

*На правах рукописи*

**ГРИЦКИХ**  
**Марина Вигальевна**

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ  
ПОПУЛЯЦИЙ *ARABIDOPSIS* В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ**

03.01.04 – биохимия  
03.01.05 – физиология и биохимия растений

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Петрозаводск – 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук  
Институте биологии Карельского научного центра РАН  
(ИБ КарНЦ РАН)

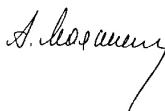
- Научный руководитель: член-корреспондент РАН,  
доктор биологических наук, профессор  
ТИТОВ Александр Федорович
- Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
ШПАКОВ Александр Олегович
- доктор биологических наук, доцент  
ВЕТЧИННИКОВА Лидия Васильевна
- Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук  
Институт биологии развития  
им Н.К. Кольцова РАН

Защита состоится «22» марта 2011 года в 15 часов на заседании диссертационного совета (ДМ 212.087.02) при Карельской государственной педагогической академии по адресу: 185680, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Карельской государственной педагогической академии (185680, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 17).

Автореферат разослан «\_\_» февраля 2011 г.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета,  
кандидат медицинских наук, доцент



А. И. Малкиель

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Проблема адаптации живых организмов к изменяющимся факторам внешней среды является одной из центральных в биологии. Данное понятие охватывает широкий круг вопросов и рассматривается, как способность растений и животных приспосабливаться к условиям окружающей среды с одновременным повышением вероятности выживания и самовоспроизведения. Адаптации, как универсальный биологический феномен, формируются и проявляются на самых различных уровнях организации живого и изучаются в рамках разных биологических дисциплин, включая биохимию, физиологию, генетику (Селье, 1972; Хочачка, Сомеро, 1988). В целом, приспособленность каждого отдельного организма зависит от генотипа, определяющего его адаптивные возможности, тогда как на популяционном уровне приспособленность во многом связана с величиной генетического полиморфизма (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Айала, 1984).

Механизмы формирования внутривидового полиморфизма в пределах популяций и филогенетическая дивергенция природных популяций родственных видов изучаются уже многие годы. Для решения этих задач наиболее информативны исследования, проводимые на модельных объектах. Один из них – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – стал широко использоваться в популяционно-генетических исследованиях сравнительно недавно (Abbot, Gomes, 1989; Kuittinen et al., 1997a; Innan et al., 1997; Le Corre et al., 2002; Stenøien et al., 2002; Gazzani et al., 2003; Stinchcombe et al., 2004; Nordborg et al., 2005). В последнее время усилился также интерес к родственным ему аутбредным видам – *Arabidopsis lyrata* ssp. *lyrata* и *A. lyrata* ssp. *petraea* (L.) O’Kane & Al-Shehbaz (Van Treuren et al., 1997; Kuittinen et al., 1997b; Riihimäki et al., 2005; Clauss, Mitchell-Olds, 2006). Очевидно, перекрестноопыляемые представители того же рода, что и высокосамофертильный вид *A. thaliana*, являются хорошим дополнением в качестве объекта исследований при решении различных научных задач.

Как известно, в природных популяциях существует огромная скрытая генетическая изменчивость, без которой невозможна адаптивная эволюция (Левонтин, 1978; Айала, 1984; Кимура, 1985; Алтухов, 2003). В настоящее время для изучения генетического разнообразия широко используются биохимические и молекулярно-генетические методы. Один из них – полимеразная цепная реакция с участием произвольных праймеров (RAPD–анализ) выявляет полиморфные состояния в большом числе локусов, сканируя весь геном в целом, а также позволяет анализировать и некодирующие последовательности ДНК (Williams, 1990; Tingey, Tufo,

1993; Дорохов, Клоке, 1997; Гостимский и др., 1999). Другой широко используемый метод – электрофоретический анализ белков и ферментов, дает возможность оценивать биохимический полиморфизм (Корочкин и др., 1977; Левонтин, 1978; Созинов, 1985). При одновременном использовании этих методов можно получить качественно новую информацию о внутривидовой генетической дифференциации, расширяя тем самым существующие представления об адапционных и микроэволюционных процессах. Привлечение наряду с ними традиционных методов физиологии и морфологии растений и сопоставление количественной изменчивости по морфо-физиологическим признакам в пределах популяций с уровнем популяционного полиморфизма по изоферментам и RAPD–маркерам позволяет исследовать и выявлять биологические особенности популяций, в том числе, с различным уровнем панмиксии и расположенных в северной части ареала, т.е. находящихся в силу "пограничного" положения в природно-климатических условиях, существенно отличающихся от центральной части ареала вида.

**Цель исследования:** изучение биологических (морфо-физиологических, биохимических и генетических) особенностей природных популяций *A. thaliana* и *A. l. petraea* в условиях Карелии.

**Задачи:**

1. Исследовать особенности проявления морфо-физиологических признаков растений в природных популяциях *Arabidopsis*.
2. Оценить уровень и характер биохимического полиморфизма и генетического разнообразия природных (континентальных и островных) популяций *A. thaliana*.
3. Сравнить степень генетической гетерогенности карельских популяций *A. thaliana* и *A. l. petraea*, различающихся уровнем панмиксии.
4. Охарактеризовать приспособленность популяций *A. thaliana* на основе анализа выживаемости и репродуктивной способности растений и действие естественного отбора в популяциях *Arabidopsis*.

**Научная новизна.** Впервые проведено комплексное исследование биологических особенностей *Arabidopsis* в условиях Карелии, включающее изучение морфологического, физиологического, биохимического и генетического разнообразия островных и континентальных природных популяций *A. thaliana*, находящихся на северной периферии ареала вида. С помощью RAPD-PCR метода исследована популяционно-генетическая структура двух близкородственных видов *Arabidopsis*, различающихся уровнем панмиксии – *A. thaliana* и *A. l. petraea*. Изучена структура природных популяций *A. thaliana* по времени зацветания и выявлена их неоднородность по реакции

растений на яровизацию (действие низких положительных температур). Дана оценка степени приспособленности растений северных популяций *A. thaliana* и действия стабилизирующей формы естественного отбора.

**Практическая значимость работы.** Полученные данные расширяют существующие представления о биологических особенностях периферических популяций и о процессах адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды, а также дополняют имеющиеся сведения о биологических особенностях модельного генетического объекта *A. thaliana*. Результаты исследований могут быть использованы в образовательном процессе при чтении общих и специальных курсов по физиологии и биохимии растений, общей и популяционной генетике.

