

УДК 581.331.2: 582.632.1 (1-924.14)16

ИЗУЧЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ У АБОРИГЕННЫХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В УСЛОВИЯ КАРЕЛИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BETULA* L.

Т. С. Николаевская¹, Л. В. Ветчинникова², А. Ф. Титов¹,
О. Н. Лебедева¹

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Институт леса Карельского научного центра РАН

Проведено сравнительное изучение интродуцированных в условия Карелии видов берез – *Betula ermanii* Cham. и *Betula japonica* Sieb., а также аборигенных видов – *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. по уровню фертильности микрогаметофита, его жизнеспособности, размеров пыльцевого зерна и пыльцевой трубки. Показано, что у каждого из исследованных видов сложилась своя стратегия в отношении формирования и поведения мужского гаметофита в определенных условиях внешней среды. Аборигенные виды, в отличие от интродуцентов, характеризовались большей стабильностью в формировании и проявлении морфо-физиологических признаков пыльцы, за исключением показателя жизнеспособности. У интродуцентов мужской гаметофит характеризовался повышенной чувствительностью к изменению погодно-климатических условий формирования пыльцы (береза японская) и низкой ее фертильностью, которая компенсировалась высоким уровнем жизнеспособности (береза Эрмана).

Ключевые слова: пыльца, фертильность, жизнеспособность, *Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh., *Betula ermanii* Cham., *Betula japonica* Sieb.

**T. S. Nikolaevskaya, L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov, O. N. Lebedeva.
STUDY OF POLEN IN NATIVE AND INTRODUCED *BETULA* L. SPECIES IN
KARELIA**

Birch species introduced in Karelia – *Betula ermanii* Cham. and *Betula japonica* Sieb., as well as native species – *Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh. were compared in terms of microgametophyte fertility and vitality, pollen grain and pollen tube size. It is demonstrated that each of the species has developed its own strategy in male gametophyte formation and behaviour under certain ambient conditions. Compared to introduced species, native ones showed higher stability in formation and manifestation of pollen morphophysiological parameters, except for vitality. In introduced species, male gametophyte was more sensitive to changes in the weather and climatic conditions under which pollen formed (*B. japonica*) and had lower pollen fertility compensated by high vitality (*B. ermanii*).

Key words: pollen, fertility, viability, *Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh., *Betula ermanii* Cham., *Betula japonica* Sieb.

Введение

В процессе интродукции растений в новые условия произрастания происходит их натурализация или акклиматизация [Аврорин, 1956; Русанов, 1967; Замятин, 1971; Лапин, 1972 и др.]. В основе этих процессов лежит генетическая и фенотипическая изменчивость, а также экологическая пластичность отдельных особей. Изучение способности растений-интродуцентов к выживанию в новых природно-климатических условиях, развитию адаптивных реакций, а также воспроизводству, особенно актуально при их продвижении на Север. При оценке приспособленности интродуцируемых видов растений, в том числе и древесных, важная роль принадлежит изучению морфо-физиологических признаков пыльцы, в частности, объема пыльцевой продукции (обусловлена периодичностью плодоношения и способностью растений к заложению цветков), сыпучести пыльцы (зависит от структуры экзины), ее летучести (определяется весом и размерами пыльцевого зерна) и жизнеспособности. Степень изменчивости микрогаметофита может быть связана как с генотипическими особенностями растений (мутации, гены-модификаторы, разная скорость развития и др.), так и с условиями внешней среды (природно-климатическими, эдафическими и пр.). Эффекты взаимодействия этих факторов не менее значимы при формировании качественной, фертильной пыльцы. В свою очередь, морфо-физиологические свойства пыльцы существенным образом определяют в целом результативность системы опыления анемофильных видов, в том числе и у представителей рода *Betula* L.

