

УДК 581.154+575.224.46: 582.542.1.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СУПРЕССИРОВАННОЙ ТЕМПЕРАТУРОЗАВИСИМОЙ ХЛОРОФИЛЛДЕФЕКТНОСТИ У *FESTUCA PRATENSIS* HUDS

О. Н. Лебедева, Т. С. Николаевская, А. Ф. Титов

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Показана роль генетической и эпигенетической составляющей в формировании естественного генетического груза и приспособленности M_5 -мутантных потомств многолетнего перекрестноопыляющегося злака овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.), сформировавшихся при различных уровнях почвенного питания (высоком, умеренном и низком) материнских растений. Оценена величина пула проростков с супрессированной хлорофиллдефектностью, выживаемость и плодовитость растений, действие стабилизирующего отбора в отношении изученных признаков.

К л ю ч е в ы е с л о в а: супрессированная температурозависимая хлорофиллдефектность, генетическая и эпигенетическая изменчивость, выживаемость, плодовитость, приспособленность, стабилизирующий отбор, *Festuca pratensis* Huds.

O. N. Lebedeva, T. S. Nikolaevskaya, A. F. Titov. GENETIC AND EPIGENETIC VARIABILITY OF SUPPRESSED AND TEMPERATURE-DEPENDENT CHLOROPHYLL DEFICIENCY IN *FESTUCA PRATENSIS* HUDS.

The role of the genetic and epigenetic component in the formation of the natural genetic load and fitness of M_5 -mutant posterities of perennial cross-pollinated grass *Festuca pratensis* Huds. is shown. M_5 -mutant generations were created at different levels (high, moderate and low) of soil fertility nutrition available to maternal plants. The size of the seedling pool with a suppressed chlorophyll deficiency, survival and fertility of plants, influence of stabilizing natural selection as applied to the above components of fitness were estimated.

К e y w o r d s: suppressed temperature-dependent chlorophyll deficiency, genetic and epigenetic variability, survival, fertility, fitness, stabilizing natural selection, *Festuca pratensis* Huds.

Введение

К настоящему времени в научной литературе накоплено большое число фактов, указывающих на широкое распространение эпигенетической изменчивости у растений и животных [Уоддингтон, 1970; Чураев, 1982, 1997; Голу-

бовский, 1996, 2000; Оленов, 1970; Малецкий и др., 2004 и др.]. В последние годы большинство исследований в этой области сосредоточено на изучении механизмов формирования эпигенетических изменений (метилирование ДНК, реструктуризация хроматина за счет метилирования или ацетилирования гистоновых

белков, транспозиция мобильных элементов и др.) [Cocciolone, Conek, 1993; Vongs et al., 1993; Das, Messing, 1994; Richards, 1997; Amedeo et al., 2000; Martienssen, Colot, 2001; Vyskot, 2000; Лавров, Мавродиев, 2003 и др.]. Значительно реже рассматривается влияние внешних факторов на формирование эпигенетических изменений тех или иных признаков растений [Кирикович, Левитес, 2005].

Целью настоящего исследования явилось изучение изменчивости признаков (пул проростков с супрессированной хлорофиллдефектностью, выживаемость и плодовитость растений) M_5 -мутантных потомств многолетнего перекрестноопыляющегося злака *F. pratensis*, сформировавшихся при различных уровнях почвенного питания (высоком, умеренном и низком) материнских растений, и действия отбора.

Материалы и методы

Оценку биологических особенностей M_5 -мутантных потомств *F. pratensis* проводили на основе анализа семян, сформировавшихся при свободном опылении M_4 -растений, которые росли при различных уровнях почвенного питания материнских растений: высоком (60 т/га органических удобрений и N120P60K60), умеренном (N60P60K60) и обедненном (без внесения удобрений) [Лебедева и др., 2012]. Всего изучено 40 растений семи мутантных потомств и одной контрольной популяции на каждом фоне почвенного питания.

Генетическая оценка де- и ресупрессии проростков овсяницы луговой проводилась в лабораторном эксперименте при проращивании семян в условиях фитотрона в течение 10 сут при непрерывной освещенности ($96\text{--}120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) и температуре 35 °C. В массиве проростков регистрировали зеленые (*w-type* или *norma*, N) и депигментированные растения. Депигментированные проростки восстанавливали полностью или частично зеленую окраску листа через 4 сут при снижении температуры до 25 °C (функциональная реверсия). Подсчитывали количество зеленых и депигментированных проростков при 35 °C (десупрессия) и 25 °C (частично или полностью восстановивших окраску листа до зеленой – ресупрессия). Для обозначения конкретных фенотипов использовали начальные латинские буквы соответствующего типа депигментации.