**Апробация работы.** Материалы работы представлены и обсуждены на научной конференции, посвященной 60-летию КарНЦ РАН «Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика» (г. Петрозаводск, 2006); на Всероссийской конференции XII съезда РБО «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (г. Петрозаводск, 2008); на съезде генетиков и селекционеров, посвященном 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина (г. Москва, 2009); на Международной научно-практической конференции «Экологическое равновесие и устойчивое развитие территории» (г. Санкт-Петербург, 2010).

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Природные популяции *A. thaliana* в условиях Карелии характеризуются высоким уровнем межпопуляционного и внутривидового фенотипического (морфологического, физиологического, биохимического) и генетического разнообразия.

2. Высокое биохимическое и генетическое разнообразие островных популяций *A. thaliana* (расположенных на островах Онежского озера), как правило, не характерное для естественных изолированных популяций, связано с особенностями произрастания растений на северной границе ареала вида и обеспечивает их выживаемость.

3. Приспособленность *A. thaliana* к специфическим условиям произрастания на северной границе ареала этого вида осуществляется за счет двух адаптивных стратегий: высокой выживаемости организмов и/или высокой их плодовитости.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 17 работ, в том числе 2 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

**Объем и структура работы.** Диссертация изложена на 152 страницах машинописного текста, содержит 34 таблицы и 21 рисунок. Работа состоит из введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования,

3 глав результатов собственных исследований и их обсуждения, заключения и выводов. Библиографический список включает 258 источников, в том числе 178 иностранных.

**Благодарности.** Выражаю глубокую и искреннюю признательность чл.-корр. д.б.н., профессору А.Ф. Титову, моему научному руководителю, к.б.н. О.Н. Лебедевой за ценные советы и рекомендации. Самые теплые слова благодарности к.б.н. О.М. Федоренко и к.б.н. Т.С. Николаевской за всестороннюю помощь, а также сотрудникам лаборатории генетики и группы молекулярной биологии ИБ КарНЦ РАН за помощь при поставке экспериментов.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

В главе рассмотрена роль генетического полиморфизма как основы адапционных процессов и формирования приспособленности природных популяций. Обсуждаются основные факторы микроэволюции определяющие уровень генетического разнообразия. Проведен анализ методов выявления полиморфизма: морфологического, биохимического и генетического. Отдельный раздел посвящен популяционно-генетическим исследованиям модельного объекта *A. thaliana* и его аутбредного родственного вида *A. l. lyrata*, а также основам адаптации популяций *Arabidopsis*.

### **ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Объектом исследований явились природные популяции двух видов арабидопсиса – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и *Arabidopsis lyrata* subsp. *petraea* (L.) O'Kane & Al-Shehbaz – различающиеся между собой рядом признаков, в т.ч. способом размножения и продолжительностью жизненного цикла.

Растения *A. thaliana* анализировали из 7 популяций, находящихся в Карелии. Популяции Радколье и Климецкий расположены на островах Онежского озера (о. Радколье, о. Климецкий), континентальные популяции Шуйская, Царевичи, Косалма, Кончезеро и Медвежьегорск названы в соответствии с близлежащими населенными пунктами. Единственная известная в Карелии популяция *A. l. petraea* располагается в пригороде г. Медвежьегорска.

**Анализ морфо-физиологических признаков.** Растения выращивали по общепринятым методикам культивирования арабидопсиса в лабораторных условиях (Иванов, 1966). Анализ морфологических признаков проводили в лабораторных и полевых условиях, исследуя по 30 растений, случайно выбранных из каждой популяции. В полевых условиях измеряли высоту растений, длину соцветия и стручка. По количеству стручков

на растение оценивали плодовитость. В условиях лаборатории анализ осуществляли по 30 семьям, в каждой семье у 4 растений измеряли диаметр розетки, количество розеточных листьев, длину и ширину листа, длину черешка, а также вычисляли индекс листа (отношение ширины к длине листа). При изучении физиологических признаков — энергии прорастания и всхожести — семена каждого из 30 материнских растений проращивали в чашках Петри в 4-х повторностях по 50 штук в каждой. Количество семян, проросших на 5-й день, характеризовало энергию прорастания, а на 10-й день — всхожесть.

Время зацветания определяли у 30 растений каждой популяции, не подвергавшихся холодовой обработке и у 30 растений семена, которых были яровизированы (в течение 30 дней при 2–4°C) в лабораторных условиях (Kuittinen et al., 1997; Michaels, Amasino, 1999; Lempe et al., 2005).

**Оценка действия естественного отбора.** 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 в отношении действия стабилизирующего отбора (Алтухов и др., 1976; Олимпиенко и др., 2005). Отклонения от средних в большинстве случаев значительно отличались друг от друга при  $p < 0,05$ , что вместе со значениями коэффициента детерминации позволяет считать результаты статистически достоверными.

**Изоферментный анализ.** Для электрофоретического анализа ферментов использовали листья 4-недельных растений. Электрофоретическое разделение изоферментов и окрашивание белков проводили по общепринятым методикам (Show, Prassard, 1970; Корочкин и др., 1977) в вертикальном блоке полиакриламидного геля. Электрофорез осуществляли в трис-ЭДТА-боратной (ТВЕ) буферной системе, pH 8,3 при напряжении 200 В, в течение 2–2,5 ч. в зависимости от анализируемой ферментной системы.

Удовлетворительные результаты гистохимического окрашивания были получены для четырех ферментных систем: изоцитратдегидрогеназы (IDH), эстеразы (EST), лейцинаминопептидазы (LAP) и кислой фосфатазы (ACP).

**RAPD-анализ (random amplified polymorphic DNA).** ДНК выделяли из листьев 30 взрослых растений каждой популяции (в вегетативной фазе) по методу Мёллера с соавт. (Möller et al., 1992). Полимеразную цепную реакцию осуществляли в термоциклере Robocycler® ("Stratagene", США). Для RAPD-анализа использовали следующие олигонуклеотидные праймеры ("Синтол", Россия): №2 (5'-GTGTCGAGTC-3'), №4

(5'-AGGTCTGACG-3'), №7 (5'-GTCGATCGAG-3'), №8 (5'-CGAGCCGATC-3'), №OPC-5 (5'-GATGACCGCC-3'), №P-01D (5'-AGCAGCGTCG-3'). ПЦР проходила в следующих условиях: первичная денатурация – 2 мин при 94°C; далее 35 циклов: денатурация – 1 мин при 94°C, отжиг – 40 с при 35°C, синтез – 40 с при 72°C; достраивание фрагментов – 10 мин при 72°C. Продукты амплификации выявляли методом электрофореза в 2%-ном агарозном геле в TBE буферном растворе с добавлением бромистого этидия и фотографировали в УФ-свете. Анализ молекулярной массы фрагментов осуществляли относительно маркера молекулярной массы (100 bp – 1 Kb) ("Силекс", Россия). Аналогичный метод исследования использовался при изучении генетической структуры островных природных популяций *Festuca pratensis* Huds. (Федоренко и др., 2009).