Пыльца березы повислой *Betula pendula* Roth, наиболее распространенного в европейской зоне вида берез, изучена довольно полно. Особенности ее морфологии, жизнеспособность, прорастание на рыльце пестика и искусственной среде отражены во многих публикациях [Dahl, Fredrikson, 1996; Pasonen et al., 2000, 2001]. В ряде работ показаны сезонные изменения цветения и пыления берез [Corden et al., 2000; Laadi et al., 2001; Emberlin et al., 2003], уровень пыльцевой продуктивности эндемичных видов березы [Nagamitsu et al., 2006], влияние генотип-средового взаимодействия на рост пыльцевых трубок [Pasonen et al., 2002; Pietarinen, Pasonen, 2004]. Однако вопросы биологии пыльцы, как у аборигенных, так и у интродуцированных на территории Карелии видов берез изучены пока недостаточно полно [Ветчинникова, 2004, 2005].

Целью настоящего исследования явилось сравнительное изучение характера изменчивости и уровня фертильности, жизнеспособности, размеров пыльцевого зерна и пыльцевой трубки у аборигенных и некоторых интродуцированных в условия Карелии представителей рода *Betula* L.

Материалы и методы

В качестве объекта исследований служила пыльца аборигенных – березы повислой *Betula pendula* Roth и березы пушистой *B. pubescens* Ehrh., а также интродуцированных видов – березы Эрмана (*B. ermanii* Cham.) и березы японской (*B. japonica* Sieb.). Сбор пыльцы проводили в период цветения (май 2006 и 2007 гг.) с деревьев, произрастающих на экспериментальных участках Института леса Карельского научного центра РАН, расположенных вблизи г. Петрозаводска (61.45° с.ш., 34.17° в.д.). Для исследования потенциальной фертильности пыльцы (доля зрелых, сформированных зерен к общему числу просмотренных в поле зрения микроскопа) и ее размеров мужские сережки отбирали в фазу массового пыления и фиксировали в 70° этаноле. Уровень фертильности морфологически сформированных пыльцевых зерен определяли с помощью ацетокарминового метода. Жизнеспособность пыльцы (качество прорастания пыльцы) оценивали с использованием агаризованной среды, содержащей 1 % агар, 0,01 % раствор борной кислоты и 0,5 моль/л раствор сахарозы [Kärulä, 1991]. Использовали сухую свежесобранную пыльцу (срок хранения не более 10 дней). Проросшей считали пыльцу, размер пыльцевой трубки которой превышал величину диаметра пыльцевого зерна. Пыльцу с общим числом не менее 2 тыс. пыльцевых зерен для каждого вида березы просматривали под световым микроскопом. Размер пыльцевого зерна и длину пыльцевой трубки измеряли с помощью окуляр-микрометра в 15–20 полях зрения (60–70 шт. каждого вида).

О достоверности различий в уровне потенциальной фертильности пыльцы между образцами судили на основании критерия Стьюдента; для оценки влияния генотипа и внешней среды на характер изменчивости морфо-физиологических показателей пыльцы использовали двухфакторный дисперсионный анализ.

Результаты и обсуждение

Качество пыльцы является важным фактором в процессе оплодотворения и формирования

семян у анемофильных растений, особенно у видов, отличающихся различной степенью выживаемости в условиях естественного произрастания и в условиях проведения генетико-селекционных экспериментов, а также при их интродукции в новые районы, в частности, при продвижении растений на Север.

Фертильность пыльцы, определяемая ацетокарминовым методом, как правило, дает возможность оценить прежде всего потенциальную жизнеспособности пыльцы [Челак, 1989]. Полученные нами данные показывают, что изученные виды березы, преимущественно аборигенные, характеризуются довольно высокой величиной этого показателя (табл. 1). Его варьирование отмечено не только между видами, но и в зависимости от условий развития в отдельные годы. Например, в мае 2006 г. наиболее высокий уровень фертильности пыльцы у аборигенных видов отмечен у березы пушистой, а среди интродуцентов – у березы японской. Наименьшим значением признака отличалась береза Эрмана. Весной следующего, 2007 г., как у березы пушистой, так и у обоих интродуцентов этот показатель снизился, причем у березы японской – более чем в 2 раза. У пыльцы березы повислой, наоборот, отмечено повышение фертильности в 1,3 раза. Вместе с тем, судя по коэффициентам вариации, разброс в массиве полученных значений фертильности был незначителен для каждого из изученных видов независимо от года наблюдений, что позволяет считать исследованный материал достаточно однородным.

