УДК 597.552.511:(591.5+575.21)

РЕОРЕАКЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ГРУПП СЕГОЛЕТОК АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (SALMO SALAR L.)

А. Е. Веселов¹, Д. С. Павлов², М. А. Скоробогатов², Д. А. Ефремов¹, К. Ю. Потапов³

Экспериментально исследовали локомоторные показатели реореакции сеголеток атлантического лосося двух фенотипических групп, образовавшихся после расселения из близко расположенных нерестовых гнезд. Показано, что заселение микробиотопов, имеющих различные гидрологические характеристики, определяется реореакцией мальков. Часть из них проявляла повышенную способность сопротивляться потоку и заселяла микробиотопы с высокими скоростями течения. В дальнейшем это должно отразиться на формировании возрастных групп по срокам обитания в реке (от 2 до 4 лет) и на наступлении смолтификации.

Ключевые слова: молодь атлантического лосося, фенотипические группы, реореакция, локомоторные компоненты.

A. E. Veselov. D. S. Pavlov. M. A. Skorobogatov. D. A. Efremov. K. Yu. Potapov. RHEOTACTIC **RESPONSES** AND **PHENOTYPIC** AGGREGATION OF JUVENILE ATLANTIC SALMON SALMO SALAR

Movement parameters of the rheotactic response of juvenile Atlantic salmon from two phenotypic aggregations which had formed after the dispersal of fry from closely situated spawning redds were tested under experimental conditions. It was showed that occupation of micro habitats with different hydrological parameters depends on by the rheotactic response of the fry. Part of them demonstrated higher ability to resist water currents and occupied sites with high current velocities. Obviously, it may eventually affect the rate of accumulation of phenotypic differences, formation of age groups differing in the duration of stay in the river (2 to 4 years), as well as early or late onset of smoltification.

Key words: juvenile Atlantic salmon, phenotypic aggregation, rheotactic responses.

Введение

подводных наблюдений Данные 2007 гг. показали, что в прибрежной части порога Ареньгский основного русла р. Варзуги и в устье впадающего в него притока Ареньга ежегодно к IV декаде июня образуются скопления ранних сеголеток лосося. Происходит это в результате их расселения из нерестовых гнезд центральной части порога [Pavlov et al., 2010]. По возникшим в течение летнего периода различиям в размерно-весовых и биохимических показателях (энергетического обмена и липидного статуса) было доказано формирование из

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

³Петрозаводский государственный университет

этих скоплений устойчивых фенотипических групп [Павлов и др., 2007а, б, 2008].

Известно, что основной врожденной поведенческой реакцией рыб, обитающих в потоке, является реореакция, она компенсирует снос рыб против течения и способствует их удержанию в районе обитания [Павлов, 1979]. В онтогенезе молоди рыб существенные изменения показателей происходят на первых этапах развития, так как интенсивно меняется морфология тела, развиваются локомоторные органы, органы чувств и плавательная способность [Васнецов, 1953; Алеев, 1963; Павлов, 1979, 1986]. Для реореакции это сопровождается снижением пороговых и увеличением критических скоростей течения. Реореакция может служить мерой отношения к потоку и быть ключом к раскрытию адаптивных механизмов, реализуемых в поведении рыб. Она влияет на закономерности пространственного расселения рыб и соответственно на возникновение фенотипических групп сеголеток лосося.

В связи с этим задача работы заключалась в изучении роли реореакции при расселении сеголеток лосося из нерестовых гнезд и формировании фенотипических групп.

Материалы и методы

Наблюдения за расселением сеголеток из нерестовых гнезд и образованием прибрежных и устьевых групп проводили в 2005–2007 гг. с помощью подводного метода, позволяющего получить достоверные данные [Keenleyside, 1962; Wankowski, Thorpe, 1979; Павлов и др., 1981]. Используя аппарат электролова (Fa-2, Норвегия), сеголеток (0+) собирали с площадей микробиотопов в прибрежной части порога главного русла р. Варзуги и в устье притока Ареньга (66°32'43" с.ш., 36°12'06" в.д.). Мальков (в каждой пробе 30 экз.) отлавливали с момента образования устойчивых групп в послед-

ней декаде июня и повторно в первую декаду августа, выдерживая в русловых садках в течение суток до начала эксперимента.

