относятся публикации, направленные в издательство до начала практической реализации проекта (до заключения грантового соглашения). <sup>2</sup> Издания, индексируемые в библиографических зарубежных базах данных публикаций и/или Russian Science Citation Index (RSCI).	Ед.		7
в том числе:			
в изданиях, индексируемых в библиографических базах данных Web of Science и/или SCOPUS	Ед.	10	7
в изданиях, входящих в первый квартиль (Q1) по импакт-фактору JCR Science Edition или JCR Social Sciences Edition, по SJR (принадлежность издания к Q1 в Scopus определяется по базе данных <a href="http://www.scimagojr.com/">http://www.scimagojr.com/</a> )	Ед.		6
в российских изданиях, входящих во второй квартиль (Q2) по импакт-фактору JCR Science Edition или JCR Social Sciences Edition, по SJR (принадлежность издания к Q2 в Scopus определяется по базе данных <a href="http://www.scimagojr.com/">http://www.scimagojr.com/</a> )	Ед.		0
в изданиях, индексируемых в библиографической базе данных RSCI	Ед.		0
в изданиях, индексируемых в иных зарубежных библиографических базах данных	Ед.		0
Количество публикаций <sup>3</sup> с учетом квартилей <sup>3</sup> Указанное количество публикаций может изменяться в случае принятия экспертным советом РНФ решения об отказе учета публикации в качестве отчетной или отказа от действия повышающих коэффициентов в отношении публикации в случае принадлежности издания к Q1 или Q2.	Ед.	10	13

## 1.10. Информация о представлении достигнутых научных результатов на научных мероприятиях (конференциях, симпозиумах и пр.)

(в том числе форма представления – приглашенный доклад, устное выступление, стендовый доклад)

1.11. Все публикации, информация о которых представлена в пункте 1.9, имеют указание на получение финансовой поддержки от Фонда:

1.12. Информация (при наличии) о публикациях в СМИ, посвященных результатам проекта, с упоминанием Фонда:

Нет

1.13. Изменялся ли в отчетном периоде состав основных исполнителей проекта?

Нет

**Основные исполнители проекта в 2022 г.:**

Лайус Дмитрий Людвигович

Одинцова Нэлия Адольфовна

(в случаях изменения состава основных исполнителей проекта, указанных в заявке на участие в конкурсе, в составе отчета представляются сведения об исключении членов научного коллектива из состава основных исполнителей и о новых основных исполнителях проекта в соответствии с формой 2 приложения № 1 к конкурсной документации о проведении конкурса)

1.14. Форма трудового договора с руководителем проекта соответствует указанной в исходной заявке на участие в конкурсе (п. 2.16 Формы 2):

«Организация будет являться основным местом работы: да»

Заключенный с руководителем проекта трудовой (срочный трудовой) договор предусматривает продолжительность рабочего времени исходя из ежедневного или еженедельного графика работы (за исключением (ст. 104 ТК РФ) работников, занятых на круглосуточных непрерывных работах, а также на других видах работ, где по условиям производства (работы) не может быть соблюдена установленная ежедневная или еженедельная продолжительность рабочего времени).

В случае осуществления работы в режиме гибкого рабочего времени (ст. 102 ТК РФ), была обеспечена отработка руководителем проекта суммарного количества рабочих часов в течение рабочего дня или недели. Руководитель проекта при его реализации проживает и осуществляет трудовую деятельность на территории Российской Федерации. Организация своевременно информировала Фонд о предоставлении руководителю проекта отпуска (отпусков) без сохранения заработной платы длительностью более 30 дней в календарном году:

1.15. План работ научного исследования в отчетном году не изменялся и выполнен в полном объеме:

Перечень<sup>4</sup> работ из Плана научного исследования, которые не были выполнены в связи с объективными обстоятельствами (описание работы из Плана научного исследования, подробное пояснение о приведших к невыполнению обстоятельств):

<sup>4</sup> При наличии, в отчете о целевом использовании средств гранта необходимо будет указать объем денежных средств, не затраченных на выполнение работ из Плана научного исследования, которые не были выполнены в связи с объективными обстоятельствами, и которые будут возвращены в Фонд (с учетом понесенных необратимых расходов).

Объем средств, запланированный для выполнения вышеуказанных работ из Плана научного исследования:

Информация о замене работ из Плана научного исследования, которые не были выполнены в связи с объективными обстоятельствами, на иные выполненные работы, которые соответствовали цели выполняемого исследования, с обоснованием такого соответствия и равнозначности замены:

Информация о владельце ОИ

**1.16. Официальный сайт ОИ (страница ОИ на официальном сайте владельца ОИ)**

<http://researchpark.spbu.ru>

**Указанный сайт содержит утвержденные в установленном порядке владельцем ОИ:**

- перечень оборудования ОИ, содержащий наименование и основные характеристики приборов;
- перечень применяемых ОИ методик измерений;
- перечень выполняемых ОИ типовых работ и (или) оказываемых услуг с указанием единицы измерения выполняемой работы и (или) оказываемой услуги, их стоимости в рублях или порядка определения их стоимости;
- регламент доступа к оборудованию ОИ, предусматривающий порядок выполнения работ и оказания услуг для проведения научных исследований, а также осуществления экспериментальных разработок в интересах третьих лиц; условия допуска к работе на оборудовании ОИ.

