

УДК 575.174.015.3

## ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. ОСТРОВА ВАЛААМ

М. В. Зарецкая, О. М. Федоренко

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Представлены результаты изучения генетического разнообразия и популяционной структуры *Arabidopsis thaliana* острова Валаам с целью выявления молекулярно-генетических механизмов и микроэволюционных процессов в условиях изоляции вида на острове, представляющем северную периферию его ареала. Оценена вариабельность 95 RAPD-локусов растений из четырех локальных мест произрастания их на острове. Выявлен повышенный уровень генетического разнообразия изученных групп растений (средние значения  $P_{95\%} = 29,2\%$  и  $H_{\text{exp}} = 0,092$ ) по сравнению с другими самоопылителями. Однако генетическая изменчивость *A. thaliana* Валаама оказалась ниже по сравнению с континентальными популяциями арабидопсиса Карелии, проанализированными ранее. Предполагается, что это связано с расположением острова в более южных широтах и более мягким его климатом, а также может зависеть от низкой интенсивности миграционного потока генов с материка из-за изолированного положения вида на острове. Выявлен высокий уровень генетического сходства по Нею изученных групп растений (среднее  $I_N = 0,949$ ). С помощью статистик генного разнообразия Нея установлено, что на межгрупповую изменчивость ( $G_{\text{ST}}$ ) приходится 39,0 % общего генного разнообразия, что невелико для инбредных видов. Полученные данные позволяют предположить, что вид *A. thaliana* представлен на Валааме единой подразделенной популяцией, в которой отдельные субпопуляции связаны между собой миграционными взаимодействиями. Такая популяционная структура противодействует инбридингу, присутствующему в природных популяциях ограниченной численности, и способствует сохранению генетического разнообразия, которое является основой адаптации и выживания популяций.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana* (L.); генетическое разнообразие; RAPD-маркеры; генетическая структура популяций; поток генов.

**M. V. Zaretskaya, O. M. Fedorenko. GENETIC DIVERSITY AND POPULATION STRUCTURE OF THE SPECIES *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. ON VALAAM ISLAND**

The genetic diversity and population structure of *Arabidopsis thaliana* on Valaam Island was investigated. The purpose of the study was to detect the molecular genetic mechanisms and microevolutionary processes in insulate populations of *A. thaliana* on an island lying in the northern periphery of the species range. The variability at 95 RAPD-loci was evaluated in *A. thaliana* from four localities on the island. A higher level of genetic diversity was revealed (average value  $P_{99\%} = 29.2\%$ ;  $H_{\text{exp}} = 0.092$ ) in comparison with other self-pollinators. The genetic variability of *A. thaliana* on Valaam was however lower than

in previously investigated mainland populations of *Arabidopsis* in Karelia. This fact is supposedly due to the island's southerner location and milder climate, and may also depend on the low rate of gene migration from the mainland because of the species' isolation on the island. The level of Nei's genetic similarity of the studied groups of plants was high (average  $I_N = 0.949$ ). Nei's gene diversity statistics showed that 39.0 % of the total gene diversity was explained by between-group variability ( $G_{ST}$ ), which is quite low for inbred species. The findings allow to suggest that the species *A. thaliana* on Valaam is one but segregated population where subpopulations are connected to one another by migratory interactions. This population structure counteracts inbreeding, which happens in isolated populations of limited size, and contributes to the preservation of genetic diversity, which is essential for adaptation and survival of populations.

**Key words:** *Arabidopsis thaliana* (L.); genetic diversity; RAPD-markers; genetic structure of populations; gene flow.

## Введение

*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – наиболее изученный объект генетики растений, который, благодаря информации о нуклеотидной последовательности генома и широкому ареалу обитания, стал широко использоваться в популяционно-генетических и молекулярно-генетических исследованиях во всем мире. Однако экспериментальные исследования проводятся в основном на лабораторных гомозиготных линиях. Изучение природных популяций этого модельного вида имеет важное значение для использования богатства и уникальности их генетического разнообразия в последующих экспериментах с участием *A. thaliana* при решении различных конкретных задач. Особый интерес представляют популяции, расположенные на периферии ареала вида, у которых сформировались популяционно-генетические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости к не вполне благоприятным условиям существования.