**Статистическая обработка данных.** Данные по морфо-физиологическому анализу признаков обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики (Зайцев, 1984) с применением пакета программ MS Excel и Ky Plot Statistics.

Обработку результатов изоферментного анализа проводили по стандартной методике с помощью компьютерной программы BIOSIS-1 (Swofford, Selander, 1981). Электрофореграммы фрагментов ДНК анализировали с использованием программы Kodak ID. При статистической обработке полученных результатов применялись стандартные подходы, принятые в популяционно-генетических исследованиях (Животовский, 1983), и пакеты программ POPGENE (Yeh, Boyle, 1997) и PHYLIP (<http://evolution.genetics.washington.edu>). О достоверности различий между популяциями судили по  $\chi^2$ -критерию (Зайцев, 1984). На основании полученных данных для изоферментного и RAPD-анализа были вычислены показатели уровня генетического разнообразия, генетическое сходство ( $I_N$ ) и расстояние ( $D_N$ ) между популяциями по Нею (Nei, 1972), а также оценена степень генной дифференциации внутри и между изученными популяциями (Nei, 1973). Значения генетического сходства использовали для построения дендрограмм методом Neighbor-Joining для изоферментного анализа и невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA) в программе PHYLIP для RAPD.

### ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### Фенотипическое разнообразие растений природных популяций *Arabidopsis*

Морфологический анализ растений показал, что все исследованные популяции *A. thaliana*, расположенные на территории Карелии, характеризуются высоким уровнем изменчивости. Фенотипические особенности растений континентальных и островных популяций выражены различиями



в экспрессии морфо-физиологических признаков (табл. 1). В целом, растения островных популяций отличаются от континентальных большими значениями диаметра розетки, длины листовой пластинки и черешка листа. Растения континентальных популяций выделялись большим количеством розеточных листьев и высоким индексом листа.

Таблица 1

**Морфологические признаки островных и континентальных популяций *A. thaliana***

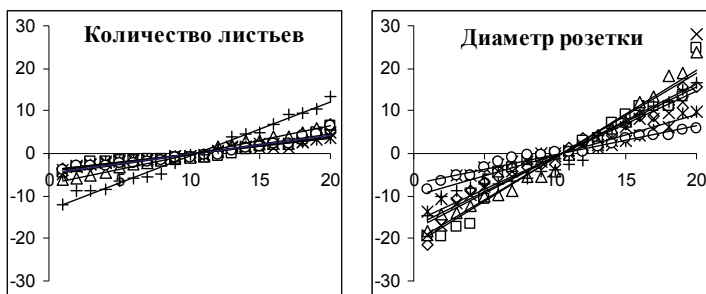
Признак	Популяции			
	островные		континентальные	
	$M \pm m_M$	V	$M \pm m_M$	V
Диаметр розетки, мм	<b>70,3±0,9</b>	19,8	58,4±0,8	19,1
Количество розеточных листьев	17,9±0,3	18,8	<b>19,6±0,5</b>	21,5
Длина листа, мм	<b>25,7±0,7</b>	44,9	21,3±0,4	24,6
Ширина листа, мм	10,1±0,2	23,8	9,9±0,2	20,9
Индекс листа	0,42±0,01	20,8	<b>0,48±0,01</b>	20,8
Длина черешка, мм	<b>13,6±0,2</b>	26,9	9,7±0,2	29,8
Высота растений, мм	109,6±7,1	40,7	99,3±7,4	49,8
Длина соцветия, мм	56,3±4,4	49,3	55,0±4,7	59,7
Длина стручка, мм	8,5±0,2	24,9	8,5±0,2	24,6

Примечание.  $M$  – среднее арифметическое,  $m_M$  – ошибка среднего,  $V$  – коэффициент вариации. Полужирным шрифтом выделены значимые различия островных и континентальных популяций  $p \leq 0,001$ .

Морфологические особенности растений островных и континентальных популяций могут быть обусловлены различиями микроклиматических условий произрастания: среднемесячные температуры в летне-осенний период, время наступления заморозков, становления и схода устойчивого снежного покрова (Семенов, 1993).

В наших исследованиях была проведена оценка действия стабилизирующей формы естественного отбора по величине отклонений значений морфологических признаков от их средней арифметической. На графиках (рис. 1) это находит отражение в большей или меньшей крутизне принадлежащих им линейных трендов: чем меньше была величина отклонения от среднего значения, тем сильнее проявлялось действие стабилизирующего отбора. Действие естественного отбора на экспрессию морфологических признаков арабидопсиса было неоднозначным. Наименее жестко отбор действовал в отношении диаметра розетки, высоты растения, длины цветоноса. Более сильное влияние отбор оказал на количество листьев, ширину листа, длину черешка и стручка. В целом такое влияние стабилизирующего

отбора обнаруживалось во всех островных и континентальных популяциях, а также в популяции *A. l. petraea*. Однако в ряде случаев для одних и тех же признаков в разных популяциях давление отбора несколько отличалось. Так, популяция Медвежьегорск характеризовалась наиболее слабым действием отбора на такие признаки как количество листьев и плодовитость.



**Рис. 1.** Морфологические признаки популяций *A. thaliana* в форме ранжированных отклонений от средней арифметической.

Популяции:  $\diamond$  – Климецкая,  $\square$  – Радколье,  $\Delta$  – Царевичи,  $\times$  – Шуйская,  $\circ$  – Косалма, \* – Кончезеро, + – Медвежьегорск. По оси ординат – отклонения значений признаков от средней арифметической, по оси абсцисс – ранг растений.

