

УДК 577.152.314:597.553.2:591.3

## **АКТИВНОСТЬ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ НУКЛЕАЗ У МОЛОДИ ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L. РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП**

**Е. А. Вдовиченко, Р. У. Высоцкая, Д. А. Ефремов, А. Е. Веселов**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

К настоящему времени во всем мире из-за ухудшения экологической обстановки, загрязнения рек промышленными и бытовыми сточными водами, а также нерационального промысла произошло снижение запасов атлантического лосося. На Северо-Западе России одной из немногих рек, где сохранилось естественное воспроизводство этого ценнейшего промыслового вида, является река Варзуга (Мурманская обл.). Для разработки стратегии устойчивого сохранения популяций лосося следует вести мониторинг с целью поддержания стабильных условий обитания в экосистеме реки. Известно, что ферменты, участвующие в белковом, энергетическом и углеводном обмене, являются достаточно информативными показателями процессов роста, развития и адаптации рыб к изменениям окружающей среды. Наряду с вышеперечисленными параметрами для оценки состояния водных экосистем используются лизосомальные гидролазы, в том числе кислые нуклеазы, принимающие участие в компенсаторных перестройках нуклеинового и тесно связанного с ним белкового обмена. В работе исследовалась активность лизосомальных нуклеаз (РНказы, ДНказы) в мышцах атлантического лосося *Salmo salar* L. разных возрастных групп (0+, 1+, 2+) из русла р. Варзуги (Собачий порог). Показано, что активность изученных ферментов и содержание белка в скелетных мышцах рыб линейно увеличивались при переходе от одной возрастной группы к другой и были максимальными у двухгодовиков. Абсолютные значения активности лизосомальной РНказы были несколько выше, чем ДНказы. Полученные данные свидетельствуют об активном участии лизосомальных нуклеаз в адаптивных реакциях молоди лосося в постэмбриональном развитии, что выражается в первую очередь в интенсификации процессов биосинтеза белка. Сделан вывод о том, что условия обитания в р. Варзуге являются благоприятными для роста и развития молоди атлантического лосося.

**Ключевые слова:** лизосомальные нуклеазы; раннее развитие; лосось *Salmo salar* L.; р. Варзуга.

**E. A. Vdovichenko, R. U. Vysotskaya, D. A. Efremov, A. E. Veselov. THE ACTIVITY OF LYSOSOMAL NUCLEASES IN DIFFERENT AGE GROUPS OF SALMON, *SALMO SALAR* L.**

Deterioration of the environment, pollution of rivers by industrial and domestic wastewaters, as well as unsustainable fisheries have caused Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocks to decline all over the world. One of the few rivers in Northwest Russia which has retained the natural reproduction of this highly valuable commercial species is the Varzuga River (Murmansk Region). Monitoring is required to work out the strategy for sustainable conservation of salmon populations, which implies maintenance of stable living condi-

tions in the river ecosystem. Enzymes involved in the protein, energy and carbohydrate metabolism are quite informative indicators of fish growth, development and adaptation to environmental changes. In addition to the parameters mentioned above, the status of aquatic ecosystems is assessed using lysosomal hydrolases, including acid nucleases involved in compensatory transformations of the nucleic metabolism and the closely related protein metabolism. The activity of lysosomal nucleases (RNase, DNase) in muscles in different age groups (0+, 1+, 2+) of juvenile Atlantic salmon from the Varzuga River (Sobachiy rapid) was investigated in the present study. The activity of the enzymes and the protein content in skeletal muscles were shown to increase linearly with age, reaching a maximum in 2-year-old salmon. The absolute values of lysosomal RNase activity were slightly higher than DNase activity. These data indicate that lysosomal nucleases actively participate in early post-embryonic adaptive reactions in juvenile salmon, which appear, first of all, in an intensification of protein biosynthesis. The conclusion was drawn that the living conditions in the Varzuga are favorable for the growth and development of juvenile Atlantic salmon.