Проблема адаптации живых организмов к условиям окружающей среды является одной из актуальных в современной биологии. Существование генетической изменчивости является предпосылкой и необходимым условием для обеспечения приспособленности и адаптации организмов, при этом для жизнеспособности популяции важное значение имеет уровень генного разнообразия [Fischer, Matthies, 1998; Fischer et al., 2000; Savolainen et al., 2000]. Величина генетического разнообразия популяций определяется сложным переплетением взаимодействий основных факторов микроэволюции – естественного отбора, генных мутаций, случайного дрейфа и миграции генов, а также часто связана с величиной ареала и системой воспроизведения видов. Особое значение для эволюционных преобразований имеет поток генов, причем этот вопрос до сих

пор остается дискуссионным. Интенсивный поток генов между популяциями ведет к унификации вида, стирая межпопуляционные различия. При слабом генном потоке дрейф генов, отбор и даже мутации могут привести к генетической дифференциации. Своеобразие генетических процессов при изоляции позволяет каждой популяции изменяться независимо и приводит к формированию уникальных особенностей генофонда [Хедрик, 2003]. В связи с этим популяции островов представляют собой удобную модель для изучения микроэволюционных процессов и возможных путей адаптивной эволюции.

Валаамский архипелаг является уникальной островной экосистемой самого крупного озера Европы – Ладожского. В 1999 г. острову придан статус природного парка «Валаамский архипелаг». В связи с удаленностью от суши и отсутствием промышленного производства замкнутая островная экосистема представляет собой удобную модель для изучения состояния незагрязненной природной среды. Флора острова представлена очень большим числом видов растений (495), среди них и *A. thaliana*. Интересно, что 64 вида занесено в Красную книгу Карелии и 2 – в Красную книгу России [Кравченко, Крышень, 1995]. Остров Валаам представляет северную периферию ареала *A. thaliana*. Однако климатические условия Валаама во многом определяются влиянием Ладожского озера, в связи с чем климат архипелага – самый мягкий в пределах Республики Карелия и мягче остальных районов таких же широт благодаря близкому соседству Балтийского и Белого морей и, соответственно, влиянию теплового течения Гольфстрим.

В настоящем исследовании представлены результаты изучения генетического разнообразия и популяционной структуры *A. thaliana* острова Валаам с целью выявления молекулярно-генетических механизмов

и микроэволюционных процессов в условиях изоляции вида на северной периферии его ареала. Исследование выполнено с помощью RAPD-анализа – метода полимеразной цепной реакции с участием произвольных праймеров, который имеет ряд достоинств и преимуществ, позволяя, в частности, исследовать геном в целом и выявлять полиморфные состояния большого числа локусов, а также анализировать и некодирующие последовательности ДНК. В качестве одной из задач было выяснение вопроса, являются ли локальные места произрастания растений *A. thaliana* на Валааме отдельными популяциями или составляют субпопуляционную структуру единой подразделенной популяции острова. Сохранение вида *A. thaliana* на Валаамском архипелаге, как источника уникальных природных генов модельного растения, является еще одной важной задачей. Проведенное исследование будет способствовать разработке плана мероприятий, направленных на сохранение *A. thaliana* на острове.

## Материалы и методы

Исследование выполнено на научном оборудовании Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера». Растения анализировали из четырех локальных мест произрастания *A. thaliana* на острове Валаам – площадки №№ 1, 4, 5 и 7. Площадки отделены друг от друга расстоянием в два и более километров, окружены лесной растительностью, а одна из них (площадка № 5) находится на полуострове, отделенном от основной части острова тонким перешейком и водной преградой. Из семян растений, собранных во время экспедиции 2012 года, выращивали исходный материал в лабораторных условиях в смеси земли и песка (2:1) под люминесцентными лампами.

Выделение ДНК из листьев 30 взрослых растений в вегетативной фазе каждой из четырех площадок проводили по протоколу Мёллера с соавторами [Möller et al., 1992]. Полимеразную цепную реакцию осуществляли в термоциклере Robocycler® (Stratagene, США). Амплификация ДНК шла в реакционной смеси объемом 30 мкл, содержащей 2,5 мкл 10×Taq-буфера, 0,2 мМ каждого dNTP, 1 ед. Taq-полимеразы («Евроген», Россия), соответствующий праймер 20 пМ и 50 нг геномной ДНК.