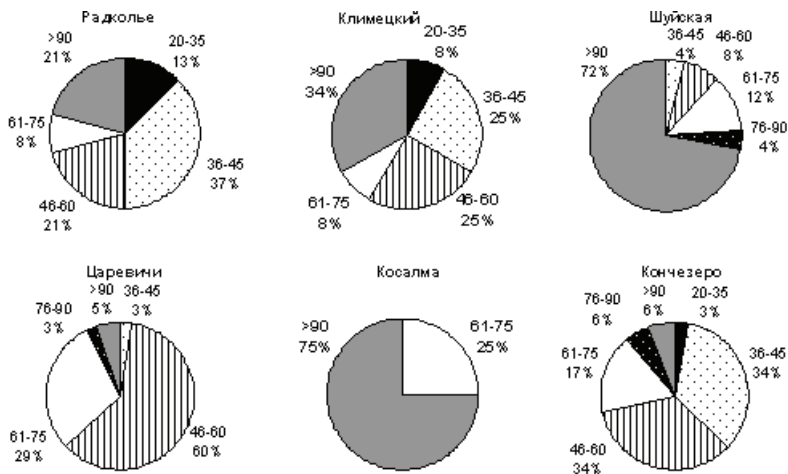
Таким образом, формирование фенотипического облика популяций *A. thaliana* и *A. l. petraea* связано с различной интенсивностью стабилизирующего отбора в отношении отдельных признаков, а особенности внутри- и межпопуляционных различий вызваны условиями местообитания популяций (периферия ареала, изоляция и др.) и отражают уровень и характер их генетического полиморфизма.

### Полиморфизм *A. thaliana* по времени зацветания

Среди многочисленных физиологических признаков – "время зацветания" по мнению многих исследователей, является определяющим в адаптации арабидопсиса к условиям окружающей среды (Koornneef et al., 1991; Coupland, 1995; Koornneef et al., 1998; Kuittinen et al., 19976). По времени зацветания в популяциях *A. thaliana* отмечена высокая вариабельность (Pigliucci, 1998). Растения естественных популяций считаются раннецветущими, если зацветают в течение 28 дней (Cetl, 1990) или через 30–75 дней от прорастания (Jalas, 1994; Johanson et al., 2000). Массовое цветение карельских популяций растений *A. thaliana* происходило через 90–180 дней. Это подтверждает вывод Кранца и Киршхейма

(Kranz, Kirchheim, 1987) о том, что самые поздние экотипы арабидопсиса часто произрастают в самых северных регионах, имея селективное преимущество в условиях короткого и холодного лета по сравнению с раннецветущими формами. Одна популяция (Царевичи) оказалась полиморфной по времени начала цветения. Она представлена как позднецветущими, так и относительно раннецветущими формами: 16% растений этой популяции, а на долю позднецветущих (зацвели через 90 дней и более) приходилось 13,5%.

Успешное воспроизведение популяций *A. thaliana* расположенных в северных широтах на северной границе его ареала в значительной степени определяется генетически обусловленной способностью растений реагировать на низкие положительные температуры, поскольку яровизация способствует ускорению развития и зацветания растений. Мы изучали влияние яровизации на изменение сроков до начала цветения. Холодовая обработка семян показала значительное, но неодинаковое сокращение периода времени до начала цветения в исследованных популяциях (рис. 2).



**Рис. 2.** Влияние яровизации (30 сут при 2–4 °С) на продолжительность периода до начала цветения у растений *A. thaliana* в карельских популяциях. Напротив секторов указана продолжительность периода до начала цветения и доля растений (в %) с этим сроком зацветания.

У растений двух островных (Радколье и Климецкий) и одной континентальной (Кончезеро) популяции яровизация существенно сократила время до начала цветения. Так, в популяции Кончезеро в группе поздно цветущих (более 90 дней) осталось менее 6% растений. В островных популяциях доля позднецветущих была выше и составляла 21% в Радколье и 34% в Климецком. В популяциях Шуйская и Косалма у 70–75% растений не произошло сокращение сроков до начала цветения. Особым образом на яровизацию отозвались растения популяции Царевичи, где доля растений зацветающих через 46–60 дней увеличилась в 2 раза.

Таким образом, северные природные популяции арабидопсиса представлены в основном позднецветущими формами растений. Однако неодинаковая реакция на яровизацию в отдельных популяциях свидетельствует о полиморфизме по генам, контролирующим время зацветания и потребность в яровизации, что может служить основой адаптивных изменений онтогенеза при тех или иных условиях вегетации растений.

### **Биохимический полиморфизм карельских популяций *A. thaliana***

**Изоферментный анализ.** Основным проявлением биохимического полиморфизма являются множественные молекулярные формы ферментов, присутствующие у одного организма. Генетические различия по локусам ферментов имеют, как правило, адаптивную природу. Об этом свидетельствуют данные по биохимическим адаптациям к факторам внешней среды у различных организмов (Хочачка, Сомеро, 1988). Исследованные нами ферменты выполняют разнообразные функции в метаболических путях и довольно хорошо изучены (Ленинджер, 1974; Диксон, Уэбб, 1982). В частности, изоцитратдегидрогеназа (IDH) является ферментом энергетического метаболизма. Для таких специализированных ферментов не свойственна высокая степень изменчивости. Эстераза (EST), кислая фосфатаза (АСР), лейцинаминопептидаза (LAP) участвуют в катаболических процессах и функционально менее «нагружены». При этом для них характерен высокий полиморфизм, что может рассматриваться как проявление биохимической адаптации к изменениям условий среды обитания (Корочкин и др., 1977). Биохимический полиморфизм исследовали по шести изоферментным локусам (*Idh-1*, *Est-1*, *Est-3*, *Acp-1*, *Acp-2*, *Lap-2*). Электрофоретический анализ проведен в двух островных популяциях арабидопсиса – Радколье и Климецкий и одной континентальной – Царевичи. Все локусы оказались полиморфными (табл. 2).

Таблица 2

Полиморфизм ферментных локусов в популяциях *A. thaliana* (частоты аллелей)

Локус	Аллель	Популяции		
		Радколье	Климецкий	Царевичи
<i>Idh-1</i>	<i>F</i>	0,955	0,823	0,891
	<i>S</i>	0,045	0,177	0,109
<i>Est-1</i>	<i>F</i>	0,955	1	0,068
	<i>S</i>	0,045	–	0,932
<i>Est-3</i>	<i>F</i>	0,591	0,355	0,821
	<i>S</i>	0,409	0,645	0,160
	<i>0</i>	–	–	0,019
<i>Acp-1</i>	<i>F</i>	0,944	0,963	0,027
	<i>S</i>	0,056	0,037	0,973
<i>Acp-2</i>	<i>F</i>	0,944	0,963	–
	<i>S</i>	0,056	0,037	0,490
	<i>I</i>	–	–	0,510
<i>Lap-2</i>	<i>F</i>	0,833	–	–
	<i>S</i>	0,167	1	–

Примечание. *F*, *I*, *S* – быстрый, промежуточный и медленный аллели, соответственно; *0* – ноль аллель.