Высокое качество пыльцы березы японской в 2006 г. положительно сказалось на ее прорастании на искусственной агаризированной среде (в природе это соответствует процессу опыления), составившем 41,3 % (см. табл. 1). Однако в следующем сезоне этот показатель резко снизился (в 4,3 раза). Жизнеспособность пыльцы у березы повислой и березы Эрмана в 2007 г. оказалась выше, чем в 2006 г., причем у интродуцента березы Эрмана она была наибольшей среди изученных видов. Береза повислая оба сезона занимала по этому показателю промежуточное положение между двумя интродуцентами. Довольно высоким внутривидовым варьированием значений жизнеспособности пыльцы характеризовались оба аборигенных вида, а также береза японская (61,37 и 34 %, соответственно). Известно, что перед опылением зрелая пыльца имеет минимальную физиологическую активность. Индуцируют прорастание пыльцы поступление воды и активизация синтеза ферментов. Прорастание пыльцы в значительной степени зависит от температуры воздуха, поэтому холода, наблюдаемые в период цветения, часто оказывают неблагоприятное влияние на ее жизнеспособность. Согласно наблюдениям, динамика колебаний температуры воздуха в мае (период опыления березы) 2006 г. характеризовалась большим разбросом между максимальными и минимальными значениями температуры по сравнению с 2007 г. Резкие суточные перепады температур, по всей вероятности, явились причиной существенных колебаний морфо-физиологических показателей пыльцы в отдельные годы.

Таблица 1. Количественная характеристика пыльцы у исследованных видов березы по морфо-физиологическим показателям

Вид	Годы исследований			
	2006	2007	2006	2007
		$x \pm s_x$	Коэффициент вариации, %	
Фертильность пыльцы (ацетокарминовый метод), %				
Береза повислая	67,2±3,9	88,4±0,7	17,6	2,2
Береза пушистая	94,3±0,6***	87,6±0,8	1,6	2,1
Береза Эрмана	60,2±2,6***	55,7±2,4***	4,3	9,8
Береза японская	85,8±2,1*	40,5±1,6***	5,9	10,7
Жизнеспособность пыльцы (прорастание на искусственной среде), %				
Береза повислая	30,6±5,6	18,9±4,9	26,3	60,7
Береза пушистая	18,6±5,7	28,0±5,8	72,2	36,8
Береза Эрмана	25,6±1,5	48,2±2,3***	12,8	11,8
Береза японская	41,3±3,8*	9,8±1,4	20,5	34,4
Диаметр пыльцевого зерна, мм				
Береза повислая	0,031±0,001	0,029±0,004	18,7	10,9
Береза пушистая	0,029±0,001	0,031±0,004**	16,8	12,9
Береза Эрмана	0,038±0,001***	0,039±0,004***	14,1	7,8
Береза японская	0,031±0,001	0,029±0,004	24,7	10,9
Длина пыльцевой трубки, мм				
Береза повислая	0,17±0,009	0,10±0,005	38,9	42,0
Береза пушистая	0,12±0,009***	0,09±0,005	51,9	36,1
Береза Эрмана	0,19±0,012	0,13±0,005***	49,4	30,9
Береза японская	0,16±0,009	0,05±0,004***	44,3	44,4

Примечание. Различия по сравнению с березой повислой составили: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. Максимальные значения признаков здесь и в табл. 2–4 выделены полужирным шрифтом.