Для RAPD-анализа использовали семь олигонуклеотидных праймеров («Синтол», Россия): № 1 – 5'-GTAGCTGACG-3';

№ 2 – 5'-GTGTCGAGTC-3'; № 4 – 5'-AGGTCTGACG-3'; № 7 – 5'-GTGTCGATCGAG-3'; № 8 – 5'-CGAGCCGATC-3'; OPC-5 – 5'-GATGACCGCC-3'; P-01D – 5'-AGCAGCGTTCG-3'. ПЦР проводили по следующей программе: первичная денатурация – 2 мин при 94 °С; далее 35 циклов: денатурация – 1 мин при 94 °С, отжиг – 40 с при 35 °С, синтез – 40 с при 72 °С; достраивание фрагментов – 10 мин при 72 °С. Продукты амплификации выявляли методом электрофореза в 2%-м агарозном геле в TBE буферном растворе с добавлением бромистого этидия и фотографировали в проходящем УФ-свете. Анализ молекулярной массы фрагментов осуществляли относительно маркера молекулярной массы (100 bp – 1 Kb) («Силекс», Россия).

Статистическую обработку полученных результатов проводили с использованием стандартных подходов, принятых в популяционно-генетических исследованиях [Животовский, 1983], пакетов программ PHYLIP [<http://evolution.genetics.washington.edu>], Arlequin ver. 3.11 [<http://cmpg.unibe.ch/software/arlequin> 3]. Для этого были составлены бинарные матрицы, в которых присутствие или отсутствие в спектре одинаковых фрагментов ДНК обозначали как «1» или «0». Уровень генетического разнообразия растений отдельных локальностей определяли с помощью показателей: доли полиморфных локусов при 95-процентном критерии ( $P_{95\%}$ ) и ожидаемой гетерозиготности ( $H_{exp}$ ). Генетическую подразделенность изученных площадок характеризовали с помощью статистик генного разнообразия Нея [Nei, 1973]. Генетическое сходство отдельных локальных мест произрастания арабидопсиса вычисляли с помощью коэффициента Нея –  $I_N$  [Nei, 1972].

## Результаты и обсуждение

Для выбора эффективных RAPD-праймеров в предварительных экспериментах на ДНК *A. thaliana* проведено тестирование 20 декануклеотидных последовательностей, применяемых для анализа растений. В результате было отобрано семь из них, позволяющих воспроизводить наиболее полиморфные и относительно четкие RAPD-спектры. Количество амплифицированных фрагментов ДНК варьировало на праймер от 9 (праймер № 7) до 18 (праймер P-01D). Общее число учитываемых фрагментов ДНК – 95. На электрофоретических спектрах детектировались как мономорфные фрагменты, общие для всех образцов, так и полиморфные. В зависимости от праймера спектры фрагментов ДНК растений с разных площадок

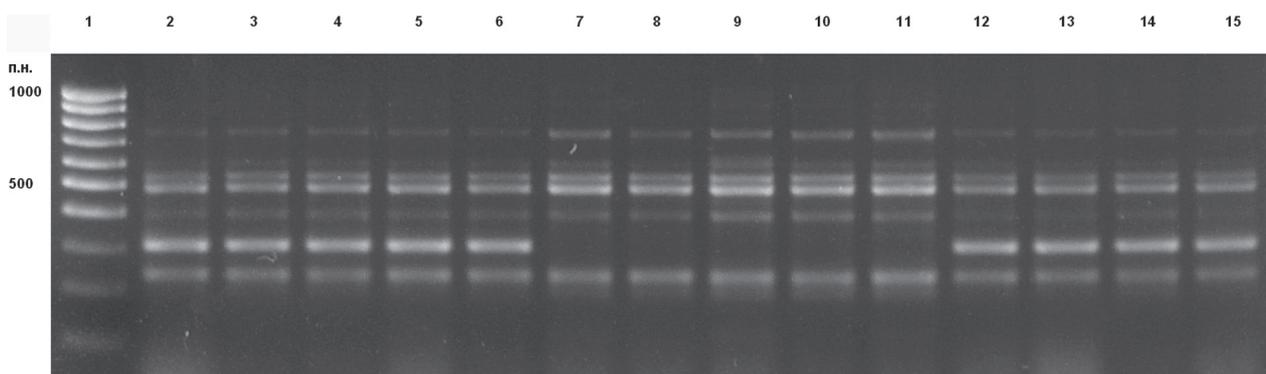


Рис. 1. RAPD-спектры геномной ДНК растений *A. thaliana* острова Валаам, полученные с помощью праймера № 2: 1 – маркер молекулярной массы (100–1000 п. н.); 2–6 – растения с площадки № 4; 7–11 – растения с площадки № 5; 12–15 – растения с площадки № 7