Депигментированные проростки восстанавливали зеленую окраску листа (ресупрессия) с различной скоростью и двумя путями: через реверсию и репопуляцию. Быстрое восстановление путем реверсии происходило при выра-

живании проростков в течение последующих 4 сут или медленно – более 4 сут и только при 25 °C. Восстановление окраски проростка до *w-type* происходило также через репопуляцию клеток базальной части проростка. При этом быстрое восстановление наблюдалось уже на 7-е сутки при температуре 35 °C. Медленная репопуляция, так же как и реверсия, происходила при 25 °C. Выявлены различные сочетания скорости и механизмов восстановления (быстрая реверсия – медленная реверсия и быстрая репопуляция – медленная репопуляция). Это позволило выделить и зарегистрировать несколько фенотипических групп проростков.

Приспособленность растений у M_5 -мутантных потомств оценивалась по ряду признаков: фертильность пыльцы [Паушева, 1974], всхожесть семян, активность роста проростков (частота проростков > 2 см), масса семян на растение и масса 1000 семян.

Выживаемость рассчитывали как произведение значений (в долях) фертильности пыльцы, всхожести семян и активности роста.

Плодовитость (k) – количество семян на растение – определяли расчетным путем, исходя из двух основных компонентов: массы семян с одного растения (M) и массы 1000 семян (T) по формуле: $k = M/(T/1000)$.

Приспособленность – произведение относительной выживаемости и плодовитости: $W = v * k$, где v – выживаемость, k – плодовитость, W – приспособленность в долях относительно контрольной популяции. Элиминирующее действие отбора (S) рассчитывали по формуле: $S = 1 - W$. Относительную приспособленность оценивали на основе сравнения значений признаков у растений экспериментальных и контрольной популяций.

Для оценки действия естественного отбора (стабилизирующей формы) вычисляли среднюю арифметическую, а также разность между средним и конкретным значением соответственно для каждого признака. Полученные ряды разностей ранжировали. По диаграммам рядов разностей от средней вычисляли тренды (линии рассеивания) и по углу их наклона (крутизны) устанавливали степень различий между группами индивидуумов (особей) в отношении действия стабилизирующего отбора. Использовали формулу: $y = a + bx$, где y – разность между средним и конкретным значением признака; a – значение пересечения линии тренда с осью Y ; b – tg угла наклона линии тренда, x – номер ранга особи. Отклонения от среднеарифметических в большинстве случаев значительно отличались друг от друга при $p < 0,05$, что вместе с высокими (> 80 %) коэффициентами детерминации позво-

ляет считать результаты статистически достоверными. Все вычисления проведены в программе MS Excel 6 [Кох, 1994]. Исследование выполнено на оборудовании ЦКП ИБ КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

Генетический анализ хлорофиллдефектности при десупрессии, когда функция гена-супрессора подавлена, показал, что соотношение зеленых и хлорофиллдефектных проростков в экспериментальном пуле у с. Карельская (контроль) и у M_5 -мутантных потомств растений *F. pratensis*, сформированных на основе поликросса, оказалось зависимым от условий культивирования материнских растений. Расщепление соответствовало дигибридной схеме наследования признаков с эпистатическим взаимодействием генов: 3:13 (при высоком уровне почвенного питания материнских растений), 7:9 (при умеренном уровне почвенного питания материнских растений), 4:12 (при низком уровне почвенного питания материнских растений) (табл. 1).