**1.17. В случае необходимости владельцем ОИ вносились изменения в регламент доступа к оборудованию ОИ, исключающие дополнительный отбор для целей реализации проекта. В согласованный с руководителем проекта срок<sup>5</sup> определялся руководителем проекта перечень работ (услуг), которые ОИ предоставлял в целях реализации проекта в соответствии с планом работ научного исследования, их объем, стоимость и сроки выполнения (оказания). В согласованные с Руководителем проекта сроки выполнялись данные работы, оказывались услуги.**

<sup>5</sup> Не превышающий срок, установленный в регламенте доступа к оборудованию ОИ.

**1.18. Перечень работ (услуг), которые ОИ предоставлял в целях реализации проекта соответствует перечню выполняемых ОИ типовых работ и (или) оказываемых услуг, указанных на официальном сайте ОИ (странице ОИ на официальном сайте владельца ОИ), а их стоимость – единицам измерения выполняемой работы и (или) оказываемой услуги, их стоимости в рублях или порядка определения их стоимости, размещенных на указанном сайте:**

**Реквизиты локального акта организации-владельца ОИ с указанием перечня выполняемых ОИ типовых работ и (или) оказываемых услуг; единиц измерения выполняемых работ и (или) оказываемых услуг, их стоимости в рублях или порядка определения их стоимости:**

**Ссылка на страницу в сети «Интернет» с указанием перечня выполняемых ОИ типовых работ и (или) оказываемых услуг; единиц измерения выполняемых работ и (или) оказываемых услуг, их стоимости в рублях или порядка определения их стоимости:**

**1.19. Порядок определения формулы цены договора на выполнение НИР, правила расчета сумм, подлежащих уплате организацией ОИ в ходе исполнения договора, определения и обоснования цены единицы работы, определения максимального значения цены договора:**

**1.20. Файл с текстом договора, актами сдачи-приемки и отчетами (размером до 3 Мб в формате pdf)**

---

**1.21. Перечень членов научного коллектива, принимавших участие в проекте в последний год его реализации, которые войдут в состав основных исполнителей заявки открытого публичного конкурса на продление сроков выполнения проектов, поддержанных грантами Российского научного фонда по мероприятию «Проведение исследований на базе существующей научной инфраструктуры мирового уровня» Президентской программы исследовательских проектов, реализуемых ведущими учеными, в том числе молодыми учеными:**

Заполняется в случае участия в указанном конкурсе.

Настоящим подтверждаю:

- самостоятельность и авторство текста отчета о выполнении проекта;
- при обнародовании результатов, полученных в рамках поддержанного РНФ проекта, научный коллектив ссылался на получение финансовой поддержки проекта от РНФ и на организацию, на базе которой выполнялось



исследование, на организацию - владельца ОИ (при необходимости), а также на организации, предоставившие в соответствии с пунктом 2.4.4 грантового соглашения софинансирование;

- согласие с опубликованием РНФ сведений из отчета (итогового отчета) о выполнении проекта, в том числе в информационно-телекоммуникационной сети «Интернет»;
- проект не имеет других источников финансирования;
- проект не является аналогичным\*\*\*\*\* по содержанию проекту, одновременно финансируемому из других источников.

\*\*\*\*\* Проекты, аналогичные по целям, задачам, объектам, предметам и методам исследований, а также ожидаемым результатам. Экспертиза на совпадение проводится экспертным советом Фонда.

Подпись руководителя проекта \_\_\_\_\_/П.П. Стрелков/

Сведения о публикациях по результатам проекта  
№ 19-74-20024

«Морские виды, объекты промысла и марикультуры, в условиях гибридизации и  
клональных раковых инфекций»,  
в 2022 году

Приводится в отношении публикаций, имеющих соответствующую ссылку на поддержку РНФ.

(заполняется отдельно на каждую публикацию, для формирования п.1.7. отчета)

Указывается в случае официального принятия к публикации в последующих изданиях,  
положительного решения о регистрации исключительных прав.

В карточке публикации все данные приводятся на языке и в форме, используемой базами данных «Сеть науки» (Web of Science Core Collection), «Скопус» (Scopus), RSCI и/или РИНЦ, каждая статья упоминается только один раз (независимо от языков опубликования).