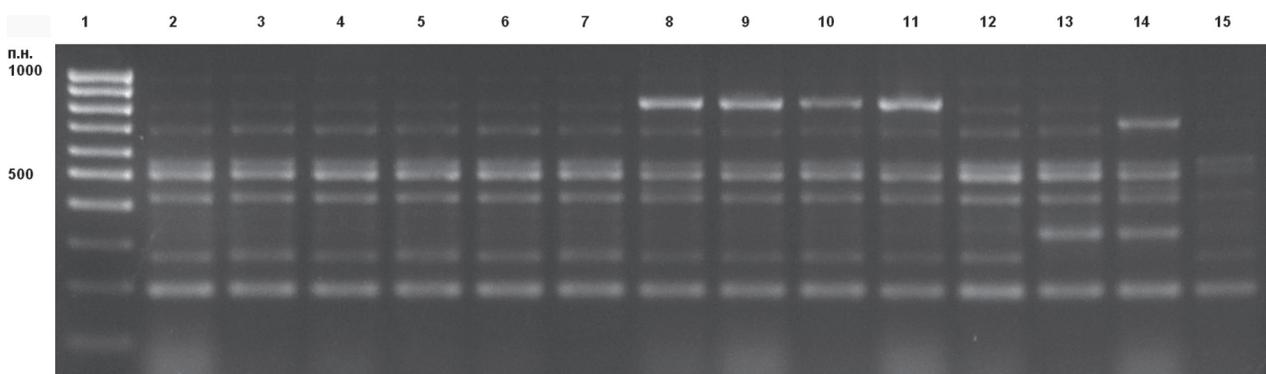


Рис. 2. RAPD-спектры геномной ДНК растений *A. thaliana* острова Валаам, полученные с помощью праймера № 4: 1 – маркер молекулярной массы (100–1000 п. н.); 2–7 – растения с площадки № 4; 8–11 – растения с площадки № 7; 12–15 – растения с площадки № 5

иногда были идентичны, а иногда различались. Так, спектры фрагментов ДНК, полученные с помощью праймера № 2, совпадают у растений площадок № 4 и № 7 и отличаются от спектров растений площадки № 5 (рис. 1). Уровень варьирования количества и размеров фрагментов ДНК растений с разных площадок был неодинаков: повышенная вариабельность спектров фрагментов ДНК заметна у растений с площадок № 1 и № 5 по сравнению со спектрами растений с площадок № 4 и № 7 (рис. 2, 3, 4).

На основании частот фрагментов ДНК были вычислены основные показатели уровня генетического разнообразия растений из четырех локальных мест произрастания *A. thaliana* на Валааме. Значения показателей представлены в таблице 1. В двух локальностях (площадки № 1 и № 5) выявлен значительный объем генетического разнообразия растений *A. thaliana*. Средние значения показателей уровня генетического разнообразия для этих двух площадок составляют  $P_{95\%} = 37,4\%$  и  $H_{\text{exp}} = 0,125$ , что превышает средний уровень полиморфизма, установленный для других самоопыляющихся видов растений ( $P_{95\%} = 18,9\%$  и  $H_{\text{exp}} = 0,058$ ) [Hamrick et al., 1979]. В двух оставшихся

локальностях (площадки № 4 и № 7) величина генетической изменчивости составляет в среднем  $P_{95\%} = 21,1\%$  и  $H_{\text{exp}} = 0,059$  и находится на уровне, характерном для инбредных видов.

Ранее с помощью аллозимного и RAPD анализов нами была изучена генетическая вариабельность более десяти континентальных популяций арабидопсиса в Карелии, территория которой представляет северную границу ареала вида [Федоренко и др., 2001, 2011; Федоренко, Грицких, 2008]. В результате было выявлено значительное генетическое разнообразие северных природных популяций, более чем в два раза превышающее уровень изменчивости *A. thaliana* в центре его ареала (Англия) [Abbott, Gomes, 1989], а также превышение средних значений популяционных характеристик других самоопыляющихся видов растений [Hamrick et al., 1979] (табл. 1). Столь высокий популяционный полиморфизм не типичен для самоопыляющихся видов растений. В связи с этим было высказано предположение, что значительный уровень генетического разнообразия арабидопсиса в северной части его ареала может быть связан с жесткими экологическими