Аллозимный полиморфизм карельских популяций арабидопсиса изучался ранее в лаборатории генетики ИБ КарНЦ РАН (Федоренко и др., 2001). Наши данные показали, что в среднем уровень биохимического полиморфизма природных популяций *A. thaliana*, расположенных на северной периферии ареала вида, с учетом полученных ранее данных, в 2–3 раза превышает изменчивость популяций центральной части ареала:  $P_{99\%} = 16,5$ ;  $H_{exp} = 0,055$  (Abbott, Gomes, 1989), а также средние популяционные характеристики других самоопыляющихся видов растений (Hamrick et al., 1979) (табл. 3).

Таблица 3

Уровень биохимического полиморфизма и гетерозиготности в популяциях *A. thaliana*

Популяция	Количество изученных локусов	A	$P_{95\%}$ , %	$H_{exp}$
Радколье	6	2	66,7	$0,196 \pm 0,066$
Климецкий	6	1,7	33,3	$0,151 \pm 0,076$
Царевичи	6	1,9	50,0	$0,205 \pm 0,125$
Среднее	6	1,9	50,0	$0,184 \pm 0,089$
Карельские популяции <i>A. thaliana</i> (Федоренко и др., 2001)	8	1,6	35,0	$0,124 \pm 0,056$
Среднее по 33 видам самоопыляющихся растений (Hamrick et al., 1979)	17	1,3	18,9	0,058

Примечание. A – число аллелей на локус,  $P_{95\%}$  – доля полиморфных локусов при 95 %-ом критерии,  $H_{exp}$  – средняя ожидаемая гетерозиготность по всем локусам.

Процент перекрестного опыления в исследованных популяциях в среднем составил 0,89%. Согласно данным литературы, значения этого показателя в природных популяциях *A. thaliana* может достигать 2,8% (Gomes, Abbott, 1987; Riihimaki et al., 2005), однако в центральной части ареала этого вида выявлена невысокая частота перекрестного опыления – 0,3% (Abbott, Gomes, 1989). Перекрестное опыление способствует рекомбинации генетического материала популяций и увеличению гетерозиготности, в результате чего увеличивается уровень полиморфизма. Увеличение частоты перекрестного опыления и гетерогенности в популяциях самоопыляющихся видов растений, как представляется, является одним из механизмов обеспечивающих их приспособленность к нестабильным условиям окружающей среды.

Значения генетической идентичности ( $I_N$ ) и генетических расстояний ( $D_N$ ) по Нею (Nei, 1972) между популяциями позволили сделать вывод о том, что популяции Радколье и Климецкий, несмотря на различия в уровне полиморфизма, генетически близки ( $I_N = 0,982$ ), а популяция Царевичи значительно отличается от островных ( $I_N = 0,506$ ;  $D_N = 0,680$ ).

### Генетическая структура карельских популяций *A. thaliana*

**RAPD-анализ.** Проведен анализ генетической изменчивости 121 RAPD-локуса в семи северных природных популяциях *A. thaliana*. В результате было установлено значительное генетическое разнообразие ( $P_{95\%} = 35,18\%$ ;  $H_{\text{exp}} = 0,126$ ), что не характерно для инбредных видов растений (табл. 4).

Таблица 4

#### Показатели генетической изменчивости в карельских популяциях *A. thaliana*

Популяция	Кол-во полиморфных фрагментов ДНК	$P_{95\%}$ , %	$H_{\text{exp}}$
Радколье	68	56,20	$0,205 \pm 0,017$
Климецкий	54	44,63	$0,164 \pm 0,018$
Царевичи	59	48,76	$0,170 \pm 0,017$
Шуйская	42	34,71	$0,121 \pm 0,016$
Косалма	36	29,75	$0,110 \pm 0,016$
Кончезеро	21	17,36	$0,048 \pm 0,010$
Медвежьегорск	18	14,88	$0,063 \pm 0,018$
Среднее		35,18	$0,126 \pm 0,016$

Примечание.  $P_{95\%}$  – доля полиморфных локусов при 95% критерии,  $H_{\text{exp}}$  – средняя ожидаемая гетерозиготность по всем локусам.

В отличие от этого, полиморфизм британских популяций арабидопсиса, расположенных в центральной части ареала, находится на уровне других самоопыляющихся видов (Abbot, Gomes, 1989). Средние популяцион-

ные характеристики инбредных видов растений, полученные с использованием аллозимного анализа составили  $P_{95\%} = 18,3\%$ ;  $H_{obs} = 0,001$  (Gottlieb, 1981). Правомерность подобных сравнений основана на анализе данных литературы (Torges et al., 2003; Артюкова и др., 2004), в которых показано, что аллозимный и RAPD-анализы дают сходные результаты в отношении генетической структуры и уровня генетического разнообразия популяций. Для ряда видов растений выявлена положительная корреляция между показателями генетической изменчивости, полученными на основе аллозимных и RAPD-маркеров (Ayres, Ryan, 1999; Lee et al., 2002). Результаты изучения генетического разнообразия, полученные нами с помощью RAPD- и аллозимного анализа, оказались сопоставимыми.

В среднем островные популяции оказались более полиморфными по сравнению с континентальными: доля полиморфных локусов составила 50,42% и 29,09%; ожидаемая гетерозиготность – 0,185 и 0,102, соответственно. Среди континентальных популяций наименьшее разнообразие проявили самые северные популяции Кончезеро ( $P_{95\%} = 17,36\%$ ;  $H_{exp} = 0,048$ ) и Медвежьегорск ( $P_{95\%} = 14,88\%$ ;  $H_{exp} = 0,063$ ) (табл. 4). Неожиданно высокое генное разнообразие было выявлено в островной популяции Радколье. Вероятно, это связано с особенностями природно-климатических условий произрастания растений этих популяций, как уже отмечалось.

Повышенное разнообразие островных популяций не соответствует традиционным представлениям о генетической структуре изолированных популяций, в которых важными факторами распределения частот аллелей являются изолированность и случайный дрейф генов. Ослабление миграционных процессов, дрейф генов и, в некоторых случаях, малая численность таких популяций способствуют снижению уровня генетического разнообразия и способны привести к формированию уникальных особенностей их генофонда (Хедрик, 2003). По-видимому, природные условия настолько сложны и многогранны, что популяционно-генетические характеристики видов не всегда укладываются в рамки общих закономерностей. Поэтому необходимо проведение независимого исследования каждого вида в конкретных условиях среды его обитания (Torges et al., 2003).