Исследовали локомоторную компоненту реореакции сеголеток лосося. Эксперименты проводили в специально сконструированной гидродинамической установке (рис. 1). Экспериментальная камера представляет собой стеклянную трубку диаметром 20 мм и длиной 1 м, в головной части которой находятся успокоители потока. Скорость течения внутри рабочей камеры изменяли в пределах 0–0,8 м/с при помощи двух кранов, установленных перед трубкой. В рабочую камеру, предварительно наполненную водой, через разъем сливного патрубка пересаживали по одному мальку из исследуемой фенотипической группы.

У каждого малька измеряли три показателя реореакции с трехразовой повторностью. Пороговая скорость течения ($V_{\text{пор}}$) для реореакции регистрировалась при медленном (30-40 с) увеличении скорости течения от нулевого значения до момента, когда малек начинал проявлять двигательную реакцию в виде нистагма глаз, изгиба плавников или хвостовой части тела. Показатель $V_{\text{\tiny akt.}}$ характеризовал достижение (за 15-20 с) такой скорости течения, при которой ориентированный против течения малек, находясь в тактильном контакте с дном, переставал удерживаться только за счет прижимного давления потока на плавники и включал активную локомоцию. Критическая скорость ($V_{\text{крит}}$) течения (выставлялась за 10 с) отмечалась при прекращении мальком сопротивления наибольшей скорости течения и сбросе его на защитную сетку. После эксперимента мальков взвешивали и измеряли длину.

Скорость течения в экспериментальной камере находили, измеряя объем воды (W) в мерном сосуде и время (t) его наполнения из сливного патрубка. Объем воды в мерном сосуде в опытах изменялся в пределах от 50 до 1000 см³.

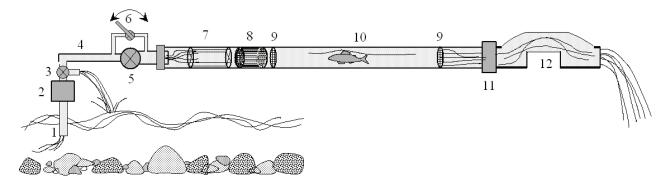


Рис. 1. Схема гидродинамической установки

1 – всасывающий патрубок, 2 – электронасос, 3 – водосбросной кран, 4 – шланг водоподачи, 5 – вентильный кран (сильный поток), 6 – шаровый кран (слабый поток), 7, 8 – успокоители потока, 9 – защитная сетка, 10 – экспериментальная камера, 11 – разъем для посадки рыбы, 12 – колено для поддержания уровня воды при отсутствии течения

По этим величинам рассчитывали расход воды в трубе Q = W/t, а затем вычисляли среднюю скорость течения – V = Q/S, где S – площадь поперечного сечения трубы, S = 3,14 см².

Результаты и обсуждение

Образование фенотипических групп сеголеток лосося. Нерестовые гнезда атлантического лосося с вылупившимися эмбрионами располагались в центральной части главного русла р. Варзуги. С помощью подводных наблюдений установлено, что в течение 2-3 суток при подъеме температуры воды от 9 до 12-13°C личинки (обычно к 12-16 июня) появляются в поверхностном слое галечного грунта (рис. 2 а). В области расположения нерестовых гнезд плотность личинок достигала 13-17 экз./м². Затем в течение пяти суток происходило их массовое активно-пассивное расселение, в основном по направлению речного

потока. В этот период личинки полностью переключались на экзогенное питание, у них закладывался чешуйный покров и завершался переход на стадию малька. Плотность распределения в шлейфе расселения снижалась до 3, реже 7 экз./м² (рис. 2 б). На седьмые сутки мальков обнаруживали на границе порога с плесом, одновременно прекращалось их расселение по течению (рис. 2 в). Плотность распределения колебалась в тех же пределах, однако на восьмой-девятый день преобладающим становилось активное, против потока перераспределение из случайно заселенных микробиотопов вдоль границы порога к прибрежным участкам главного русла или в устье притока Ареньга (рис. 2 г, д). Здесь, в прибрежье и устье ежегодно образовывались фенотипические группы (рис. 2 е), из которых мальков отлавливали для эксперимента (участки I и II). Плотность распределения в этих группах к концу июня составляла 2-12 экз./м².