Доля депигментированных проростков в экспериментальном пуле M_5 -мутантных потомств, сформированных при различных условиях почвенного питания материнских растений, в 1,4 раза выше, если материнские M_4 -растения культивировались на высоком (Н)

по сравнению с умеренным (С) и в 1,2 раза по сравнению с низким (L) фонами (табл. 2). Частота проростков *w-type* снизилась в 2 раза в ряду С→L→Н. Частота депигментированных M_5 -проростков с фенотипом *viridis* (V) также снизилась в 2 раза (С→L→Н), а с глубокими типами депигментации – *xantha* (X) и *albina* (A) увеличилась в 1,5 и 3 раза (L→Н→С) соответственно на низком и высоком фоне. Фенотип *xantha* является доминирующим. Изучение спектра комбинированных фенотипов у M_5 -мутантных потомств, сформированных при различных уровнях почвенного питания M_4 -материнских растений, показало, что при низком его уровне (L) у потомств формируется в 2 раза больше депигментированных проростков с отсроченной десупрессией (NV, NX, VX, VA, XA) по сравнению с высоким (H) и умеренным (C). Количество ранних ревертантов (VN, XN, XV) у M_5 -потомств при высоком и низком уровне почвенного питания материнских растений оказалось в 10–12 раз больше, чем при умеренном. Ранние ревертанты с фенотипами AN, AV формируются только при высоком уровне почвенного питания материнских растений (см. табл. 2).

Выявлены и особенности восстановления пигментации при ресупрессии проростков M_5 -мутантных потомств растений *F. pratensis*, сформированных при различных уровнях

Таблица 1. Результаты генетического анализа хлорофиллдефектности 10-дневных проростков *F. pratensis* при десупрессии (температура проращивания семян 35 °С)

Потомство	Фенотип и количество проростков		Соотношение фактически полученных фенотипов	Значение χ^2 при $p < 0,05$
	зеленый	хлорофиллдефектный		
Высокий уровень почвенного питания материнских растений				
с. Карельская	38	169	3:13	0,02
Мутантные потомства M_5	289	1289	3:13	0,21
Умеренный уровень почвенного питания материнских растений				
с. Карельская	106	158	7:9	1,39
Мутантные потомства M_5	814	1087	7:9	0,69
Низкий уровень почвенного питания материнских растений				
с. Карельская	60	158	4:12	1,8
Мутантные потомства M_5	499	1468	4:12	1,6

Примечание. Критическое значение $\chi^2 = 3,84$ при $p < 0,05$.

Таблица 2. Вклад генетической и эпигенетической компонент изменчивости в формирование генетического груза у M_5 -потомств *F. pratensis* при десупрессии

Показатель	Уровень почвенного питания материнских растений		
	высокий	умеренный	низкий
<i>w-type</i>	0,15	0,41	0,31
Частота депигментированных проростков при десупрессии	0,85	0,59	0,69
<i>viridis</i> (V)	0,07	0,15	0,19
<i>xantha</i> (X)	0,65	0,41	0,47
<i>albina</i> (A)	0,13	0,03	0,03
Отсроченная десупрессия	0,02	0,02	0,05
Ранние ревертанты	0,10	0,01	0,12

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 жирным шрифтом выделены наиболее высокие значения показателей.

Таблица 3. Вклад генетической и эпигенетической компонент изменчивости в восстановление пигментации 14-дневных проростков M_5 -мутантных потомств *F. pratensis*

Тип, механизм и скорость восстановления пигментации проростков	Уровень почвенного питания материнских растений		
	высокий	умеренный	низкий
Полное восстановление до <i>w-type</i>	0,08	0,16	0,07
Частичное восстановление	0,41	0,31	0,50
Отсутствие восстановления	0,51	0,53	0,43
Реверсия быстрая	0,18	0,35	0,13
Реверсия медленная	0,21	0,15	0,06
Репопуляция быстрая	0,10	0,01	0,12
Репопуляция медленная	0,51	0,49	0,69

почвенного питания материнских M_4 -растений. При умеренных условиях культивирования материнских растений наблюдается наибольшая частота (0,15) полного восстановления депигментированных проростков до *w-type* через медленную репопуляцию и быструю реверсию. Частота M_5 -проростков с полным восстановлением до *w-type* существенно ниже, чем с частичным восстановлением, в 7, 2 и 5 раз для низкого, умеренного и высокого фона соответственно (табл. 3). Около половины 14-дневных проростков характеризовались отсутствием восстановления пигментации (0,43; 0,53 и 0,51 на низком, умеренном и высоком фоне соответственно). Частота M_5 -проростков, восстановившихся через репопуляцию, преобладает над частотой проростков с реверсией. Максимальные различия в частоте (4 раза) характерны для проростков, сформировавшихся при низком уровне почвенного питания материнских растений. Восстановление через медленную репопуляцию преобладало над быстрой репопуляцией: различия наиболее выражены на умеренном фоне. Быстрая реверсия доминирует над медленной: различия наиболее выражены на умеренном и низком фоне (табл. 3).