Подпись руководителя проекта \_\_\_\_\_/П.П. Стрелков/

## Итоговый отчет о выполнении проекта № 19-74-20024

### «Морские виды, объекты промысла и марикультуры, в условиях гибридизации и клональных раковых инфекций»

#### 5.1. Заявленный в проекте план работы на весь срок выполнения проекта, предлагаемые методы и подходы (в соответствии с исходной заявкой на участие в конкурсе)

Из четырех направлений проекта, три (1, 2, 3) полностью посвящены исследованиям гибридизации. Эти направления сформулированы в русле многолетних исследований коллектива и базируются на заделах прошлых лет. Четвертое направление – поисковое. Здесь мы проверяем гипотезу CTC (clonally transmissible cancer) для региональных популяций *Bivalvia*, в частности привлекаем ее для объяснения аномальных «химерных» генотипов, выявленных в региональных гибридных зонах у *Mytilus* (Burzynski et al. 2017, Riquet et al. 2017, Skazina et al. 2017).

Направление 1. Анализ паттернов гибридизации и интрогрессии. Мы параллельно изучаем три системы, каждая из которых включает популяции родительских видов (в том числе, интрогрессированные) и, в гибридных зонах, гибридов разных поколений. Для удобства изложения, мы различаем интрогрессированные популяции, пусть даже масштаб интрогрессии в их генофонды составляет десятки процентов, и гибридные зоны. Деление условное, а критерий различения относительный: «популяции» близки к генетическому равновесию, в то время как «гибридные зоны» - нет. Гибридные зоны могут быть интерпретированы как смесь гибридов разных поколений и «чистопородных» представителей родительских видов. Интрогрессированные популяции могут быть условно «приписаны» к одному из двух родительских видов, - к тому, чьих генов в их генофонде больше. Это не исключает того, что интрогрессированные популяции, теоретически, могут оказаться новыми гибридными таксонами. Мы ищем ответы на следующие вопросы, используя популяционно-генетические подходы и методы.

Каково географическое и биотопическое распределение родительских видов, где происходит межвидовая гибридизация сегодня и где происходила ранее? В какой степени гибридизация привела к «загрязнению» генофондов родительских популяций «чужеродными» генами? Разнится ли структура интрогрессии в генофондах разных популяций родительских видов (ситуация, когда в разных случаях интрогрессируют разные гены). Как отличить в гибридных зонах гибридов от «чистопородных», учитывая, что интрогрессия «смазывает» видовые различия? Какова генотипическая структура выборок из гибридных зон, и как она меняется в пространстве? Разнится ли структура разных гибридных зон между одними и теми видами? Насколько стабильны гибридные зоны, и каковы механизмы их стабильности/динамики? Как пространственно-временная структура гибридных зон согласуется с базовыми моделями гибридных зон, сформулированными по результатам исследований континентальных видов?

Материал. Основу составят имеющиеся в нашем распоряжении географические сборы, охватывающие весь регион от Балтики до Печоры, и материалы планомерных (с начала 2000х) наблюдений за гибридными зонами у *Mytilus* и *Macoma* в Белом и Баренцевом морях. Технически, самой сложной задачей будет сбор недостающего материала по экзотическим расам сельдей, обитающих в скандинавских фиордах. Этот материал мы получим в рамках налаженного сотрудничества с норвежскими коллегами.

Генотипирование. Массовое генотипирование материала по малым наборам (3-10, в зависимости от объекта и задачи) таксономически-информативных признаков, отобранных в ходе предыдущих исследований (митохондриальные маркеры, аллозимы, маркеры ПДРФ, микросателлиты). Генотипирование избранных выборок по большим наборам локусов, для контроля качества малолокусных данных и оценке гетерогенности интрогрессии. Для *Mytilus* разработаны батареи таксономически-информативных признаков SNP (54 признака, Wenne et al. 2015; 81 признак, Mathiesen et al. 2016; 53 признака, Simon et al. 2018), а для *Clupea* есть опубликованные геномные данные (*C. harengus*, pool-seq 8 выборок по 50 особей каждая, Lamichhaney et al. 2012; *C. pallasii*, 23 транскриптома рыб из 5 популяций, Roberts et al. 2012). Эти данные позволят отобрать наиболее информативные признаки для анализа. В качестве технологий генотипирования рассматриваются секвенирование ампликонов, маркированных SNP (Bentley et al. 2008) с помощью геномного секвенатора Mi Seq (Illumina, США) и (или) конкурентная аллель-специфическая ПЦР (KASP, Semagn et al. 2014) с помощью амплификатора для проведения ПЦР в режиме реального времени (Bio-Rad CFX-96, США) на базе Научного Парка СПбГУ (<http://researchpark.spbu.ru/equipment-biobank-rus?start=10>). Для третьего объекта, *Macoma cf. balthica*, пригодные для популяционного исследования геномные данные отсутствуют. Этот пробел мы планируем закрыть в рамках второго направления работ.