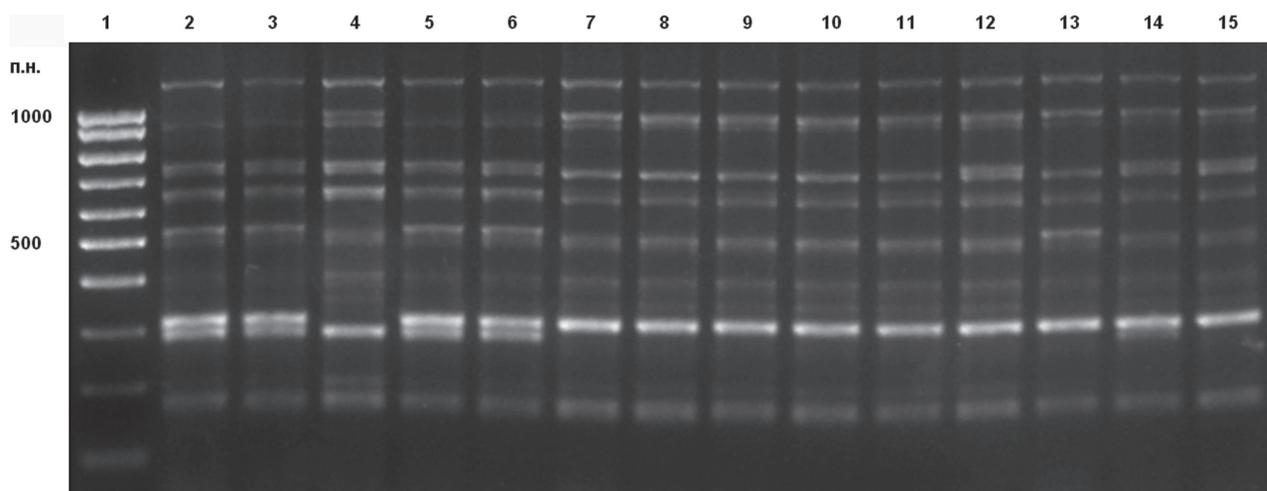


Рис. 3. RAPD-спектры геномной ДНК растений *A. thaliana* острова Валаам, полученные с помощью праймера OPC-5: 1 – маркер молекулярной массы (100–1000 п. н.); 2–6 – растения с площадки № 5; 7–11 – растения с площадки № 7; 12–15 – растения с площадки № 1

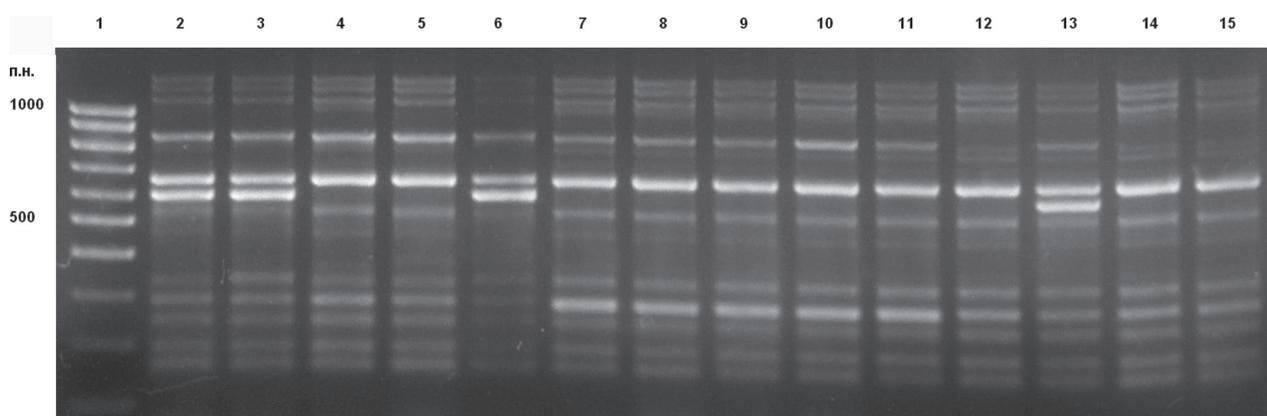


Рис. 4. RAPD-спектры геномной ДНК растений *A. thaliana* острова Валаам, полученные с помощью праймера P-01D: 1 – маркер молекулярной массы (100–1000 п. н.); 2–6 – растения с площадки № 5; 7–11 – растения с площадки № 7; 12–15 – растения с площадки № 1