Оценка степени генной дифференциации внутри и между исследуемыми популяциями, произведенная с помощью статистик генного разнообразия Нея (Nei, 1973) показала, что распределение разнообразия внутри и между изученными популяциями оказалось типичным для самоопылителей: большую часть его составляет межпопуляционная компонента (50,7%). Общее генное разнообразие ( $H_T$ ), среднее по всем локусам составило 0,258. Внутрипопуляционное разнообразие ( $H_S$ ) показало характерный для самоопылителей уровень – 0,125

(Хедрик, 2003). Относительная величина межпопуляционной дифференциации ( $G_{ST} = 0,507$ ) оказалась немного ниже по сравнению с другими популяциями арабидопсиса:  $G_{ST} = 0,563$  (Abbott, Gomes, 1989) и с популяциями ряда видов самоопыляющихся растений:  $G_{ST} = 0,523$  (Gottlieb, 1981). Полученные данные указывают на некоторое ослабление инбридинга в популяциях арабидопсиса на северной границе его ареала. Этот вывод подтверждается нашими результатами и исследованиями О.М. Федоренко и сотр. (2001), в которых установлена повышенная частота перекрестного опыления в карельских популяциях *A. thaliana* по сравнению с британскими и популяциями других самоопыляющихся видов растений.

Таким образом, высокий популяционный полиморфизм *A. thaliana* в Карелии выявленный с помощью как изоферментного, так и RAPD-анализа, может быть обусловлен особенностями условий произрастания растений на северной периферии ареала вида. Генетический и биохимический полиморфизм при колебаниях факторов внешней среды, прежде всего температуры, может обеспечить биохимические изменения на тканевом, клеточном и молекулярном уровне, обеспечивающие сохранение метаболического гомеостаза (Хочачка, Сомеро, 1988).

### **Сравнительный анализ уровня генетического разнообразия популяций *A. thaliana* и *A. l. petraea***

Медвежьегорскую популяцию *Arabidopsis lyrata* subsp. *petraea* (L.) исследовали с помощью тех же праймеров, которые использовали для анализа близкородственного вида – *A. thaliana*. Выявленный уровень генетического разнообразия карельской популяции *A. l. petraea* ( $P_{95\%} = 48,43\%$ ;  $H_{exp} = 0,169$ ) сопоставим с другими перекрестноопыляемыми видами. Значения этих показателей, вычисленные в среднем по 36 видам, составили:  $P_{95\%} = 51,07\%$ ;  $H_{exp} = 0,185$  (Hamrick et al., 1979). Исследование популяционно-генетической структуры *A. l. petraea* в Европе на основе 20 микросателлитных локусов (Clauss, Mitchell-Olds, 2006) показало высокую гетерозиготность ( $H_{exp} = 0,520$ ;  $H_{obs} = 0,480$ ) и внутривидовое разнообразие ( $P_{95\%} = 83\%$ ). Несколько пониженный уровень полиморфизма медвежьегорской популяции *A. l. petraea* можно объяснить тем, что она пространственно изолирована. Ближайшие соседние популяции находятся на о. Коткано в Белом море, на Кольском полуострове и в Швеции. Кроме того, популяция невелика по численности. Однако хорошо развитая система самонесовместимости и постоянное рекомбинирование генетического материала при скрещиваниях позволяет сохранять генное разнообразие на оптимальном для перекрестников уровне. Изученное ра-

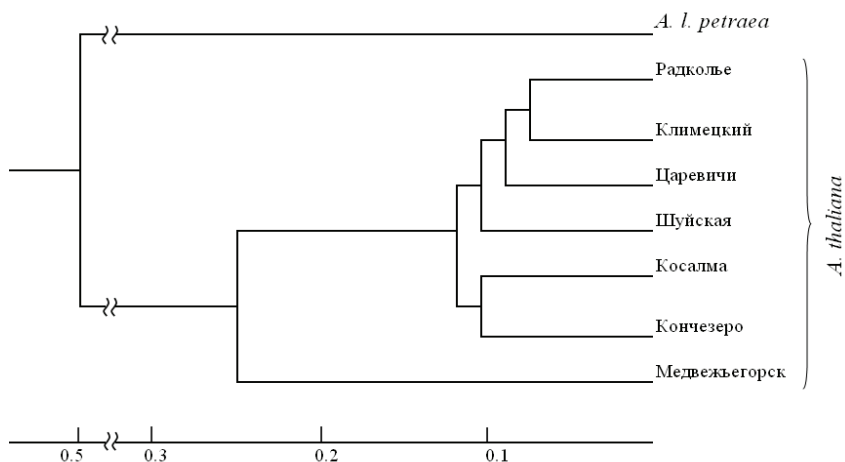


нее нами генетическое разнообразие изолированных популяций (острова Онежского озера) другого перекрестноопыляемого вида – *Festuca pratensis* Huds., показало более низкий уровень изменчивости:  $P_{95\%} = 30,2\%$ ;  $H_{exp} = 0,093$  (Федоренко и др., 2009) по сравнению с изолированной популяцией *A. l. petraea*. Как нам представляется, пониженный уровень генного разнообразия овсяницы луговой явился результатом ослабления потока генов и усиления инбридинга островных популяций.

Величина генного разнообразия *A. l. petraea* ( $P_{95\%} = 48,43\%$ ;  $H_{exp} = 0,169$ ) превышает средние значения показателей уровня изменчивости для карельских популяций *A. thaliana* ( $P_{95\%} = 35,18\%$ ;  $H_{exp} = 0,126$ ). Тем не менее, в целом полиморфизм последних в северных широтах достаточно велик, а отдельные исследованные популяции показали даже более высокие значения полиморфности и гетерозиготности по сравнению с перекрестноопыляемым видом *A. l. petraea*. Наиболее высокое разнообразие *A. thaliana* выявлено в популяциях Радколье ( $P_{95\%} = 56,20\%$ ;  $H_{exp} = 0,205$ ) и Царевичи ( $P_{95\%} = 48,76\%$ ;  $H_{exp} = 0,170$ ).