**Key words:** lysosomal nucleases; early stages of development; salmon *Salmo salar* L.; Varzuga River.

## Введение

Известно, что формирование популяций рыб является результирующей процессов размножения, роста, полового созревания и смертности [Залепухин, 2008]. Одним из показателей, отражающих значимость эмбрионального и постэмбрионального развития для численности поколений, является разноразнокачественность рыб на ранних этапах онтогенеза [Дехник, 1985]. При изучении популяций рыб в их естественной среде обитания обычно оцениваются темпы роста, увеличение массы и длины, которые демонстрируют степень адаптации к экологическим условиям. На клеточном уровне общую тенденцию адаптивных изменений у молоди рыб отражают такие параметры, как активность ферментов, участвующих в белковом, углеводном и энергетическом обмене. Достаточно информативными являются показатели соотношения РНК/ДНК, уровня экспрессии генов тяжелой цепи миозина и цитохром с оксидазы [Павлов и др., 2007]. Такой биохимический параметр, как активность лизосомальных нуклеаз, может служить дополнительным критерием процессов роста, развития и адаптации рыб к изменяющимся факторам среды обитания, поскольку лизосомы играют важную роль на протяжении всего онтогенеза рыб. Они принимают участие в различных метаболических процессах, связанных с гаметогенезом, оплодотворением, эмбриогенезом, выклевом личинок и их последующим постэмбриональным развитием [Высоцкая, Немова, 2008; Lanes et al., 2009; Биота..., 2012].

Атлантический лосось обитает в морских и пресных водоемах северного полушария в бассейне Атлантического океана и является одним

из ценнейших промысловых видов. В последние годы на севере России ухудшение экологической обстановки и загрязнение водоемов бытовыми и промышленными сточными водами, нерациональный и бесконтрольный вылов привели к значительному спаду объемов вылова лосося в регионе. Считается, что крупнейшая в Европе популяция атлантического лосося, где естественное воспроизводство этого вида еще сохранилось, обитает в р. Варзуга [Калюжин, 2003].

Целью данной работы являлось изучение динамики активности лизосомальных нуклеаз (РНКазаы и ДНКазы) в мышцах атлантического лосося из р. Варзуги (Собачий порог) в процессе развития молоди разных возрастных групп.

## Материалы и методы

В качестве объекта исследования была выбрана молодь лосося *Salmo salar* L. разных возрастных групп (0+, 1+, 2+). В каждой группе исследовано от 5 до 7 экземпляров. Пробы отбирали осенью 2014 г. из основного русла р. Варзуга (Собачий порог), относящейся к бассейну Белого моря. Собачий порог является мелководным, со средней глубиной 0,35–0,65 м. Длина порога составляет около 600 м, ширина варьирует в пределах 120–160 м. Скорость течения изменяется в пределах 0,5–1,2 м/с. По гидрохимическим характеристикам вода имеет слабощелочную среду (рН 8,42) и температуру 6,2 °С. Грунт преимущественно валунный с отдельными галечными участками, есть глыбы. На пороге ежегодно происходит нерест производителей атлантического лосося и обитает молодь разных возрастных групп: 0+, 1+, 2+, 3+. Встречаются карликовые самцы в возрасте 4+ и 5+. Плотность

особей всех возрастов варьирует в пределах 22–54 экз./100 м<sup>2</sup> (0,7 экз./м<sup>2</sup>). Осенью при снижении обилия дрейфа пестрятки переходят на частичное питание донными организмами с грунта и прикрепленными к водной растительности личинками ручейников и моллюсков, доминирующих в это время года в составе бентоса [Шустов и др., 2012].

Сбор проб осуществляли методом электролова. Затем мальков выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля.

Рыбу доставляли в лабораторию в замороженном состоянии в сосудах Дьюара и хранили при температуре –80 °С. Мышцы для анализа отбирали непосредственно в день определения биохимических показателей. Из навески тканей готовили 10%-е гомогенаты на 0,25 М растворе сахарозы с добавлением 0,001 М раствора ЭДТА и 0,1%-го раствора неионного детергента тритона X-100, затем центрифугировали при 10 000 g и температуре +4 °С в течение 30 мин. В полученном супернатанте определяли активность лизосомальных нуклеаз и содержание белка.

Определение активности РНКазы (КФ 3.1.4.23) и ДНКазы (КФ 3.1.4.6) проводили по методам А. П. Левицкого и др. [1973] и А. А. Покровского с соавт. [Покровский, Арчаков, 1968]. В качестве субстратов использовали 0,1%-е растворы РНК и ДНК на 0,2 М растворе ацетатного буфера (рН 5,2 и 5,0 соответственно). Принцип методов основан на способности нуклеаз расщеплять соответствующие нуклеиновые кислоты на низкомолекулярные фрагменты, количество которых определяли спектрофотометрически при 260 нм после осаждения нерасщепленных нуклеиновых кислот и их крупных фрагментов 0,5 М раствором хлорной кислоты и 0,25%-м раствором уранилацетата в 0,5 М растворе хлорной кислоты (для ДНК и РНК соответственно). Активность ферментов выражали в условных единицах  $\Delta D_{260}$  в расчете на 1 мг белка за единицу времени. Содержание белка в пробах определяли по методу Лоури [Биохимические методы..., 1969].