условиями произрастания, что согласуется с представлениями Левонтина о популяционно-генетической структуре краевых популяций [Левонтин, 1978]. Уровень генетического разнообразия *A. thaliana* острова Валаам в среднем оказался ниже ( $P_{95\%} = 29,2\%$  и  $H_{\text{exp}} = 0,092$ ) выявленной ранее величины генетической изменчивости континентальных популяций арабидопсиса Карелии (табл. 1). По-видимому, это объясняется расположением острова в более южных широтах и более мягким климатом. Пониженная величина генетического разнообразия вида *A. thaliana* Валаама также может быть связана с его изолированным положением на острове, где из-за водной преграды Ладожского озера миграционный поток генов с материка может иметь очень низкую интенсивность. Особенности микроэволюционных процессов в островных, изолированных популяциях (уменьшение скорости миграции генов, усиление роли дрейфа генов и т. д.) способствуют

усилению инбридинга и снижению генетического разнообразия.

Оценка степени генной дифференциации внутри и между исследуемыми группами растений произведена с помощью статистик генного разнообразия Нея [Nei, 1973]. Результаты вычисления представлены в таблице 2. Общее генное разнообразие, среднее по всем семи праймерам,  $H_T$  составило 0,143. Немногим большая часть этого разнообразия пришлась на внутригрупповую компоненту,  $H_S$ . В целом установлено, что относительная величина межгрупповой дифференциации ( $G_{ST}$ ) равна 0,390, т. е. на межгрупповую изменчивость приходится 39,0 % общего генного разнообразия, что невелико для самоопыляющихся видов растений. У инбредных видов  $G_{ST}$  составляет большую часть общего генного разнообразия ( $\geq 50\%$ ). Так, для британских популяций *A. thaliana*, находящихся в центре своего ареала,  $G_{ST} = 0,563$  [Abbott, Gomes, 1989]; для

Таблица 1. Показатели уровня генетического разнообразия растений *A. thaliana* острова Валаам

Места сбора растений	$P_{95\%}$ , %	$H_{\text{exp}}$
Площадка № 1	38,9	0,123 ± 0,019
Площадка № 4	20,0	0,062 ± 0,014
Площадка № 5	35,8	0,127 ± 0,017
Площадка № 7	22,1	0,056 ± 0,012
Среднее	29,2	0,092
Карельские популяции <i>A. thaliana</i> [Федоренко и др., 2011]	42,3	0,126 ± 0,016
Британские популяции [Abbott, Gomes, 1989]	16,50	0,055
Самоопылители, среднее по 33 видам [Hamrick et al., 1979]	18,99	0,058

Примечание.  $P_{95\%}$  – доля полиморфных локусов при 95% критерии;  $H_{\text{exp}}$  – ожидаемая гетерозиготность.

Таблица 2. Параметры генного разнообразия растений *A. thaliana* острова Валаам

Праймер	$H_T$	$H_S$	$D_{ST}$	$G_{ST}$
№ 1	0,130	0,079	0,051	0,389
№ 2	0,181	0,107	0,075	0,413
№ 4	0,209	0,122	0,087	0,418
№ 7	0,053	0,035	0,018	0,340
№ 8	0,084	0,059	0,025	0,301
ОРС-5	0,222	0,118	0,104	0,468
P-01D	0,120	0,087	0,033	0,274
Среднее	0,143	0,087	0,056	0,390

Примечание.  $H_T$  – общее генное разнообразие,  $H_S$  – внутригрупповое разнообразие,  $D_{ST}$  – межгрупповое разнообразие,  $G_{ST}$  – относительная величина межгрупповой дифференциации.

Таблица 3. Генетическая идентичность ( $I_N$ ) отдельных групп растений *A. thaliana* на острове Валаам

Площадки	№ 1	№ 4	№ 5	№ 7
№ 1	0	0,945	0,965	0,967
№ 4		0	0,924	0,944
№ 5			0	0,946
№ 7				0

популяций северной границы ареала этого вида в бассейне Онежского озера  $G_{ST} = 0,507$  [Федоренко и др., 2011]; для популяций других самоопылителей  $G_{ST} = 0,523$  [Gottlieb, 1981]. Полученные данные позволяют предположить, что изученные группы растений с четырех площадок Валаама, по-видимому, представляют собой единую подразделенную популяцию, состоящую из отдельных субпопуляций.