Доля проросшей пыльцы от уровня ее потенциальной фертильности в 2006 г. была наименьшей у березы пушистой, у остальных видов она составила немногим более 40 % от общей фертильности (табл. 2). В следующем сезоне (2007 г.) у березы повислой и березы японской этот показатель был вдвое ниже, чем в предыдущем году. У березы пушистой эта доля увеличилась лишь немного, а у березы Эрмана – в 2 раза (до 86 %). Столь значительные колебания данного признака по двум вегетационным сезонам, вероятно, связаны как с увеличением фертильности пыльцы, так и с падением частоты проросших пыльцевых зерен. Между двумя физиологическими показателями – фертильностью пыльцы и жизнеспособностью – статистической взаимосвязи не выявлено. Представляется также, что у березы Эрмана эффект высокого уровня прорастания пыльцы при низкой потенциальной ее фертильности можно оценить как компенсационный.

Среди изученных признаков наиболее стабильным оказался диаметр пыльцевого зерна. Его варьирование в течение двух сезонов у изученных видов было незначительным (см. табл. 1). Максимальной величиной отличалась пыльца березы Эрмана, которая на 7–10 мкм превышала ее размеры у других видов. Размеры пыльцы у двух аборигенных видов и

Таблица 2. Количество проросшей пыльцы у исследованных видов березы в долях от ее потенциальной фертильности

Вид	Год исследований	
	2006	2007
Береза повислая	0,46	0,22
Береза пушистая	0,20	0,32
Береза Эрмана	0,42	0,86
Береза японская	0,48	0,24

березы японской практически не различались между собой.

Длина пыльцевой трубки и скорость ее роста являются важными характеристиками пыльцы, поскольку обеспечивают тот или иной уровень конкурентоспособности при прорастании пыльцы на рыльце пестика. У всех видов прорастание пыльцы на искусственной среде происходило сравнительно медленно: в результате пыльцевые трубки достигали своих максимальных размеров не ранее, чем через 7 часов. Причем, оказалось, что у всех исследованных видов березы длина пыльцевой трубки в 2007 г. была значительно меньше (на 3–7 мкм) по сравнению с 2006 г. В частности, у березы японской величина этого показателя уменьшилась в 3 раза (см. табл. 1). Вместе с тем, коэффициент вариации этого признака у всех изученных видов был наиболее высоким по сравнению с другими показателями.

Размеры пыльцевой трубки и уровень жизнеспособности пыльцы положительно коррелировали между собой: в 2006 и 2007 гг. коэффициент корреляции составил соответственно 0,57 и 0,65 ($P=0,99$).

Дисперсионный анализ показал, что качество пыльцы у растений березы определялось различными факторами. Так, у аборигенных видов – березы повислой и березы пушистой – для признака, характеризующего размеры пыльцы, наибольшей была доля влияния генотипа, тогда как у интродуцированных – березы Эрмана и березы японской – влияние среды. Уровень жизнеспособности пыльцы у всех видов определялся прежде всего взаимодействием этих факторов (табл. 3, 4). Существенное влияние на дисперсию показателей длины пыльцевых трубок оказали в одних случаях условия среды, в которых

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа качества пыльцы у аборигенных видов березы (березы повислой и березы пушистой)

Варьирование данных	Дисперсия	Критерий Фишера		Доля влияния фактора, %	Коэффициент наследуемости, H^2
		F экспер	P		
Фертильность пыльцы, %					
По годам	389,9	4,4	<0,05	2,30	0,41
Между видами	523,4	5,9	<0,001	52,5	
Взаимодействие факторов	262,5	2,9	<0,01	26,3	
Жизнеспособность пыльцы, %					
По годам	403,4	2,5	>0,05	3,4	0,17
Между видами	178,3	1,1	>0,05	21,1	
Взаимодействие факторов	299,9	1,9	>0,05	35,5	
Диаметр пыльцы					
По годам	0,000007	2,1	>0,05	1,3	0,23
Между видами	0,000005	1,5	>0,05	26,5	
Взаимодействие факторов	0,000007	2,0	<0,01	35,9	
Длина пыльцевых трубок					
По годам	251,0	14,0	<0,001	6,3	0,21
Между видами	80,0	4,5	<0,001	47,8	
Взаимодействие факторов	39,7	2,2	<0,01	23,7	