Статистический и теоретический анализы. Анализ генетической и популяционной структуры материала и вероятностная классификация особей на генотипические классы («чистопородные», гибриды разных поколений) с помощью методов ординации и кластеризации мультилокусных генотипов (напр. PCA в GenALEx, Peakall, Smouse 2012; BAPS, Jombart et al. 2010; STRUCTURE, Pritchard et al. 2000; New Hybrids, Anderson 2008; ADMIXTURE, Alexander et al. 2009). Описание «внутренней» структуры гибридных зон в терминах уни/бимодальности и пространственной структуры зон в терминах клинальности/мозаичности. Анализ генетических клин (например, CFIT, Gay et al. 2008; HZAR, Derryberry et al. 2014), где он применим. Анализ региональной и биотопической сегрегации генотипов на примере гибридных зон у *Mytilus* и *Macoma* в Белом и Баренцевом морях. Формулирование гипотез о роли популяционной дисперсии, естественного отбора (как зависимого от условий среды обитания, так и независимого), неслучайного выбора местообитаний и неслучайного выбора партнеров для спаривания в формировании структуры гибридных зон и их динамики.

#### Направление 2. Популяционная транскриптомика *Macoma cf. balthica*.

Основным объектом мультилокусных (геномных) исследований гибридизации будет балтийская ракушка. Мы планируем секвенировать выборки транскриптомов *Macoma* и получить информацию о нескольких тысячах SNP, распределенных в транскрибируемой части генома. На данный момент у нас опубликован аннотированный транскриптом *Macoma balthica*, собранный de novo с помощью программы Trinity и включающий в себя 11 517 аннотированных генов (Yurchenko et al. 2018, проект в NCBI Genbank – PRJNA384460). Этот транскриптом будет служить референсом для выравнивания коротких прочтений и поиска SNP в выборках транскриптомов макомы из разных популяций. Процедура включает три основных этапа: выделение РНК, синтез кДНК, секвенирование на секвенаторе Illumina HiSeq 4000 (Illumina, США) на базе РЦ Биобанк СПбГУ (<http://researchpark.spbu.ru/equipment-biobank-rus?start=5>); картирование коротких прочтений на референсный транскриптом и поиск однонуклеотидных полиморфизмов с помощью пакетов Bowtie2 (Langmead, Salzberg 2012), и Samtools-bcftools (Li et al. 2009).

При статистическом анализе данных, будут использованы методы, позволяющие учитывать преимущества популяционной транскриптомики, а именно относительную сцепленность фрагментов в геноме и их кодирующую функцию. Для выявления гаплотипов и индивидуальных филогений генов, фрагменты генома будут фазированы на основе вероятностей генотипов в программе BEAGLE (Browning 2007). Затем индивидуальные деревья генов будут сопоставлены с помощью индекса генеалогического сходства (Cummings et al. 2008). Для выявления общих паттернов гибридизации между различными популяциями будут использованы тесты, основанные на дискордантности популяционных генеалогий (Patterson's D-statistic, Durand et al. 2011; 3- и 4 population test, Reich et al. 2009; f – statistics, Martin et al. 2015). Анализ генов и отдельных SNP, демонстрирующих слишком высокий, либо слишком низкий уровень дифференциации между популяциями ( $F_{st}$  – гены-аутлайеры), позволит выявить участки генома, ответственные за репродуктивную изоляцию популяций и за универсальные адаптации, соответственно. Такие варианты будут аннотированы в известные базы данных (GO, KEGG) и рассмотрены как по отдельности, так и в группах генов, выполняющих ту или иную функцию, либо участвующих в одних и тех же метаболических процессах. Из-за высокой степени интрогрессии митохондриального генома *Macoma rubra* в европейские популяции *M. balthica* (Nikula et al. 2007, 2008), эта система представляет собой прекрасный объект для картирования генов и полиморфизмов, вовлеченных в ядерно-митохондриальную несовместимость, с помощью методов admixture mapping (Smith, O'Brien 2005). При анализе истории гибридизации, сложные варианты генных потоков будут тестированы на основе моделей дивергенции популяций при разнонаправленных миграционных потоках между ними. Будут применены модели, реализованные в параллельной версии программы IMA2p (Senthuraman, Hey 2016), а также в программе fastsimcoal2 (Excoffier, Hall 2011), позволяющие моделировать и тестировать сложные демографические сценарии и датировать популяционные события.

Направление 3. Описание варьирования фенотипов. На трех исследуемых системах (мидии, балтийские ракушки, сельди) мы планируем оценить вклад в фенотипическую изменчивость (морфологические и морфофункциональные признаки, характеристики жизненного цикла) двух источников варьирования: (1) «таксономического сродства» (taxonomic affinity) особей, оцененного по вкладу генов родительских видов в их генотипы (как гибридов ранних поколений, так и представителей интрогрессированных популяций), и (2) ключевых экологических градиентов среды (температура, соленость, pH и прочие параметры). У двустворчатых моллюсков мало легко измеряемых признаков, поэтому относительно «бедная» морфология. Главным объектом работ по направлению станет сельдь.

Материал. Тот же, что по направлению 1: генотипированные по малому набору «диагностических» признаков географические сборы, дополненные, для *Mytilus* и *Macoma*, материалами картирования гибридных зон.