На отсутствие существенных дифференциаций между отдельными локальными местами произрастания арабидопсиса указывают и высокие значения генетического сходства по Нею [Nei, 1972]. Значения  $I_N$  находятся в пределах от 0,924 для пары площадок № 4 и № 5 до 0,967 для площадок № 1 и № 7 (табл. 3). Средняя генетическая идентичность ( $I_N$ ) между всеми парами площадок составила 0,949. Полученные данные оказались выше генетической идентичности популяций *A. thaliana* бассейна

Онежского озера ( $I_N = 0,843$ ), которая была установлена нами ранее [Федоренко и др., 2011], а также выше генетического сходства британских популяций арабидопсиса ( $I_N = 0,897$ ) [Abbott, Gomes, 1989]. Поскольку генетические различия между исследуемыми группами растений, оцененные с помощью RAPD-маркеров, невелики, кластерный анализ не проводился.

### Заключение

Отметим ряд выявленных популяционно-генетических особенностей *A. thaliana* острова Валаам. С помощью RAPD-маркеров обнаружен повышенный уровень генетического разнообразия арабидопсиса (средние значения  $P_{95\%} = 29,2\%$  и  $H_{\text{exp}} = 0,092$ ) по сравнению с другими самоопыляющимися видами растений. Однако этот уровень оказался ниже, чем в континентальных карельских популяциях *A. thaliana*,

находящихся на северной периферии его ареала. По-видимому, это объясняется географическим расположением острова Валаам в более южных широтах и более мягким климатом, а также может быть связано со снижением интенсивности миграционного потока генов из-за изолированности вида на острове. Высокое генетическое сходство изученных групп растений и отсутствие существенной дифференциации между ними позволяют признать, что вид *A. thaliana* представлен на Валааме единой подразделенной популяцией, в которой отдельные субпопуляции связаны между собой миграционными взаимодействиями. Такая популяционная структура противодействует инбридингу, присутствующему в природных популяциях ограниченной численности, и способствует сохранению генетического разнообразия, которое является основой адаптации и выживания популяций. В качестве мероприятий, способствующих сохранению модельного вида на Валааме, была бы целесообразна организация регулярного генетического мониторинга популяционно-генетической структуры *A. thaliana*.

## Литература

Животовский Л. А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях // Итоги науки и техники. Общая генетика. М.: ВИНТИ, 1983. Т. 8. С. 76–104.

Кравченко А. В., Крышень А. М. Материалы к флоре и растительности Западного архипелага в Ладожском озере // Флористические исследования в Карелии. Вып. 2. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1995. С. 85–111.

Левонтин Р. С. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. С. 157–161.

Свириденко Л. П., Светов А. П. Валаамский силл габбро-долеритов и геодинамика котловины Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 123 с.

Федоренко О. М., Савушкин А. И., Олимпиевко Г. С. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в Карелии. // Генетика. 2001. Т. 37, № 2. С. 223–229.

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

Федоренко О. М., Грицких М. В., Топчиева Л. В., Лебедева О. Н. Сравнительный анализ генетической структуры природных популяций двух видов растений *Arabidopsis* с разной степенью панмиксии // Генетика. 2011. Т. 47, № 4. С. 508–515. doi: 10.1134/S1022795411030033

Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.

Abbott R. J., Gomes M. F. Population genetic structure and outcrossing rate of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Heredity. 1989. Vol. 62, Part 3. P. 411–418.

Fischer M., Matthies D. RAPD variation in relation to population size in plant performance in the rare *Gentiana germanica* // American Journal of Botany. 1998. Vol. 85. P. 811–819.

Fischer M., Husi R., Prati D. et al. RAPD variation among and within small and large populations of the clonal plant *Ranunculus reptans* (Ranunculaceae) // American Journal of Botany. 2000. Vol. 87. P. 1128–1137.

Gottlieb L. D. Electrophoretic evidence and plant populations // Prog. Phytchem. 1981. Vol. 7. P. 1–46.

Hamrick J. L., Linhart I. B., Mitton J. B. Relationship between life history characteristic and electrophoretically detectable genetic variation in plants // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 173–200.

Möller E. M., Bahnweg G., Sandermann H., Geiger H. H. A simple and efficient protocol for isolation of high molecular weight DNA from filamentous fungi, fruit bodies, and infected plant tissues // Nucl. Acids Res. 1992. Vol. 20, no. 22. P. 6115–6116.

Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1973. Vol. 70. P. 3321–3323.

Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. Vol. 106. P. 283–292.