Оценку степени генетического родства двух видов *Arabidopsis* проводили на основе значений генетического сходства ( $I_N$ ) и генетических расстояний ( $D_N$ ). Дифференциация *A. l. petraea* и *A. thaliana* существенно превышала генетические расстояния между популяциями арабидопсиса, среднее  $D_N$  составило 0,494. Дифференциация отдельных популяций *A. thaliana* была значительно ниже – 0,195. Полученные дистанции между исследуемыми видами почти в 2 раза ниже по сравнению со средними генетическими расстояниями между другими видами растений – 0,808 (Айала, Кайгер, 1988). Небольшая величина  $D_N$  подтверждает тесное родство *A. thaliana* и *A. l. petraea*, установленное с помощью молекулярно-генетических методов (Price et al., 1994, Koch et al., 1999, 2000, 2001) и их близкое систематическое положение.

На основе матриц значений генетических расстояний Нея (Nei, 1972) была построена дендрограмма (рис. 3). На ней четко видно обособленное положение двух видов: популяция *A. l. petraea* образует отдельное плечо, а все популяции *A. thaliana* формируют один большой кластер. В этом кластере популяция Медвежьегорск существенно изолирована, что свидетельствует о своеобразии генетической структуры самой северной из исследованных популяций *A. thaliana*. Остальные популяции этого вида разделены на два подкластера. Один из них включает две континентальные популяции – Кончезеро и Косалма. Во втором подкластере максимальное генетическое родство показали островные популяции: Радколье и Климецкий.



**Рис. 3.** Дендрограмма генетических взаимоотношений природных популяций *A. thaliana* и *A. l. petraea*, построенная на основе значений дистанций Нея ( $D_N$ ).

### **Оценка приспособленности природных популяций *A. thaliana***

Адаптация на популяционном уровне выражается приспособленностью живых организмов к конкретным условиям окружающей среды, которая оценивается жизнеспособностью, выживаемостью и плодовитостью (Хедрик, 2003). В своей работе жизнеспособность и выживаемость растений мы оценивали, используя показатели энергии прорастания и всхожести семян. Исследованные популяции арабидопсиса в целом характеризовались довольно высоким для природных популяций уровнем жизнеспособности и выживаемости растений (табл. 5). Значения этих показателей колебались у всех изученных популяций в пределах 57–95% и 74–96%, соответственно. Самая северная популяция Медвежьегорск отличается очень высокой плодовитостью (в среднем 30 стручков на растение) при низкой жизнеспособности (56,8%), что, вероятно, отражает стратегию растений при адаптации к действию неблагоприятных факторов среды на границе ареала и обеспечивает выживаемость популяции. Низкий уровень плодовитости Шуйской популяции (в среднем 5 стручков на растение) компенсируется относительно высокой выживаемостью (87,6%). Выявленные в популяции Царевичи невысокие показатели энергии прорастания и всхожести семян (69,7% и 74,6%, соответственно), возможно, являются следствием наличия у растений высокой частоты мутаций по морфо-физиологическим признакам, таким как карликовость,

многорозеточность, положительный геотропизм, пигментные мутации. Однако уровень плодовитости (в среднем 11 стручков на растение) достаточен для воспроизводства популяции, которая возобновляется (сохраняется), как показывают наблюдения, в течение многих лет.

Таблица 5

**Морфо-физиологические признаки (компоненты приспособленности) популяций *A. thaliana***

Популяция	Признак		
	энергия прорастания семян, %	всхожесть семян, %	плодовитость
Радколье	94,5 ± 0,8	95,8 ± 0,6	11,7 ± 0,8
Климецкий	95,4 ± 0,9	96,1 ± 0,9	12,1 ± 0,9
Царевичи	69,7 ± 2,7	74,6 ± 2,8	10,9 ± 0,7
Шуйская	78,0 ± 1,7	87,6 ± 1,3	4,6 ± 0,8
Косалма	87,2 ± 1,4	89,1 ± 1,3	11,2 ± 1,2
Кончезеро	59,8 ± 2,9	92,2 ± 0,8	10,5 ± 0,7
Медвежьегорск	56,8 ± 1,5	80,4 ± 1,8	30,2 ± 2,8

Примечание. Плодовитость – количество стручков на растение.

Таким образом, приспособленность *A. thaliana* к специфическим условиям произрастания на северной границе ареала этого вида осуществляется за счет двух адаптивных стратегий: высокой выживаемости организмов или высокой их плодовитости.

Оценка состояния популяций арабидопсиса и их приспособленность к условиям произрастания была дополнена изучением корреляционных связей между морфо-физиологическими признаками у этих растений. Обычно большое число скоррелированных признаков свидетельствует о сформировавшихся в процессе эволюции интегрированных комплексах генов, что является показателем адаптированности популяций к условиям окружающей среды. В инбредных популяциях комплексы генов формируются быстрее и в большем количестве, чем в аутбредных (Животовский, 1984). В нашем исследовании в островных популяциях, характеризующихся снижением миграционных процессов и усилением инбридинга, количество коррелирующих пар признаков преобладало по сравнению с континентальными. Таким образом, растения популяций Радколье и Климецкий, имеющие большое количество корреляционных связей, вероятно, лучше приспособлены к микроклиматическим условиям произрастания, по сравнению с другими исследованными популяциями. Небольшое количество корреляционных пар в популяции Медвежьегорск, по-видимому, указывает на незавершенность процесса адаптации и отсутствие сформированной системы коадаптированных комплексов генов.

## ВЫВОДЫ

1. Природные популяции *A. thaliana*, находящиеся на территории Карелии, характеризуются высоким межпопуляционным и внутривидовым разнообразием по морфологическим и физиологическим признакам. При этом формирование их фенотипического облика связано с различной интенсивностью стабилизирующего отбора в отношении отдельных признаков.

2. Карельские природные популяции *A. thaliana* представлены в основном позднецветущими формами растений. Гетерогенность по срокам начала цветения растений одной из изученных популяций (Царевичи), и различия в реакции на яровизацию растений отдельных популяций свидетельствуют о полиморфизме по генам, контролирующим время зацветания и потребность в яровизации.

3. В карельских природных популяциях *A. thaliana* выявлен высокий уровень биохимического полиморфизма (на основе аллозимного анализа) и генетического разнообразия (на основе RAPD-анализа) не характерный для самоопыляющихся видов растений, причем островные популяции оказались более полиморфными по сравнению с континентальными.