Полученные данные обработаны статистически с помощью Microsoft Office Excel 2007. Результаты представлены в виде средних и их ошибок ( $M \pm m$ ). Достоверность различий оценивалась по непараметрическому критерию *U* Вилкоксона–Манна–Уитни при уровне значимости  $p \leq 0,05$  [Гублер, Генкин, 1969].

Работа выполнена на приборно-аналитической базе центра коллективного пользования научным оборудованием Института биологии КарНЦ РАН.

## Результаты

Результаты исследования показали, что активность изученных ферментов существенно зависела от возраста рыб. Так, активность лизосомальной РНКазы в мышцах молоди лосося линейно возрастала при переходе от возрастной группы 0+ к 2+ (рис. 1). Активность кислой ДНКазы в мышцах пестряток (1+ и 2+) также была достоверно выше, чем у сеголеток (0+) (рис. 2). При этом абсолютные значения ДНКазной активности были несколько ниже РНКазной. Содержание белка было практически одинаковым у рыб в возрасте 1+ и 2+ и на 35–48 % ( $p < 0,05$ ) превышало соответствующий показатель у сеголеток (рис. 3).

## Обсуждение

Лизосомы обладают широким набором гидролаз, активных при кислых значениях рН и способных осуществлять гидролитическое расщепление практически всех сложных веществ и биополимеров, из которых построена живая материя [Покровский, Тутельян, 1976]. Одними из важнейших макромолекул являются нуклеиновые кислоты, отвечающие за передачу и хранение наследственной информации, а также ее реализацию в ходе процесса трансляции, т. е. биосинтеза белка в организме [Спирин, 2001; Bashan, Yonath, 2008]. Кислые нуклеазы (РНКазы и ДНКазы) участвуют в расщеплении межнуклеотидных фосфодиэфирных связей в молекулах РНК и ДНК [Покровский, Тутельян, 1976; Высоцкая, Немова, 2008; Pizzo et al., 2008].

Результаты исследования показывают, что изменения в активности изученных ферментов носят сходный характер при переходе от сеголеток (0+) к пестряткам (1+, 2+), при этом максимальный уровень ферментативной активности выявлен у двухгодовиков. Следует предположить, что линейно повышающийся уровень активности лизосомальной РНКазы и ДНКазы в мышцах атлантического лосося связан с интенсификацией процессов биосинтеза белка в организме. Это можно подтвердить данными по уровню содержания белка у рыб разных возрастных групп. В более ранних работах по изучению активности лизосомальных ферментов у молоди лосося было установлено, что активность кислой фосфатазы – фермента-маркера лизосом, принимающего участие в липидном и углеводном обмене, а также щелочной фосфатазы – одного из показателей интенсивности роста рыб, возрастали в процессе взросления организма [Высоцкая и др., 2005]. Высокая активность лизосомальной фосфатазы говорит

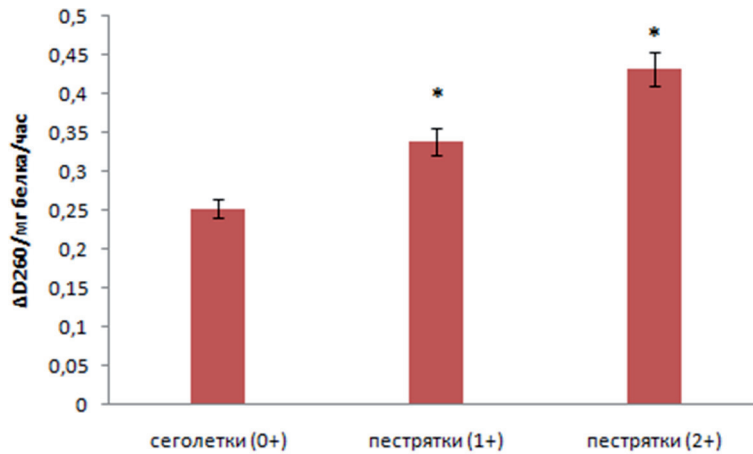


Рис. 1. Активность РНКазы в мышцах молоди лосося из Собачьего порога р. Варзуга. Здесь и далее: \*статистически достоверные отличия ( $p \leq 0,05$ )