Таким образом, выявлена сложная картина регуляции экспрессии мутантного гена и гена-супрессора, контролирующей температурозависимую супрессированную хлорофилл-дефектность у *F. pratensis*. У M_5 -мутантных потомств, находящихся в экстремальных условиях роста, наблюдается ослабление супрессии, если семена формировались при высоком уровне почвенного питания материнских растений по сравнению с умеренным или низким его уровнем. Восстановление функции гена-супрессора у потомства при ресупрессии также зависело от условий культивирования материнских растений. Полное восстановление депигментированных проростков до *w-type* и реверсия преобладали у M_5 -мутантных потомств, сформировавшихся при умеренном уровне почвенного питания материнских растений, а репопуляция – при высоком и низком его уровне.

Анализ изменчивости изученных показателей на основе сравнения компонент фенотипической дисперсии разных по составу комплексов позволил оценить влияние генетических, негенетических факторов и эффектов их взаимодействия. Трехфакторный дисперсионный анализ частоты депигментированных 10-дневных проростков M_5 -поколения *F. pratensis*, сформировавшихся из семян при различных уровнях почвенного питания материнских растений, показал, что доля влияния генетического фактора (действие мутантного гена) составила 0,76. Следующим по силе действия (0,14) является эффект взаимодействия генетического и негенетического (уровни почвенного питания материнских растений) факторов. Влияние негенетического фактора и еще одного генетического фактора (генетические особенности мутантных потомств) на частоту депигментированных проростков оказалось незначительным и составило 1,5%. В условиях ресупрессии максимальное значение имело действие генетического фактора (эпистатическое действие мутантного гена и гена-супрессора) – 0,86.

Двухфакторный дисперсионный анализ частоты 10- и 14-дневных депигментированных проростков *F. pratensis* M_5 -поколения, выращенных при трех уровнях почвенного питания материнских растений (температура проращивания семян 35 °C (10 дней) и 25 °C (4 дня)), показал, что доля влияния генетического фактора (эпистатическое действие мутантного гена и гена-супрессора) выше при умеренном и низком фоне (соответственно 0,39 и 0,38) по сравнению с высоким (0,22). Влияние негенетического фактора (температура проращивания семян) наиболее выражено при умеренном фоне почвенного питания материнских растений (0,32). Эффект взаимодействия генетического и негенетического факторов в два раза выше (0,53) на высоком фоне по сравнению с умеренным и низким.

На фенотипическое выражение компонентов приспособленности (выживаемость и плодовитость) и действие элиминирующего отбо-

ра в M_5 -мутантных потомствах, сформировавшихся при различном уровне почвенного питания материнских растений, оказывают влияние и генетический (генетические особенности мутантных потомств), и негенетический (почвенное питание материнских растений) факторы. Большими отличиями характеризуются относительные значения компонентов приспособленности (выживаемость и плодовитость) растений M_5 -потомств (табл. 4).

Таблица 4. Генетическая и эпигенетическая составляющие изменчивости компонентов приспособленности M_5 -мутантных потомств *F. pratensis*

Показатель	Уровень почвенного питания материнских растений		
	высокий	умеренный	низкий
Выживаемость (общая / относительная)	0,21 / 0,70	0,25 / 0,82	0,23 / 0,98
Плодовитость (общая / относительная)	8683 / 0,79	8781 / 0,79	9435 / 1,05
Приспособленность	0,55	0,65	1,03
Действие элиминирующего отбора	0,45	0,35	0,16

Как показало исследование, стабилизирующий отбор контролирует пул депигментированных проростков M_5 -потомств. На рисунке 1 представлены линейные тренды, характеризующие отклонения частот фенотипов с депигментацией от средних значений у семи M_5 -мутантных потомств и в контрольной популяции (с. Карельская). Как правило, стабилизирующий отбор более интенсивен в отношении всех хлорофиллдефектных фенотипов, по сравнению с фенотипической нормой (зеленый фенотип), с характерными пологими линиями отклонений от среднего значения признака. Тем не менее выявились особенности действия отбора в отношении частоты растений с хлорофиллдефектным фенотипом при различном фоне почвенного питания материнских растений. Во всех вариантах опыта (высокий, умеренный и низкий уровень почвенного питания) в отношении особей с фенотипом *xantha* стабилизирующий отбор действует менее жестко, чем по отношению к фенотипам *albina* и *viridis*, а при высоком уровне – и по сравнению с *w-type*. У растений с фенотипом *viridis* стабилизация признака происходит при высоком, а с фенотипом *albina* – при низком и умеренном фоне почвенного питания. Высокий уровень почвенного питания сохраняет от действия отбора особи, которые формируют

потомство, характеризующееся высокими значениями частоты проростков с глубокими типами депигментации, – *xantha* и *albina*. Умеренный уровень почвенного питания растений создает наиболее жесткий селективный фон для всех хлорофиллдефектных фенотипов с соответствующими пологими линиями трендов.