Морфологические и функциональные характеристики. Общепринятые в исследованиях сельдей и двустворчатых моллюсков морфологические, морфофункциональные признаки и характеристики жизненного цикла. Помимо этого,

мы хотим использовать оригинальные методики - комплекс меристических и пластических признаков, описывающих костные структуры, для сельдей, более 40 признаков (Лайус, 1990, Lajus 1996, 2001), и комплекс признаков внутренней скульптуры раковин, для мидий, 14 признаков (Lajus et. al. 2015).

Экологические характеристики. Для географических сборов: базовые характеристики среды, доступные из литературы и открытых баз данных, такие как среднегодовые температура и соленость. Для сельди, все локальные популяции которой каталогизированы (Runnstrom 1941; Tambovtsev 1957; Lajus 1996, 2001), будут использованы дополнительные параметры, такие как время, глубина и субстрат нереста. Для районов мониторинговых наблюдений доступны более подробные характеристики среды, включая соленость, степень прибойности, тип субстрата, биотическое окружение, степень антропогенного влияния.

Статистические методы. Будут построены регрессионные модели (включающие случайные эффекты географической локации), описывающие связь морфологических и морфофизиологических характеристик с генетической конституцией особей и экологическими характеристиками мест сбора выборок. Изменчивость морфологических параметров, включая флуктуирующую асимметрию, будет проанализирована с применением дисперсионного анализа и методов многомерной статистики.

#### Направление 4. В поисках СТС.

Формулируя программу поисковых исследований, мы используем преимущества наших природных моделей. Во-первых, нам доступны все три модельных объекта исследований СТС – двустворчатые моллюски *Mya arenaria*, *Cerastoderma edule* и *Mytilus trossulus* (Metzger et al. 2016), а также *Macoma rubra* и *M. edulis*, для которых присутствие СТС установлено (Paynter et al. 2017, Riquet et al. 2017). Нигде, кроме северо-восточной Европы, *M. arenaria*, *C. edule* и *M. trossulus* вместе не встречаются. Для удобства изложения, мы классифицируем линии СТС по их мтДНК на «родственные» разным двустворчатым моллюскам (*Mya*, *Mytilus*, *Cerastoderma*). Мы отдаем себе отчет, что мигрирующие между разными видами линии СТС могут «воровать» мтДНК хозяев, как это происходит при трансмиссивной венерической опухоли собак (CTVT- canine transmissible venereal tumor) (Strakova et al. 2016), создавая иллюзию родства с хозяевами и недавнего происхождения клеточных линий.

А) Диагностика СТС. Для поиска СТС в региональных популяциях *Bivalvia* будет применен весь арсенал доступных методов диагностики, перечисленных ниже. В качестве источников материала мы будем целенаправленно искать плотные одно- и разновидовые поселения взрослых моллюсков. Хотя экология СТС не изучена, мы предполагаем, во-первых, что СТС, как любая инфекционная болезнь, должен иметь «очаги», во-вторых, что передача СТС между особями может происходить при нересте. Мы выдвигаем гипотезу, что СТС, как и CTVT, – «венерическая» болезнь. Цитологически, СТС можно диагностировать как диссеминированную неоплазию (DN). Для моллюсков с DN характерно наличие циркулирующих в гемолимфе крупных неопластических клеток с увеличенным ядром. С током гемолимфы неопластические клетки разносятся по всему организму и инфильтрируют соединительные ткани (Odintsova et al. 2011, Carballal et al. 2015). Существует три метода диагностирования DN. В рамках первого, препараты соединительных тканей окрашивают с помощью стандартных гистологических методик. Этот метод трудоемок, но позволяет с высокой точностью диагностировать заболевание на всех стадиях его развития. Дополнением к нему может быть гистохимическая окраска на один из маркеров пролиферации – PCNA (proliferating cellular nuclear antigen), который позволяет четко диагностировать быстро делящиеся клетки у двустворчатых моллюсков (Odintsova et al. 2011). Второй способ поиска неопластических клеток основан на анализе препаратов мазков гемоцитов, полученных из гемолимфы моллюсков. Этот способ позволяет провести прижизненную диагностику состояния моллюсков, но эффективен только для идентификации поздних стадий болезни (Carballal et al. 2013). Наконец, использование проточной цитометрии одновременно с использованием маркеров пролиферации на фиксированном материале позволяет оценить уровень плоидности и определить пролиферативную активность в тканях моллюсков. Как и в предыдущем случае, неоплазия надежно детектируется этим методом на поздних стадиях болезни (Vassilenko, Baldwin 2014).