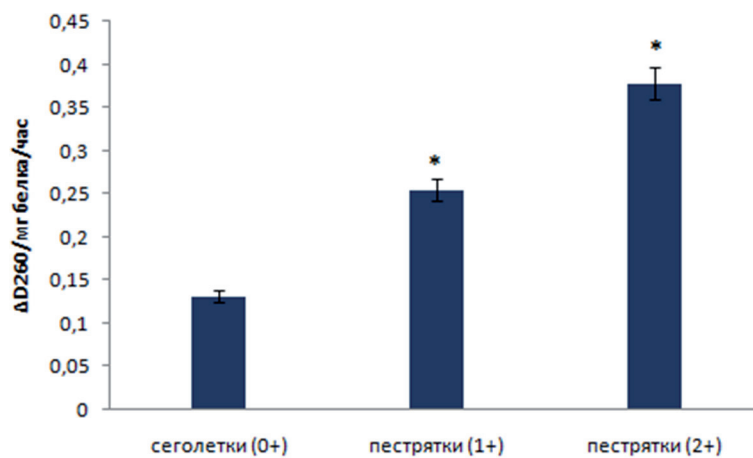


Рис. 2. Активность ДНКазы в мышцах молоди лосося из Собачьего порога р. Варзуга

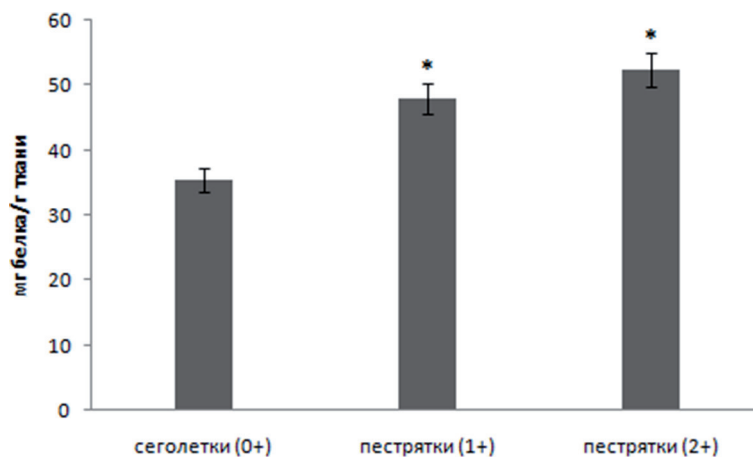


Рис. 3. Содержание белка в мышцах молоди лосося из Собачьего порога р. Варзуга

о большом количестве лизосом, содержащих ферменты, необходимые для расщепления полимерных компонентов в клетке, в том числе нуклеиновых кислот [Немова, Высоцкая, 2004]. Образующиеся продукты гидролиза используются для пластических и энергетических нужд растущего организма, что способствует

успешным перестройкам метаболизма, связанным с переходом мальков от одной стадии развития к другой. Все это указывает на то, что условия обитания молоди лосося (температура воды, скорость течения, кормовая база) способствуют ускоренным темпам роста и развития особей. Стоит отметить, что активность

лизосомальной ДНКазы была несколько ниже, чем РНКазы, что, по всей видимости, обусловлено большей интенсивностью метаболизма РНК и, соответственно, усилением процессов биосинтеза белковых молекул.

## Заключение

Таким образом, в результате исследований обнаружено сходное повышение активности лизосомальных нуклеаз (РНКазы и ДНКазы) в мышцах молоди лосося (0+, 1+, 2+), обитающей в р. Варзуга (Собачий порог) в процессе взросления особей. Лизосомальные ферменты, в том числе кислые нуклеазы, осуществляют деградацию выполнивших свои функции биополимеров, тем самым обеспечивая организм компонентами для синтеза новых нуклеиновых кислот, принимающих участие в биосинтезе необходимых на новом этапе развития белковых веществ. Синтезированные белки используются не только для построения структур и тканей молоди рыб, но и выполняют каталитическую и регуляторную функции в организме. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что условия обитания в основном русле р. Варзуги являются благоприятными и способствуют ускоренному темпу роста атлантического лосося.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-24-00102 (проект «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития»).*

## Литература

*Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия.* Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 230 с.