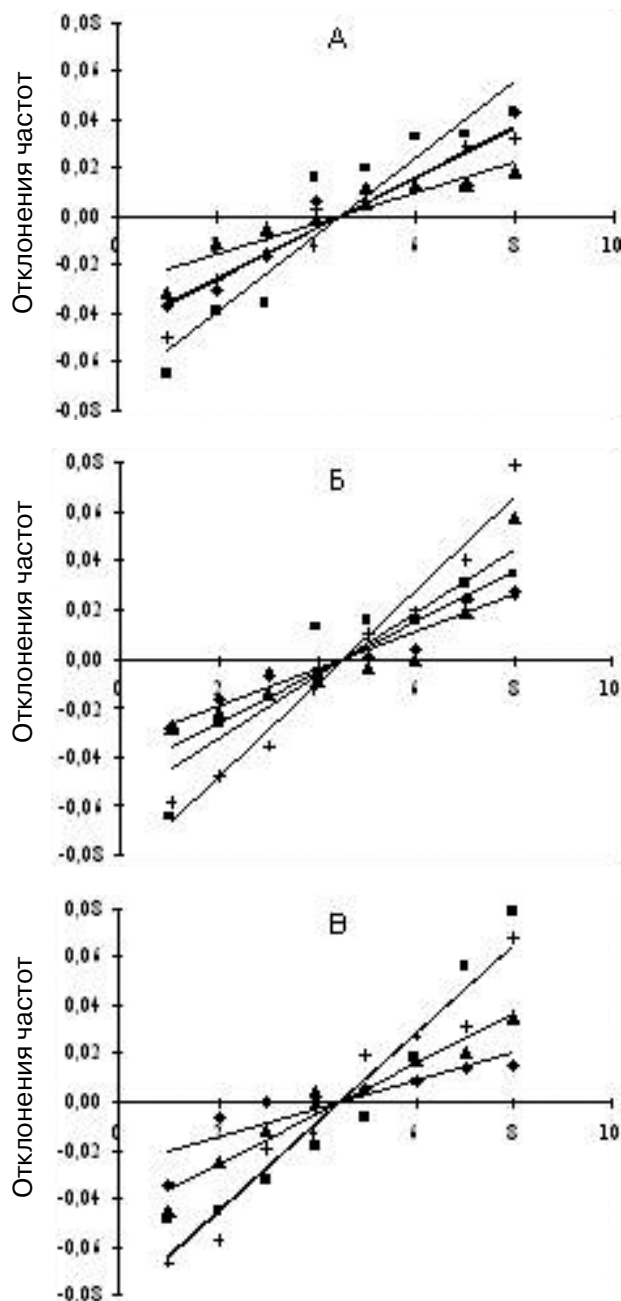


Рис. 1. Частота растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью в форме ранжированных отклонений от средней арифметической:

А, Б, В – соответственно высокий, умеренный и низкий фон почвенного питания; + – контроль; хлорофиллдефектные фенотипы: Δ – виридис, \square – ксанта, \diamond – альбина

Интенсивность действия стабилизирующего отбора в отношении компонентов выживаемости и плодовитости определялась как особенностями исследуемого признака, так и условиями почвенного питания материнских растений. Сильное давление естественного отбора (стабилизирующей его формы) проявляется в отношении фертильности пыльцы M_5 -мутантных потомств *F. pratensis* (умеренный и низкий уровень почвенного питания материнских растений), частоты проростков с размером более 2 см (высокий и умеренный уровень почвенного питания материнских растений) и массы 1000 семян (низкий уровень почвенного питания материнских растений). Менее интенсивно стабилизирующий отбор действует в отношении всхожести семян и массы семян на растение (рис. 2, 3).