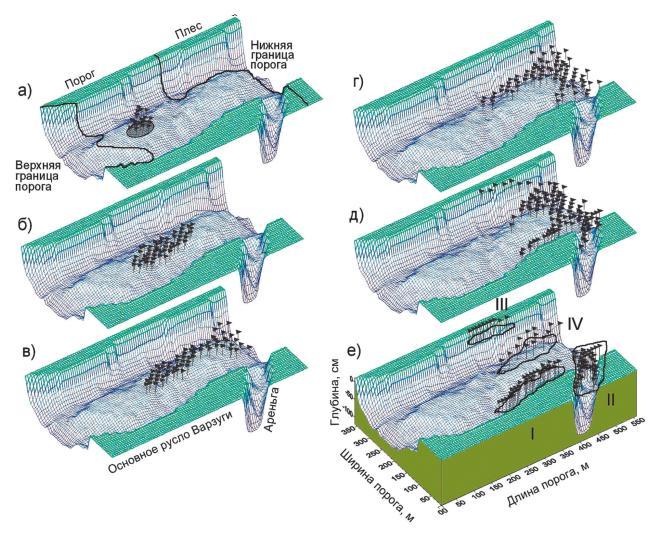


Рис. 2. Схема расселения сеголеток лосося из нерестовых гнезд центральной части порога р. Варзуги (а – е) и формирования фенотипических групп (е)

I – прибрежная (правая), II – устьевая в Ареньге, III – прибрежная (левая), IV – русловая

Сравнение микробиотопов показало, что в притоке (участок II) грунт крупнее. Он состоит на 35-45 % из мелких (5-10 cм) и на 40-50 % из средних размеров валунов (11-25 см), содержание гальки (1,0-4,9 cм) не превышало 15 %. На таком грунте хорошо представлены нитчатые водоросли и обрастания мха, способствующие развитию кормовой базы - зообентоса беспозвоночных организмов [Шустов, 1983]. Фракционный состав грунта прибрежного правого участка (I), где отлавливали мальков, напротив, состоял преимущественно из гальки (до 65-80 %) и мелких валунов (15-30 %), а также содержал незначительное (около 5 %) количество валунов средних размеров. Этот грунт почти не имел обрастаний. Оценка варьирующих глубин в целом не выявила существенных различий по микробиотопам, однако средняя поверхностная скорость течения в притоке Ареньга (0,97 м/с), кроме периода малой воды в августе, была достоверно выше за счет большего уклона русла, чем в прибрежье Варзуги (0,58 м/с).

Таким образом, участок обитания в притоке за счет более крупных фракций грунта и повышенных скоростей течения обеспечен более разнообразными микростациями для молоди лосося. Это также подтверждалось плотностью распределения: 7–12 экз./100 м² в притоке и 2–5 экз./100 м² в прибрежье. Далее экспериментально исследовали образовавшиеся две фенотипические группы сеголеток лосося на различия в локомоторных показателях реореакции.

Локомоторные показатели реореакции фенотипических групп сеголеток лосося. Экспериментально установлено, что минимальная скорость течения $(V_{\text{nop.}})$, стимулирующая двигательную реакцию в виде нистагма глаз, изгиба плавников, достоверно не различается между особями обоих групп как в июне, так и в августе (табл.). Можно предположить, что проявление реореакции на пороговую скорость течения, или чувствительность к потоку, изначально одинакова у сеголеток лосося и различия, как показано [Veselov et al., 1998; Веселов и др., 2001], проявляются лишь в возрасте 1+ и старше. Следовательно, показатель V_{non} менее существен для избрания будущего микробиотопа обитания, чем способность лавировать и физически противостоять неоднородному турбулентному потоку при совершении пищевых или оборонительных бросков и перемещении в придонном пространстве.

В связи с этим при усилении потока исследовали более значимые для активного освоения подвижного пространства обитания показатели $V_{\text{крит.}}$

Показатель $V_{\text{акт}}$ характеризует достижение такой скорости течения, при которой малек, находясь в тактильном контакте с дном, перестает

удерживаться только за счет прижимного давления потока на развернутые им грудные и брюшные плавники. Происходит смещение его относительно неподвижных ориентиров, что и стимулирует включение локомоции, обеспечивающей возврат и устойчивое поддержание исходной позиции. Установлено, что в июне показатель $V_{\text{акт.}}$, измеренный у мальков прибрежной группы основного русла р. Варзуги, достоверно меньше, чем у мальков из устья притока. К августу эти различия усиливаются (см. табл.). Это свидетельствует о раннем включении локомоции прибрежными сеголетками и, следовательно, совершаемыми ими повышенными энергетическими тратами в одинаковых с устьевыми мальками условиях потока.