*Высоцкая Р. У., Ломаева Т. А., Амелина В. С. и др.* Активность лизосомальных ферментов у молоди лосося, различающейся выбором участков обитания // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: материалы Международной конференции. Петрозаводск, 2005. С. 32–35.

*Высоцкая Р. У., Немова Н. Н.* Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.

*Гублер Е. В., Генкин А. А.* Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. 29 с.

## References

*Biota severnykh ozer v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya [Biota of northern lakes under the anthropogenic pressure].* Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2012. 230 p.

*Дехник Т. В., Серебряков В. П., Соин С. Г.* Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1985. С. 56–72.

*Залепухин В. В.* Разнокачественность производителей карповых рыб и ее роль в формировании биологических ресурсов // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия Рыбное хозяйство. 2008. № 3. С. 39–42.

*Калужин С. М.* Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: ПетроПресс, 2003. 264 с.

*Левицкий А. П., Барабаш Р. Д., Коновец В. М.* Сезонные особенности активности рибонуклеазы и  $\alpha$ -амилазы слюны и слюнных желез у крыс линии Вистар // Биохимическая эволюция. Л.: Наука, 1973. С. 192–195.

*Немова Н. Н., Высоцкая Р. У.* Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 215 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) // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 6. С. 819–826.

*Покровский А. А., Арчаков А. И.* Методы разделения и ферментной идентификации субклеточных фракций // Современные методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. С. 5–59.

*Покровский А. А., Тутельян В. А.* Лизосомы. М.: Наука, 1976. 351 с.

*Спирин А. С.* Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни // Вестник Российской академии наук. 2001. Т. 71, № 4. С. 320–328.

*Шустов Ю. А., Барышев И. А., Белякова Е. Н.* Особенности питания молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольский полуостров) // Биология внутренних вод. 2012. № 3. С. 66–70.

*Bashan A., Yonath A.* Correlating ribosome function with high-resolution structures // Trends in Microbiology. Vol. 16, No 7. 2008. P. 326–335. doi: 10.1016/j.tim.2008.05.001.

*Lanes C. F. C., Sampaio L. A., Marins L. F.* Evaluation of DNase activity in seminal plasma and uptake of exogenous DNA by spermatozoa of the Brazilian flounder *Paralichthys orbignyanus* // Theriogenology. 71. 2009. P. 525–533. doi: 10.1016/j.theriogenology.2008.08.019.

*Pizzo E., Varcamonti M., Maro A. D. et al.* Ribonucleases with angiogenic and bactericidal activities from the Atlantic salmon // FEBS Journal. 275. 2008. P. 1283–1295. doi: 10.1111/j.1742-4658.2008.06289.x.

*Поступила в редакцию 11.09.2015*

*Dekhnik T. V., Serebryko V. P., Soyn S. G.* Znachenie rannikh stadiy razvitiya ryd v formirovanii chislenosti pokoleniy [Role of early stages of fish ontogenesis in formation of the number of generations]. Teoriya



formirovaniya chislenosti i ratsional'nogo ispol'zovaniya stad promyslovykh ryb [Population formation theory and rational use of commercial fish stock]. Moscow: Nauka, 1985. P. 56–72.

Gubler E. V., Genkin A. A. Primenenie kriteriev ne-parametricheskoy statistiki dlya otsenki razlichiy dvukh grupp nablyudeniy v mediki-biologicheskikh issledovaniyakh [Application of criteria of nonparametric statistics for estimating differences between two study groups in biomedical research]. Moscow: Meditsina, 1969. 29 p.

Kalyzhin S. M. Atlanticheskiy losos' Belogo morya: problemy vosproizvodstva i ekspluatatsii [Atlantic salmon in the White Sea basin: problems of reproduction and fisheries]. Petrozavodsk: PetroPress, 2003. 264 p.

Levitskiy A. P., Barabash R. D., Konovets V. M. Sezonnye osobennosti aktivnosti ribonukleazy i  $\alpha$ -amilazy slyuny i slyunnykh zhelez u krysa linii Vistar [Seasonal characteristics of ribonuclease and  $\alpha$ -amylase activity of saliva and salivary glands in Wistar rats]. Biokhimi-cheskaya evolyutsiya [Biochemical evolution]. Leningrad: Nauka, 1973. P. 192–195.

Nemova N. N., Vysotskaya R. U. Biokhimi-cheskaya indikatsiya sostoyaniya ryb [Biochemical indication of fish state]. Moscow: Nauka, 2004. 215 p.