Savolainen O., Langley C. H., Lazzaro B., Freville H. Contrasting patterns of nucleotide variation at the alcohol dehydrogenase locus in the outcrossing *Arabidopsis lyrata* and the selfing *Arabidopsis thaliana* // Mol. Biol. Evol. 2000. Vol. 17. P. 645–655.

Поступила в редакцию 27.06.2016

## References

Fedorenko O. M., Savushkin A. I., Oimpienko G. S. Genetic diversity in natural populations of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. in Karelia. *Rus. J. Genetics*. 2001. Vol. 37, no. 2. P. 162–167.

Fedorenko O. M., Gritskikh M. V. Genetic diversity in natural populations of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. at the northern border of its range: RAPD-analysis. *Rus. J. Genetics*. 2008. Vol. 44, no. 4. P. 425–428. doi: 10.1134/S1022795408040078

Fedorenko O. M., Grickih M. V., Topchieva L. V., Lebedeva O. N. Comparative analysis of genetic

structures in natural populations of two *Arabidopsis* species with different degrees of panmixia. *Rus. J. Genetics*. 2011. Vol. 47, no. 4. P. 446–452. doi: 10.1134/S1022795411030033

Hedrik F. *Genetika populacij* [Genetics of populations]. Moscow: Tehnosfera, 2003. 592 p.

Kravchenko A. V., Kryshen' A. M. Materialy k flore i rastitel'nosti Zapadnogo arhipelaga v Ladozhskom ozere [Materials on the flora and vegetation of the Western archipelago of Lake Ladoga]. *Floristicheskie issledovanija v Karelii* [Floristic Studies in Kare-

lia]. Iss. 2. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1995. P. 85–111.

*Levontin R. S.* Geneticheskie osnovy jevoljucii [Genetic basis of evolution]. Moscow: Mir, 1978. P. 157–161.

*Sviridenko L. P., Svetov A. P.* Valaamskij sill gabbrodoleritov i geodinamika kotloviny Ladozhskogo ozera [Valaam gabbro-dolerite sill and geodynamics of Lake Ladoga depression]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2008. 123 p.

*Zhivotovskij L. A.* Statisticheskie metody analiza chastot genov v prirodnyh populacijah [Statistical techniques for genes frequencies analysis in natural populations]. Itogi nauki i tehniki. Obshhaja genetika [Results in Science and Technology. General Genetics]. Moscow: VINITI, 1983. Vol. 8. P. 76–104.

*Abbott R. J., Gomes M. F.* Population genetic structure and outcrossing rate of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Heredity*. 1989. Vol. 62, Part 3. P. 411–418.

*Fischer M., Matthies D.* RAPD variation in relation to population size in plant performance in the rare *Gentiana germanica*. *American Journal of Botany*. 1998. Vol. 85. P. 811–819.

*Fischer M., Husi R., Prati D. et al.* RAPD variation among and within small and large populations of the clonal plant *Ranunculus reptans* (Ranunculaceae).

*American Journal of Botany*. 2000. Vol. 87. P. 1128–1137.

*Gottlieb L. D.* Electrophoretic evidence and plant populations. *Prog. Phytchem*. 1981. Vol. 7. P. 1–46.

*Hamrick J. L., Linhart I. B., Mitton J. B.* Relationship between life history characteristic and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1979. Vol. 10. P. 173–200.

*Möller E. M., Bahnweg G., Sandermann H., Geiger H. H.* A simple and efficient protocol for isolation of high molecular weight DNA from filamentous fungi, fruit bodies, and infected plant tissues. *Nucl. Acids Res.* 1992. Vol. 20, no. 22. P. 6115–6116.

*Nei M.* Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1973. Vol. 70. P. 3321–3323.

*Nei M.* Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* 1972. Vol. 106. P. 283–292.

*Savolainen O., Langley C. H., Lazzaro B., Freville H.* Contrasting patterns of nucleotide variation at the alcohol dehydrogenase locus in the outcrossing *Arabidopsis lyrata* and the selfing *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Biol. Evol.* 2000. Vol. 17. P. 645–646.

Received June 27, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Зарецкая Марина Витальевна**

научный сотрудник лаб. генетики  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: genmg@mail.ru

### **Федоренко Ольга Михайловна**

старший научный сотрудник лаб. генетики  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: fedorenko\_om@mail.ru

## CONTRIBUTORS:

### **Zaretskaya, Marina**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: genmg@mail.ru

### **Fedorenko, Ol'ga**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: fedorenko\_om@mail.ru