Генетически, СТС можно диагностировать, во-первых, по смешанному сигналу от генотипов хозяина и СТС («сдвоенные генотипы») в пораженных тканях, во-вторых, по наличию онкомаркеров – Steamer-подобных элементов (SLE). Первый подход можно реализовать в форме генотипирования гемолимфы и наименее поражаемых СТС тканей (мышечные ткани) по баркодинговым фрагментам мтДНК, микросателлитным локусам, участкам генов EF1 $\alpha$  и ITS. Поскольку раковые генотипы консервативны (Metzger et al. 2016), можно ожидать, что по мере накопления материала, мы сможем узнавать их. Второй подход основан на амплификации фрагментов ретротранспозонов, маркирующих раковые линии. Для линий СТС, родственных *Mya* (из наших объектов, СТС обнаружен, помимо *M. arenaria*, у *M. rubra*) это LTR-ретранспозон Steamer, лишенный гена env (т.е. не способный самостоятельно заражать клетки). Для линий СТС, родственных *Mytilus* и *Cerastoderma*, это Steamer-подобные ретротранспозоны. Нуклеотидные последовательности всех элементов ретротранспозонов опубликованы, для Steamer разработаны специфические праймеры, для Steamer-

подобных – выродившиеся праймеры (Arriagada et al. 2014, Metzger et al. 2016, Paynter et al. 2017, Metzger et al. 2018).

Б) Проверка гипотезы о связи нарушений двоякого однородительского наследования мтДНК с CTC. У *Bivalvia*, в норме, двоякое однородительское наследование мтДНК (doubly uniparental inheritance, DUI). У животных с DUI два дифференцированных митохондриальных генома, женский (F), передающийся от матерей всем потомкам, и мужской (M), передающийся от отцов сыновьям. Самцы гетероплазмичны (F, M), самки гомоплазмичны (F) (Breton et al 2007, Zouros 2013). У мидий из Северной Европы описаны необычные нарушения DUI – множественность M и (или) F мтДНК у одних и тех же особей, т.е. гетероплазмия второго порядка (Śmietanka, Burzyński 2017). Мы это видим и в своем материале. Например, F мтДНК *M. trossulus* в дополнение к полному комплексу поло-специфичных митохондрий (F, M) *M. edulis* у самцов с ядерными генотипами «чистопородных» *M. edulis* (Skazina et al. 2017). Появление этих «химер» можно объяснять интрогрессией и нарушением DUI. А можно CTC, тем более, что именно такие генотипы мтДНК имели ядерные «химеры», найденные в западноевропейских популяциях *M. edulis* (Riquet et al. 2017). Эти гипотезы мы хотим проверить, продолжив свои исследования сегрегации мтДНК в гибридных зонах обитания мидии. Для этого мы проведем дополнительные сборы из популяций, где нами обнаружены митохондриальные «химеры». Проведем диагностику CTC цитологическими методами. В случае обнаружения неопластических клеток, уточним диагноз генетически (методы см. 4.А). Участки M- и F- мтДНК в гемолимфе больных мидий будут амплифицированы со специфическими праймерами (Rawson et al. 2005, 2009, Burzynski et al. 2006, Filipowicz et al. 2008). Смесь ПЦР-продуктов, полученная от каждой особи, будет разделена в ходе молекулярного клонирования и секвенирована. Полученные нуклеотидные последовательности будут сопоставлены друг с другом и с опубликованными последовательностями мидий и раковых линий этих моллюсков. Это позволит различить митохондриальную филогению CTC мидий и филогению самих мидий, в частности, проверить гипотезу (Metzger et al. 2016, Riquet et al. 2017), что линии мтДНК CTC, родственного *M. trossulus*, формируют отдельную кладу на филогении *M. trossulus*.

В) Транскриптомика CTC. Мы планируем секвенировать транскриптомы гемолимфы больных и здоровых животных для сравнительного анализа их структуры и генной экспрессии. Это будет первая попытка проникнуть в ядерный геном трансмиссионного рака беспозвоночных. После секвенирования, короткие прочтения будут выравнены на референсный транскриптом. Анализ дифференциальной генной экспрессии между образцами будет проведен с помощью программы DESeq2 (Love et al. 2014), оптимизированной для работы с малыми выборками. Гены, демонстрирующие наибольшие различия в экспрессии, будут аннотированы с помощью баз генной онтологии и метаболических путей (GO, Ashburner et al. 2000; KEGG, Kanehisa et al. 2015). Сравнительный анализ однонуклеотидных полиморфизмов между транскриптомами позволит оценить уровень генетической дивергенции между ними.

Содержание работ и ожидаемые результаты по годам.

Работы по направлению 1 в значительной степени базируются на заделах. У нас есть основные материалы (первичные генетические данные, крио-коллекции) для лабораторной и теоретической работы. Мы ее выполним в 2019-2020 (*Mytilus*), 2020-2021 (*Macoma*) и 2019-2022 (*Clupea*). На те же годы планируется завершение геногеографического исследования, начатого в предыдущих исследованиях (Strelkov et al. 2008, Nikula et al. 2008, Vainola, Strelkov 2011, Laakkonen et al. 2013, 2015).

Направление 2. Секвенирование транскриптомов *Macoma balthica*, биоинформационный и популяционно-генетический анализ полученных данных отнесены на 2019-2021.

Направление 3. Морфологический анализ объектов в 2019-2021 гг.