Pavlov D. S., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Nemova N. N., Lupandin A. I. Pokazateli energeticheskogo obmena u molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar*, obitayushchey v glavnom rusle i pritoke reki Varzuga (Kol'skiy poluostrov) [Parameters of energy metabolism in juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* living in the mainstream and in the tributary of the Varzuga River (Kola Peninsula)]. *Vopr. Ikht. [J. Ichthyol.]*. 2007. Vol. 47, No 6. P. 819–826.

Pokrovskiy A. A., Archakov A. I. Metody razdeleniya i fermentnoy identifikatsii subkletochnykh fraktsiy [Methods of separation and enzymatic identification of subcellular fractions]. *Sovremennye metody v biokhimi-i [Modern Methods in Biochemistry]*. Moscow: Meditsina, 1968. P. 5–59.

Pokrovskiy A. A., Tutel'yan V. A. Lizosomy [Lysosomes]. Moscow: Nauka, 1976. 351 p.

Spirin A. S. Biosintez belkov, mir RNK i proiskhozhdenie zhizni [Protein biosynthesis, the RNA world, and

the origin of life]. *Vest. Ros. Akad. Nauk [Herald Russ. Acad. Sci.]*. 2001. Vol. 71, No 4. P. 320–328.

Shustov Yu. A., Baryshev I. A., Belyakova E. N. Osobennosti pitaniya molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. v subarkticheskoy reke Varzuga i ee malykh pritokakh (Kol'skiy poluostrov) [Specific features of the feeding of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the subarctic Varzuga River and its small tributaries (Kola Peninsula)]. *Biol. vnut. vod [Inland Water Biol.]*. 2012. No 3. P. 66–70.

Vysotskaya R. U., Lomaeva T. A., Amelina V. S., Veselov A. E., Morozov D. N. Aktivnost' lizosomal'nykh fermentov u molodi lososya, razlichayushchey v yaborom uchastkov obitania [Lysosomal enzymes activity in juvenile salmon living in different areas]. *Sovremennye problemy fiziologii i biokhimi-i vodnykh organizmov: mat. mezd. konf. (Petrozavodsk, 6–9 sentyabrya 2004)*. Petrozavodsk, 2005. P. 32–35.

Vysotskaya R. U., Nemova N. N. Lizosomy i lizosomal'nye fermenty ryb [Fish lysosomes and lysosomal enzymes]. Moscow: Nauka, 2008. 284 p.

Zalepukhin V. V. Raznokachestvennost' proizvoditeley karpovykh ryb i ee rol' v formirovanii biologicheskikh resursov [The heterogeneity of carp fish producers and its role in the formation of biological resources]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta [Vestnik of Astrakhan State Technical University]*. 2008. No 3. P. 39–42.

Bashan A., Yonath A. Correlating ribosome function with high-resolution structures // *Trends in Microbiology*. Vol. 16, No 7. 2008. P. 326–335. doi: 10.1016/j.tim.2008.05.001.

Lanes C. F. C., Sampaio L. A., Marins L. F. Evaluation of DNase activity in seminal plasma and uptake of exogenous DNA by spermatozoa of the Brazilian flounder *Paralichthys orbignyanus*. *Theriogenology*. 71. 2009. P. 525–533. doi: 10.1016/j.theriogenology.2008.08.019.

Pizzo E., Varcamonti M., Maro A. D., Zanfardino A., Giancola C., D'Alessio G. Ribonucleases with angiogenic and bactericidal activities from the *Atlantic salmon*. *FEBS Journal*. 275. 2008. P. 1283–1295. doi: 10.1111/j.1742-4658.2008.06289.x.

Received September 11, 2015

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Вдовиченко Елизавета Андреевна

аспирант, младший научный сотрудник  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: elizaveta.vdovichenko@gmail.com  
тел.: (8142) 769810

### Восоцкая Римма Ульяновна

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: rimma@bio.krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 769810

## CONTRIBUTORS:

### Vdovichenko, Elizaveta

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: elizaveta.vdovichenko@gmail.com  
tel.: (8142) 769810

### Vysotskaya, Rimma

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: rimma@bio.krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 769810

**Ефремов Денис Александрович**

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: veselov@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 769810

**Веселов Алексей Елпидифорович**

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: veselov@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 769810

**Efremov, Denis**

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

**Veselov, Alexey**

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