Другой локомоторный показатель реореакции - V_{коит.} - характеризует краткосрочно выдерживаемую максимальную для малька скорость потока. Его значения отражают способность рыбы совершать пищевые или оборонительные броски из спокойных по течению придонных слоев в толщу воды, характеризующуюся стремительным потоком. Например, на таких участках порогов, где поверхностная скорость течения около 1,5-2 м/с, что не редкость для лососевых нерестовых рек [Веселов, Калюжин, 2001; Калюжин и др., 2009]. Экспериментально нами выявлены достоверные различия по этому показателю между обеими группами в пользу устьевых мальков (II), причем они возрастают в летний период (см. табл.).

Анализируя оба показателя (V_{akt} , и V_{kDut}), можно сказать, что в динамичных по структуре потока речных условиях обитания для устьевых сеголеток с развитием реореакции и локомоторных способностей повышается доступность по градиенту скоростей течения разнообразных микробиотопов и микростаций [Веселов, Калюжин, 2001]. Это в свою очередь связано с широтой вариации кормовых условий [Барышев, Веселов, 2003; Барышев, 2004], определяющих темп роста [Шустов, Смирнов, 1978]. Например, исследования бентоса в бассейне р. Варзуги показали, что в среднем количество амфибиотических насекомых существенно больше в притоках, чем в главном русле [Барышев, Веселов, 2003; Барышев, 2004], поэтому к августу среди образовавшихся групп проявились четкие размерно-весовые различия (см. табл.).

Во многих притоках нерестовых рек, имеющих сложную гидрографическую структуру, складывается более благоприятное для сеголеток лосося и развития кормовых организмов сочетание рельефа и гидрологических факторов (глубина, скорость течения, фракционный состав грунта). В июне – начале июля в прибрежных микробиотопах Варзуги поверхностная скорость течения была ниже, чем в устье

Сравнительная характеристика показателей реореакции для прибрежной и устьевой фенотипических групп сеголеток лосося р. Варзуги в июне и августе

Период вылова, группы		Показатели реореакции			Ппино ом	Dog 5
сеголеток (n = 30)		$V_{\text{nop.}}$	V _{akt.}	V _{крит.}	Длина, см	Вес, г
Июнь,	Прибрежные	0,83±0,35	6,08±0,64	26,17±2,15	2,65±0,09	0,079±0,010
IV декада	Устьевые	1,02±0,54	7,77±0,80	34,27±2,33	2,73±0,12	0,094±0,015
Август,	Прибрежные	0,65±0,11	15,33±2,17	42,02±3,12	4,11±0,13	0,68±0,10
I декада	Устьевые	0,72±0,18	23,51±2,66	56,11±6,85	4,68±0,18	0,98±0,13

Ареньги. Установлено, что интенсивность заселения мальками притоков выше, чем их продвижение вдоль берега главного русла. Например, за 5-6 суток они перемещались от устья вверх по притоку на 250-300 м, а обитающие в прибрежье сеголетки - вдоль берега против течения всего на 100-150 м. Существенно и то, что разница дневных и ночных температур в притоках больше (5-7°C), чем в главном русле (3-5°C) [Павлов и др., 2008]. Это также может оказывать положительное влияние на рост молоди и накопление фенотипических различий [Сущеня, 1978; Константинов и др., 1987, 1989; Веселов, Калюжин, 2001], отражающихся на проявлении «силовых» ($V_{\text{акт.}}$ и $V_{\text{крит.}}$) показателей локомоторной компоненты реореакции и способности осваивать микробиотопы с высокими скоростями течения.