4. Приспособленность карельских популяций *A. thaliana* к условиям окружающей среды на северной периферии его ареала обеспечивается различными биологическими механизмами: увеличением частоты перекрестного опыления растений, высоким биохимическим полиморфизмом и генетическим разнообразием, высокой выживаемостью организмов и/или высокой их плодовитостью, интенсивностью действия стабилизирующей формы естественного отбора. При этом островные популяции отличаются более высокой приспособленностью по сравнению с континентальными.

5. Популяция *A. l. petraea* в условиях Карелии имеет сопоставимый с другими перекрестноопыляемыми видами растений уровень полиморфности. Успешному выживанию изолированной популяции *A. l. petraea* способствует совмещение семенного и вегетативного способов размножения.

Работа выполнялась в рамках темы Плана НИР ИБ КарНЦ РАН «Механизмы выживаемости и жизнеспособности растительных популяций с естественным и индуцированным генетическим грузом», (2006–2009 гг.) № г.р. 01.2.006 06525, а также при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов», Подпрограмма: «Динамика генофондов» № г.р. 01.2.006 08830.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах

1. Федоренко О.М., Грицких М.В. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Neuh. на северной границе ареала его распространения: RAPD-анализ // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 4. – С. 496–499.

2. Федоренко О.М., Грицких М.В., Мальшева И.Е., Николаевская Т.С. Генетическое разнообразие островных природных популяций *Festuca pratensis* Huds.: RAPD-анализ // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 9. – С. 1–5.

**Работы, опубликованные в сборниках трудов, в материалах российских и международных конференций**

3. Федоренко О.М., Грицких М.В. Генетическое разнообразие природных популяций арабидопсиса в Карелии: RAPD-анализ // Материалы международной конференции, посвященной 60-летию КарНЦ РАН «Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика». Петрозаводск, 2006. С. 224–226.

4. Федоренко О.М., Грицких М.В. Генетические механизмы адаптации популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: фитохромная регуляция // Материалы Международной конференции «Генетика в России и мире», посвященной 40-летию Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН. Москва, 2006. С. 203.

5. Титов А.Ф., Лебедева О.Н., Федоренко О.М., Топчиева Л.В., Грицких М.В. Выживаемость популяций высших растений с различным уровнем панмиксии и генетического груза на северной границе их ареала: сравнительный анализ генетической структуры природных популяций арабидопсиса, произрастающих на северной границе его ареала // Сборник материалов по Программе фундаментальных исследований Президиума РАН № 11 «Биоразнообразие и динамика генофондов». Подпрограмма II «Динамика генофондов». ФИАН, Москва, 2006. С. 84–85.

6. Федоренко О.М., Грицких М.В. Генетическое разнообразие северных природных популяций арабидопсиса (островных и континентальных): RAPD-анализ // Тез. докл. междунар. конф., посвященной 100-летию Гос. Дарвиновского музея «Современные проблемы биологической эволюции». Москва, 2007. С. 146–147.

7. Титов А.Ф., Лебедева О.Н., Федоренко О.М., Грицких М.В., Николаевская Т.С. Выживаемость популяций высших растений с различным уровнем панмиксии и генетического груза на северной границе их ареала: морфо-физиологические особенности природных (островных и континентальных) популяций арабидопсиса // Сб. матер. по Программе фундаментальных исследований Президиума РАН № 11 «Биоразнообразие и динамика генофондов». Подпрограмма II «Динамика генофондов», ФИАН, Москва, 2007. С. 67–69.

8. Грицких М.В. Генетическое разнообразие северных природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: аллозимный и RAPD-анализы // Тез. докл. Всероссийской конф. молодых ученых, посвященной 50-летию СО РАН «Экология в современном мире: взгляд научной молодёжи». Улан-Удэ, 2007. С. 22–23.

9. Грицких М.В., Федоренко О.М., Николаевская Т.С. Островные и континентальные популяции *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Brassicaceae*). Материалы международной научной конференции, посвященной 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения». Пенза, 2008. С. 104–106.

10. Федоренко О.М., Грицких М.В. Сравнительный анализ генетической структуры природных популяций растений с разной степенью панмиксии // Материалы III Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». Пушино, 2008. С. 382–383.

11. Грицких М.В., Федоренко О.М., Николаевская Т.С. Морфо-физиологические особенности природных (островных и континентальных) популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Brassicaceae*) // Материалы всероссийской конференции 12 съезда РБО «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века». Петрозаводск, 2008. С. 39-42.

12. Тутов А.Ф., Лебедева О.Н., Федоренко О.М., Топчиева Л.В., Грицких М.В., Мальшиева И.Е., Николаевская Т.С. Выживаемость популяций высших растений с различным уровнем панмиксии и генетического груза на северной границе их ареала: генетическое разнообразие и приспособленность островных природных популяций овсяницы луговой // Сб. матер. по Программе фундаментальных исследований Президиума РАН № 11 «Биоразнообразие и динамика генофондов». Подпрограмма II «Динамика генофондов», ФИАН, Москва, 2008. С. 74-76.

13. Грицких М.В., Николаевская Т.С., Федоренко О.М. Генетические и морфо-физиологические особенности северных природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Материалы съезда генетиков и селекционеров, посвященного 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина. Москва, 2009. С. 158.

14. Грицких М.В., Николаевская Т.С., Топчиева Л.В., Федоренко О.М. Генетические и морфофизиологические особенности северных природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Труды КарНЦ РАН. Серия экспериментальная биология. – 2009. – № 3. – С. 38-45.

15. Грицких М.В., Федоренко О.М. Полиморфизм северных природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. по времени начала цветения // Материалы международной научно-практ. конф. «Экологическое равновесие и устойчивое развитие территории». Санкт-Петербург, 2010. С. 352.

16. Kupriyanova E.V., Ezhova T.A., Fedorenko O.M., Gritskikh M.V. Diversity of *Arabidopsis thaliana* AtPrx53 and AtPrx54 peroxidase genes in natural population at the northern limits of the species range // Япония, 2010. <http://www.arabidopsis.org/servlets/TairObject?type=publication&id=501737436>

17. Грицких М.В., Федоренко О.М., Топчиева Л.В., Лебедева О.Н. Генетическое разнообразие северных природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: аллозимный и RAPD-анализы // Материалы всероссийской молодежной научн. конф. «Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии». Томск, 2010 С. 27-29.

Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub> Бумага офсетная. Гарнитура «Times».  
Уч.-изд. л. 1,2. Усл. печ. л. 1,3. Подписано в печать 17.02.11.  
Тираж 100 экз. Изд. № 178. Заказ № 936.

Карельский научный центр РАН  
Редакционно-издательский отдел  
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50