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа качества пыльцы у интродуцированных видов березы (березы Эрмана и березы японской)

Варьирование данных	Дисперсия	Критерий Фишера		Доля влияния фактора, %	Коэффициент наследуемости, H ²
		F экспер	P		
Фертильность пыльцы, %					
По годам	3712,6	125,2	<0,001	53,4	0,02
Между видами	158,7	5,4	<0,05	2,3	
Взаимодействие факторов	2493,3	84,1	<0,001	35,8	
Жизнеспособность пыльцы, %					
По годам	7,5	0,24	>0,05	0,1	0,19
Между видами	956,1	30,3	<0,001	17,8	
Взаимодействие факторов	3972,5	125,8	<0,001	71,4	
Диаметр пыльцы					
По годам	0,000021	0,0007	>0,05	0,0	0,97
Между видами	7,2	236	<0,001	84,8	
Взаимодействие факторов	0,2	6,4	>0,05	2,3	
Длина пыльцевых трубок					
По годам	610,9	36,1	<0,001	40,3	0,27
Между видами	249,4	14,7	<0,001	16,7	
Взаимодействие факторов	44,3	2,6	>0,05	2,9	

происходило развитие микрогаметофита (интродуценты), а в других – взаимодействие этих двух факторов (аборигены). Для величины диаметра пыльцы видовые особенности растений были более весомыми у интродуцированных особей, а взаимодействие факторов – у аборигенных. Следовательно, морфологические и физиологические показатели пыльцы у интродуцированных и аборигенных видов березы в значительной степени определяются не только видовыми особенностями и условиями внешней среды, но и их взаимодействием. Что же касается наследуемости морфо-физиологических признаков пыльцы, то у аборигенных видов наиболее высокой она оказалась по признакам фертильности пыльцы и ее диаметра. У интродуцентов с наибольшей частотой наследуется только размер пыльцы (см. табл. 3, 4).

Таким образом, сравнительный анализ морфо-физиологических показателей пыльцы аборигенных (береза повислая и береза пушистая) и интродуцированных (береза Эрмана и береза японская) в условия Карелии видов березы позволил оценить состояние жизнеспособности мужского гаметофита. По всей видимости, у каждого из исследованных видов сформировалась своя стратегия в отношении формирования и поведения мужского гаметофита в определенных условиях внешней среды. Например, у интродуцента березы Эрмана, как и у аборигенного вида березы повислой, низкая фертильность их пыльцы компенсируется высоким уровнем жизнеспособности (о чем свидетельствует интенсивное прорастание на агаризированной среде) и более развитой длиной пыльцевых трубок, обеспечивающих успешное оплодотворение. Береза японская, очевидно, более чувствительна к изменению погодных-климатических условий в период формирования мужского гаметофита, поэтому

ее пыльца, отличающаяся высокой фертильностью и лучшей жизнеспособностью в один вегетационный период, утрачивает эти качества в другой. Скорее всего, результат ее интродукции будет несколько хуже, чем у березы Эрмана. Аборигенные виды, как и интродуценты, характеризовались выраженной изменчивостью морфо-физиологических признаков пыльцы, особенно высокой для показателя ее жизнеспособности. Полученные результаты сравнительного изучения пыльцы аборигенных и интродуцированных в условия Карелии видов берез позволяют заключить, что качество мужского гаметофита берез зависит не только от генотипических особенностей видов, но и довольно жестко связано с колебаниями погодных-климатических характеристик (температура, влажность) в регионе произрастания этих древесных растений.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

Литература

Аврорин Н. А. Акклиматизация (приспособление организмов). Переселение растений на полярный север. Эколого-географический анализ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956.

Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.

Ветчинникова Л. В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 270 с.

Геодакян В. А. Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений // Журнал общей биол. 1978. Т. 39, № 5. С. 743–751.