Таким образом, заселение микробиотопов, имеющих различные гидрологические характеристики, определяется реореакцией мальков. Часть из них проявляла повышенную способность сопротивляться потоку и заселила микробиотопы с высокими скоростями течения. У молоди лососевых (Salmonidae), как и у ряда других рыб, существует дифференциация на группы по морфологическим и физиолого-биохимическим показателям [Thorpe, 1977; Павлов и др., 2007б и др.]. Одна из предпосылок образования групп, по-видимому, связана с изначальной разнокачественностью икры по биохимическим показателям, например по липидному статусу [Нефедова и др., 2010]. Известно также, что икринки лососевых рыб, и в частности атлантического лосося, отличаются друг от друга по размерам, массе и объему запасенных веществ [Казаков, 1982]. Эта разнокачественность икры в последующем сказывается на интенсивности роста и развитии ранней молоди. Она влияет и на результаты первичного расселения сеголеток атлантического лосося из нерестовых гнезд [Веселов, Калюжин, 2001]. Можно предположить, что это определяет неодинаковые стартовые возможности расселения личинок в разные по условиям обитания микробиотопы и в значительной степени влияет на проявление такого интегрального показателя, как реореакция. Внутрипопуляционная неоднородность формируется под влиянием условий окружающей среды и встречается даже у потомства одной пары производителей [Павлов и др., 2007а]. Ее адаптивное значение заключается в повышении выживаемости молоди [Павлов и др., 2010].

Заключение

Выявленные по показателям реореакции устойчивые различия сравниваемых групп сеголеток, которые возникли сразу после расселения из одних и тех же нерестовых гнезд, по-видимому, свидетельствуют о первичном влиянии разнокачественности эмбрионов на формирование различий по показателям реореакции. Наличие фенотипических групп у сеголеток лосося, по нашему мнению, играет значительную роль в дальнейшей дифференциации молоди лосося, поэтому проявившиеся различия реореакции можно рассматривать как одну из предпосылок возникновения фенотипических групп. В дальнейшем эти различия отразятся на выживаемости в зимний период, темпе роста, сроках смолтификации и миграции на нагул молоди в море. Неоднородные условия среды обитания, как и начальная разнокачественность эмбрионов, вероятно, и определяют формирование сложной по числу прожитых лет в реке и море возрастной структуры атлантического лосося в крупных реках, например, Варзуге на Кольском полуострове [Казаков и др., 1992; Лысенко, Берестовский, 1999; Зубченко и др., 2002].

Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ (грант № 11-04-00686_а).

Литература

Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: изд-во АН СССР, 1963. 247 с.

Барышев И. А. Амфибиотические насекомые выростных участков молоди атлантического лосося в бассейне реки Варзуга // Мат. II Всерос. симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж: Воронежский государственный университет, 2004. С. 7–13.

Барышев И. А., Веселов А. Е. Влияние кормовых условий на распределение молоди лосося в бассейне р. Варзуги (Кольский п-ов) // Тез. Междунар. конф. «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах». Борок, 2003. С. 6.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953. C. 207–217.

Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Веселов А. Е., Сысоева М. И., Бахмет И. Н. Изменение локомоторной компоненты реореакции в онтогенезе молоди атлантического лосося // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: изд. МГУ, 2001. С. 125–134.

Зубченко А. В., Веселов А. Е., Калюжин С. М. Биологические основы управления запасами семги в реке Варзуге и Варзугском рыбопромысловом районе: Практ. рекомен. Петрозаводск; Мурманск: Остленд, 2002. 77 с.

Казаков Р. В. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Легкая и пищевая промсть, 1982. 144 с.

Казаков Р. В., Кузьмин О. Г., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. Атлантический лосось реки Варзуги. СПб: Гидрометеоиздат, 1992. 108 с.

Калюжин С. М., Веселов А. Е., Лумме Я. И. Лососевые реки полуострова Рыбачий. Петрозаводск: изд-во Карельского научного центра РАН, 2009. 180 с.

Константинов А. С., Зданович В. В., Калашников Ю. Н. Влияние перемены температуры на рост эвритермных и стенотермных рыб // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 6. С. 971–977.

Константинов А. С., Зданович В. В., Тихомиров Д. Γ . Влияние осцилляции температуры на интенсивность обмена и энергетику молоди рыб // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 27, вып. 6. С. 1019–1027.

Лысенко Л. Ф., Берестовский Е. Г. Лососи реки Варзуга. Мурманск: изд-во ММБИ Кольского научного центра РАН, 1999. 36 с.