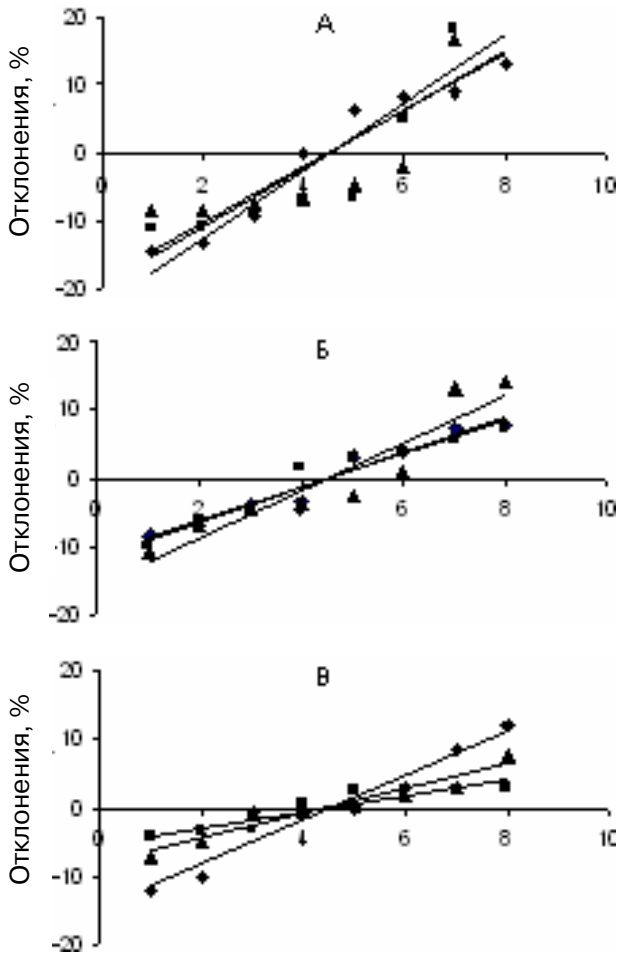


Рис. 2. Показатели выживаемости растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью в форме ранжированных отклонений от средней арифметической:

А – всхожесть, Б – частота проростков > 2, В – фертильность пыльцы; \diamond , \square , \triangle – соответственно высокий, умеренный и низкий фон почвенного питания

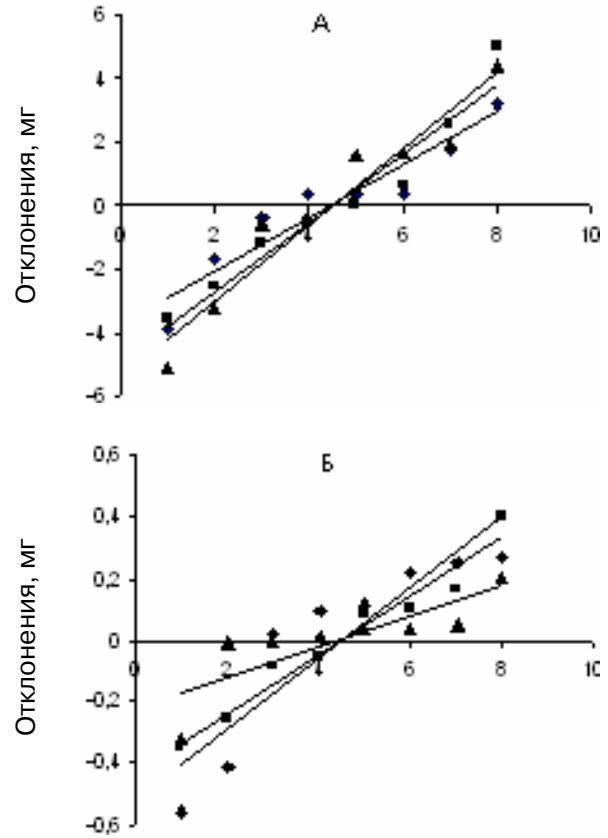


Рис. 3. Показатели продуктивности растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью в форме ранжированных отклонений от средней арифметической:

А – масса семян на растение, Б – масса 1000 семян; \diamond , \square , \triangle – соответственно высокий, умеренный и низкий фон почвенного питания

Заключение

Проведенное исследование позволило выявить существенное влияние эпистатического действия мутантного гена и гена-супрессора на формирование генетического груза (величина пула проростков с супрессированной хлорофиллдефектностью) у M_5 -мутантных потомств *F. pratensis*, культивируемых при различных уровнях почвенного питания материнских растений. Эпигенетическая составляющая изменчивости величины генетического груза M_5 -мутантных потомств, компонентов их приспособленности определяется различными условиями почвенного питания материнских растений. Она проявляется как в изменении эффектов взаимодействия мутантного гена и гена-супрессора при де- и ресупрессии, так и в изменении степени давления естественного отбора (стабилизирующей его формы) на величину пула депигментированных проростков, выживаемость, плодовитость и приспособленность растений.