Направление 4. Основные работы по пункту А - в 2019-2020 гг., по пункту Б, частично обеспеченного заделами, - в 2020-2021 гг. Относительно выполнения пункта В (анализ транскриптома трансмиссионного рака моллюсков) мы должны уточнить свое планирование. Во-первых, мы не просим отдельных денег на геномное исследование CTC. Если до конца 2020 г. мы соберем достаточный материал для исследования CTC, то проведем его за счет сокращения, в разумных пределах, объема транскриптомного исследования *Macoma*. Во-вторых, осознавая плотную конкуренцию, при планировании исследования мы будем учитывать результаты параллельных исследований *Mya*, *Mytilus* и *Cerastoderma* в Нью-Йорке, Монпелье и Мадриде, соответственно (см. п. 4.6).

## **5.2. Содержание фактически проделанной работы, полученные результаты (за все годы, не более 10 стр.)**

**Все планируемые работы выполнены полностью:**

## **5.3. Основные результаты выполнения проекта (не более 10 стр.)**

Все запланированные научные результаты достигнуты:

**5.4. Описание выполненных работ и полученных научных результатов (в том числе степень выполнения проекта) для публикации на сайте РНФ**

**на русском языке** (до 3 страниц текста, также указываются ссылки на информационные ресурсы в сети Интернет (url-адреса), посвященные проекту)

**на английском языке**

**5.5. Перечень публикаций по проекту за весь срок выполнения проекта (заполняется автоматически на основании форм 2о)**

1. Лааконен Х.М., Хардман М., Стрелков П., Вайнола Р. (Laakkonen H.M, Hardman M., Strelkov P., Väinölä R.) **Cycles of trans-Arctic dispersal and vicariance, and diversification of the amphi-boreal marine fauna** Journal of Evolutionary Biology <https://doi.org/10.1111/jeb.13674> (2020 г.)
2. Сказина М.А., Одинцова Н.А., Майорова М.А., Иванова А.В., Вайнола Р., Стрелков П. (Skazina M., Odintsova N., Maiorova M., Ivanova A., Väinölä R., Strelkov P.) **First description of a widespread Mytilus trossulus-derived bivalve transmissible cancer lineage in M. trossulus itself** Scientific reports т. 11, N 5809, C.1-13 <https://doi.org/s41598-021-85098-5> (2021 г.)
3. Симон А., Фрауссе К., Эль Айяри Т., Лиотар-Хаг К., Стрелков П., Велч Д.Д., Биерне Н. (Simon A., Fraïsse C., El Ayari T., Liautard-Haag C., Strelkov P., Welch J.J., Bierne N.) **How do species barriers decay? Concordance and local introgression in mosaic hybrid zones of mussels** Journal of Evolutionary Biology <https://doi.org/10.1111/jeb.13709> (2020 г.)
4. Хайтов В.М., Марченко Ю.Т., Католикова М.В., Вайнола Р., Кингстон С.Е., Карлон Д.Б., Ганцевич М., Стрелков П. (Khaitov V., Marchenko J., Katolikova M., Väinölä R., Kingston S.E., Carlon D.B., Gantsevich M., Strelkov P.) **Species identification based on a semi-diagnostic marker: Evaluation of a simple conchological test for distinguishing blue mussels Mytilus edulis L. and M. trossulus Gould** PLoS ONE 16(7): e0249587, 27 страниц <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249587.g001> (2021 г.)
5. Венне Р., Збавичка М., Бач Л., Стрелков П., Ганцевич М., Кушлинский П., Киевский Т., Макдональд Дж. Х., Сундсасен К.К., Арнаси М., Лиен С., Каасик А., Херкул К., Котта Й. (Wenne R., Zbawicka M., Bach L., Strelkov P., Gantsevich M., Kukliński P., Kijewski T., McDonald J.H., Sundsaasen K.K., Árnýasi M., Lien S., Kaasik A., Herkül K., Kotta J.) **Trans-Atlantic Distribution and Introgression as Inferred from Single Nucleotide Polymorphism: Mussels Mytilus and Environmental Factors** Genes 11, 530 <https://doi.org/10.3390/genes11050530> (2020 г.)
6. Симон А., Арбиол К., Нильсен Э.Е., Кусто Д., Фрауссе К., Суссарелу Р., Буржо Т., Бернар И., Колен Д.В.П., Лами Д.-Б., Роберт С., Сказина М., Стрелков П., Кейрога Х., Кансио И., Велч Д.Д., Виард Ф., Биерне Н. (Simon A., Arbiol K., Nielsen E.E., Couteau J., Sussarellu R., Burgeot T., Bernard I., Coolen J.W.P., Lamy J-B., Robert S., Skazina M., Strelkov P., Queiroga H., Cancio I., Welch J.J., Viard F., Bierne N.) **Replicated anthropogenic hybridisations reveal parallel patterns of admixture in marine mussels** Evolutionary applications <https://doi.org/10.1111/eva.12879> (2019 г.)
7. Одинцова Н.А. (Odintsova N.A.) **Leukemia-Like Cancer in Bivalves** Russian Journal of Marine Biology Vol. 46, No. 2, pp. 59-67 <https://doi.org/10.1134/S1063074020020078> (2020 г.)
8. Симон А., Фрауссе К., Эль-Айяри Т., Лиотар-Гаага, Стрелков П., Велч Д.Д., Биерне Н. (Simon A., Fraïsse C., El Ayari T., Liautard-Haag C., Strelkov P., Welch J.J., Bierne N.) **Local introgression at two spatial scales in mosaic hybrid zones of mussels** bioRxiv <https://doi.org/10.1101/818559> (2019 г.)