Замятин Б. Н. О терминах и понятиях в работе по интродукции и акклиматизации растений // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 2. С. 1095–1103.

Лапин П. И. О терминах, применяемых в исследованиях по интродукции и акклиматизации растений // Бюлл. ГБС. 1972. Вып. 83. С. 10–18.

Русанов Ф. Н. Еще об основных понятиях в интродукции растений // Бюлл. ГБС. 1967. Вып. 67. С. 3–8.

Челак В. Р. Биологические свойства пыльцы – жизнеспособность, фертильность и стерильность // Ботанические исследования. Кишинев: Изд-во «Штинца», 1989. № 4. С. 31–38.

Dahl Å. E., Fredrikson M. The timetable for development of maternal tissues sets the stage for male genomic selection in *Betula pendula* (Betulaceae) // Amer. J. Bot. 1996. Vol. 83. P. 895–902.

Holm S. O. Pollination density – effects on pollen germination and pollen tube growth in *Betula pubescens* Ehrh. in Northern Sweden // New Phytol. 1994. Vol. 126. P. 541–547.

Corden J. M., Stach F., Millington W. M. A. Comparison of *Betula* pollen seasons at two European sites; Derby, United Kingdom and Poznan, Poland (1995–1999) // Aerobiologia. 2002. Vol. 18, N 1. P. 45–53.

Emberlin J., Detand M., Gehrig R. et al. Responses in the start of *Betula* (birch) pollen seasons to recent changes in spring temperatures across Europe // Int. J. Biometeorol. 2003. Vol. 47. P. 113–115.

Käpylä M. Testing the age and viability of airborne pollen // Grana. 1991. Vol. 29. P. 430–433.

Laadi M. Regional variations in the pollen seasons of *Betula* in Burgundy: two models for predicting the start of the pollination // Aerobiologia. 2001. Vol. 17. P. 247–254.

Loverine P. T. Pollen germination and tube growth // Ann. Review Plant Physiol. and Plant Molec. Biol. 1997. Vol. 48. P. 461–491.

Mulcahy D. L., Mulcahy G. B. The effect of pollen competition // Amer. Sci. 1987. Vol. 75. P. 44–50.

Nagamitsu T., Kawahara T., Kanazashi A. Pollen-limited production of viable seeds in an endemic dwarf birch, *Betula apoiensis*, and incomplete reproductive barriers to a sympatric congener, *B. ermanii* // Biological Conservation. 2006. Vol. 129. P. 91–99.

Pasonen H.-L., Käpylä M., Pulkkinen P. Effects of temperature and pollination site on pollen performance in *Betula pendula* Roth – evidence for genotype-environment interactions // Theor. Appl. Genet. 2000. Vol. 100. P. 1108–1112.

Pasonen H.-L., Pulkkinen P., Kärkkäinen K. Genotype-environment interactions in pollen competitive ability in an anemophilous tree *Betula pendula* Roth // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 105. P. 465–473.

Pasonen H.-L., Pulkkinen P., Käpylä M. Do pollen donors with fastest-growing pollen tubes sire the best offspring in an anemophilous tree, *Betula pendula* (Betulaceae)? // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88, N 5. P. 854–860.

Pietarinen P., Pasonen H.-L. Pollen performance and male fitness in an anemophilous, monoecious tree, *Betula pendula* // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1284–1291.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Николаевская Татьяна Сергеевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nicoltn@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Ветчинникова Лидия Васильевна

рук. группы биотехнологии воспроизводства древесных
растений, вед. научн. сотр., д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Титов Александр Федорович

зав. лаб. экологической физиологии растений, чл.-корр.
РАН, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: krcras@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

Лебедева Ольга Николаевна

зам. директора по научной работе, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: lebedeva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 774682

Nikolaevskaya, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nicoltn@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Vetchinnikova, Lidiya

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: vetchin@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 7768160

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: krcras@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710

Lebedeva, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: lebedeva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 774682