Литература

Голубовский М. Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб.: Борей Арт, 2000. 262 с.

Голубовский М. Д. Концепция эпигена 20 лет спустя // Биополимеры и клетка. 1996. Т. 12, № 4. С. 5–24.

Кирикович С. С., Левитес Е. В. Эпигенетика растений: сб. науч. тр. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. 264 с.

Кох О. Microsoft Excel 5.0. Санкт-Петербург.: BHV – Санкт-Петербург, 1994. 270 с. (Koch O. MS Excel 5.0. BHV – Verlag, 1994. 270 s.)

Лавров С. А., Мавродиёв Е. В. Эпигенетическое наследование признаков и его возможная роль в микроэволюции растений // Журн. общ. биологии, 2003. Т. 64, № 5. С. 403–420.

Лебедева О. Н., Николаевская Т. С., Титов А. Ф., Федоренко О. М. Биологические особенности северных популяций многолетних злаков. Генетический груз и выживаемость // Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 261 с.

Малецкий С. И., Левитес Е. В., Батулин С. О., Юданова С. С. Репродуктивная биология покрытосеменных растений. Генетический словарь. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2004. 106 с.

Оленов Ю. М. Эпигеномная изменчивость // Онтогенез. 1970 Т. 1, № 1. С. 11–16.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 304 с.

Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // На пути теоретической биологии. М.: Мир, 1970. С. 211–240.

Чураев Р. Н. Прикладные аспекты концепции эпигенов // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 1. С. 79–87.

Чураев Р. Н. Элементы неканонической теории наследственности. Уфа: УНЦ РАН, 1997. 54 с.

Amedeo P., Habu Y., Afsar K. et al. Disruption of the plant gene *mom* releases transcriptional silencing of methylated genes // Nature. 2000. Vol. 405. P. 203–206.

Coccolone S. M., Cone K. C. Pl-Bh, an anthocyanin regulatory gene of maize that leads to variegated pigmentation // Genetics. 1993. Vol. 135. P. 575–588.

Das O. P., Messing J. Variegated phenotype and developmental methylation changes of maize allele originating from epimutation // Genetics. 1994. Vol. 136. P. 1121–1141.

Holliday R., Pugh J. E. DNA modification mechanism and gene activity during development // Science. 1975. Vol. 178. P. 226–232.

Jablonka E., Lamb M. J. The inheritance of asquered epigenetic variations // Theor. Biol. 1989. Vol. 139. P. 69–83.

Jacobsen S. E., Meyerowitz E. M. Hypermethylated SUPERMAN epigenetic alleles in *Arabidopsis* // Science. 1997. Vol. 277. P. 1100–1103.

Martienssen R. A., Colot V. DNA methylation and epigenetic inheritance in plants and filamentous fungi // Science. 2001. Vol. 293. P. 1070–1074.

Meyer P., Linn F., Heidmann L. et al. Endogenous and environmental factors influence 35S promoter methylation of a maize *Al* gene construct in transgenic petunia and its color phenotype // Mol. Gen. Genet. 1992. Vol. 231. P. 345–352.

Richards E. DNA methylation and plant development // Trends Genet. 1997. Vol. 13. P. 319–323.

Vongs A., Kakutani T., Martienssen R. F., Richards E. *Arabidopsis thaliana* DNA methylation mutants // Science. 1993. Vol. 260. P. 1926–1928.

Vyskot B. Epigenetic control of gene expression in plants // Vortr. Pflanzenzuchtung. 2000. H. 48. S. 297–304.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

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

Николаевская Татьяна Сергеевна

старший научный сотрудник лаб. генетики, 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

Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, руководитель лаб.
экологической физиологии растений,
чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710, 762706

Lebedeva, Olga

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

Nikolaevskaya, Tatiana

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

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710, 762706