**5.6. Возникли исключительные права на результаты интеллектуальной деятельности (РИД), созданные при выполнении проекта:**

Нет

### 5.7. Публикационные показатели реализации проекта (нарастающим итогом, данные формируются автоматически)

Показатели публикационной активности приводятся в отношении публикаций, имеющих соответствующую ссылку на поддержку Российского научного фонда. Плановые значения указываются только для показателей, предусмотренных соглашением.

Показатели	Единица измерения	2019 г.		2020 г.		2021 г.		2022 г.	
		план	факт	план	факт	план	факт	план	факт
Количество содержащих результаты исследований по проекту различных публикаций <sup>1</sup> членов научного коллектива в ведущих рецензируемых <sup>2</sup> российских и зарубежных научных изданиях <sup>1</sup> К указанным публикациям не относятся публикации, направленные в издательство до начала практической реализации проекта (до заключения грантового соглашения). <sup>2</sup> Издания, индексируемые в библиографических зарубежных базах данных публикаций и/или Russian Science Citation Index (RSCI).	Ед.		1		5		7		7
в том числе:									
в изданиях, индексируемых в библиографических базах данных Web of Science и/или SCOPUS	Ед.	0	1	4	5	7	7	10	7
в изданиях, входящих в первый квартиль (Q1) по импакт-фактору JCR Science Edition или JCR Social Sciences Edition, по SJR (принадлежность издания к Q1 в Scopus определяется по базе данных <a href="http://www.scimagojr.com/">http://www.scimagojr.com/</a> )	Ед.		1		4		6		6
в российских изданиях, входящих во второй квартиль (Q2) по импакт-фактору JCR Science Edition или JCR Social Sciences Edition, по SJR (принадлежность издания к Q2 в Scopus определяется по базе данных <a href="http://www.scimagojr.com/">http://www.scimagojr.com/</a> )	Ед.		-		-		-		0
в изданиях, индексируемых в библиографической базе данных RSCI	Ед.		-		-		-		0
в изданиях, индексируемых в иных зарубежных библиографических базах данных	Ед.		-		-		-		0
Количество публикаций <sup>3</sup> с учетом квартилей <sup>3</sup> Указанное количество публикаций может изменяться в случае принятия экспертным советом РНФ решения об отказе учета публикации в качестве отчетной или отказа от действия повышающих коэффициентов в отношении публикации в случае принадлежности издания к Q1 или Q2.	Ед.	0	2	4	9	7	13	10	13

### 5.8. Научным коллективом опубликовано с указанием на получение финансовой поддержки от Фонда по направлению научного исследования не менее 10 публикаций в изданиях, индексируемых в базах данных «Сеть науки» (Web of Science Core Collection) или «Скопус» (Scopus):

да

Сведения о публикациях требуют корректировки (в том числе имеется дублирование)

### 5.9. Возможность практического использования результатов проекта в экономике и социальной сфере (при наличии, в



том числе формирование научных и технологических заделов, обеспечивающих экономический рост и социальное развитие Российской Федерации, создание новой или усовершенствование производимой продукции (товаров, работ, услуг), создание новых или усовершенствование применяемых технологий)

**5.10. Информация об использовании результатов проекта в экономике и социальной сфере (приводятся сведения об уже состоявшемся внедрении результатов исследований в практическую деятельность, при наличии)**

Настоящим подтверждаю:

- самостоятельность и авторство текста отчета о выполнении проекта;
- при обнародовании результатов, полученных в рамках поддержанного РНФ проекта, научный коллектив ссылался на получение финансовой поддержки проекта от РНФ и на организацию, на базе которой выполнялось исследование, на организацию – владельца ОИ (при необходимости), а также на организации, предоставившие в соответствии с пунктом 2.4.4 грантового соглашения софинансирование;
- согласие с опубликованием РНФ сведений из итогового отчета о выполнении проекта, в том числе в информационно-телекоммуникационной сети «Интернет»;
- проект не имел других источников финансирования;
- проект не являлся аналогичным\*\*\*\*\* по содержанию проекту, одновременно финансируемому из других источников.

\*\*\*\*\* Проекты, аналогичные по целям, задачам, объектам, предметам и методам исследований, а также ожидаемым результатам. Экспертиза на совпадение проводится экспертным советом Фонда.

Подпись руководителя проекта \_\_\_\_\_/П.П. Стрелков/

## Изменения в составе участников

Лайус Дмитрий Людвигович

Одинцова Нэлия Адольфовна