Нефедова З. А., Мурзина С. А., Руоколайнен Т. Р. и др. Липидный состав разных порций текучей икры атлантического лосося Salmo salar L. // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Т 1. Экологическая физиология и биохимия водных организмов. Петрозаводск, 2010. С. 215–218.

Павлов Д. С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.

Павлов Д. С., Мочек А. Д., Капустин С. Н. Дневное распределение рыб в реке, по данным подвод-

ных наблюдений // Вопр. ихтиол. 1981. Т. 21, вып. 1. С. 177–180.

Павлов Д. С. Миграция рыб во внутренних водоемах и их связь с течениями // Журн. общей биологии. 1986. Т. 47, № 2. С. 173–182.

Павлов Д. С., Лупандин А. И., Костин В. В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 2007а. 211 с.

Павлов Д. С., Мещерякова О. В., Веселов А. Е. и др. Показатели энергетического обмена у молоди атлантического лосося Salmo salar, обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров) // Вопр. ихтиол. 2007б. Т. 47, № 6. С. 819–826.

Павлов Д. С., Нефедова З.А., Веселов А.Е. и др. Липидный статус сеголеток атлантического лосося Salmo salar L. из разных микробиотопов р. Варзуга // Вопр. ихтиол. 2008. Т. 48, № 5. С. 679–685.

Сущеня Л.М. Рост водных животных в условиях колеблющихся температур // Труды ВГБО: Элементы водных экосистем. 1978. Т. 22. С. 140–150.

Шустов Ю. А., Смирнов Ю. А. Питание, рост и расселение молоди в реках // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Биологический режим, использование. Л.: Наука, 1978. 102 с.

Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.

Keenleyside M. H. A. Skin-diving observations of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi River, New Brunswick // J. Fish. Res. Bd Canada, 1962. Vol. 19, N 4. P. 625–634.

Pavlov D. S., Ponomareva V. Yu., Veselov A. Je., Kostin V. V. Reoreaction as a Mechanism of Formation on Phenotypic Groups of Underyerling of the Atlantic Salmon Salmo salar // J. of Ichthyol. 2010. Vol. 50, N 6. P. 483–488.

Thorpe J. E. Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon under artificial rearing conditions // J. Fish Biol. 1977. Vol. 11. P. 175–184.

Wankowski J. W. J., Thorpe J. E. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. juveniles // J. Fish. Biol. 1979. Vol. 14, N 3. P. 239–248.

Veselov A. Je., Kazakov R. V., Sysoyeva M. I., Bahmet I. N. Ontogenesis of reotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // Aquaculture. Special issue: Salmonid smoltification V. 1998. Vol. 168. P. 17–26.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Веселов Алексей Елпидифорович

главный научный сотрудник, д.б.н., профессор ИБ КарНЦ РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910 эл. почта: veselov@krc.karelia.ru тел. (8142) 767812

Павлов Дмитрий Сергеевич

директор ИПЭЭ РАН, академик РАН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН Ленинский пр., 33, Москва, Россия, 119071 эл. почта: pavlov@sevin.ru тел. (495) 9522088

Veselov, Alexey

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: veselov@krc.karelia.ru tel. (8142) 767812

Pavlov, Dmitry

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science Leninsky pr., 33, 119071, Moscow, Russia e-mail: pavlov@sevin.ru tel. (495) 9522088

Скоробогатов Михаил Александрович

ведущий научный сотрудник, д.т.н., профессор Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН Ленинский пр., 33, Москва, Россия, 119071 эл. почта: skorobogatov1@rambler.ru тел. (495) 9522088

Ефремов Денис Александрович

ведущий биолог, аспирант ИБ КарНЦ РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910 эл. почта: denisefremov@list.ru тел. (8142) 769810

Потапов Кирилл Юрьевич

аспирант Петрозаводский государственный университет пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910 эл. почта: liricman@gmail.com тел. (8142)781741

Skorobogatov, Mikhail

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science Leninsky pr., 33, 119071, Moscow, Russia e-mail: skorobogatov1@rambler.ru tel. (495) 9522088

Efremov, Denis

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: denisefremov@list.ru tel. (8142) 769810

Potapov, Kirill

Petrozavodsk State University 33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: liricman@gmail.com tel. (8142)781741