

УДК 575.64:631.46

## ИНДУКЦИЯ МОРФОЗОВ У ДИКОРАСТУЩИХ И КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Г.Ю. Полозов, С.В. Малков, Б.И. Барабанищikov

### Аннотация

Под термином «морфоз», введенным Саксом в 1880 г., понимается изменение структуры растений под влиянием средовых воздействий в процессе онтогенеза. В данной работе рассматриваются морфозы, индуцированные действием силикатных бактерий на растения, обсуждается возможный механизм их действия. Показана передача морфозов в ряду поколений при семенном размножении растений.

### Введение

Взаимодействия в системе «микро – макроорганизм», в частности «экзофиты – растения», изучаются давно. Выделенные нами штаммы бактерий рода *Bacillus* как раз относятся к представителям нормальной экзoфитной микрофлоры, способной вступать с растением-хозяином в ассоциативные отношения и оказывать на него, тем самым, определенное влияние. Предполагается, что эти влияния могут быть весьма разнообразными и связаны со следующими направлениями:

- стимуляцией иммунных реакций растений [1];
- выделением антибиотиков и токсинов [2];
- выделением витаминов и факторов роста [3];
- способностью к ассоциативной азотификации [4].

Во всех перечисленных примерах [1–4] бактериальные обработки растений или их семян проводились, во-первых, достаточно редко (1–3 раза), во-вторых, растворами с невысокими титрами бактерий (разведение в  $10^3$ – $10^4$  раз). При еженедельных обработках растений культурами с высокими титрами (разведение 0–100 раз) нами был отмечен ряд интересных явлений, происходящих с обработанными растениями [5]. Данная работа является продолжением наших более ранних исследований. Для описания изменений фенотипов растений был применен термин «морфоз», а в качестве концепции, объясняющей их возникновение и передачу, после весьма долгих обсуждений, – концепция «эпигенетической изменчивости», автором которой считается К.Х. Уоддингтон [6].

Термин «эпигенетика» был введен К.Х. Уоддингтоном в 1947 г. как производное от «эпигенеза» Аристотеля. Уоддингтон предложил «называть эпигенетикой ветвь биологии, изучающую причинные взаимодействия между генами и их продуктами, образующими фенотип». С точки зрения эпигенетики существует основной тип, или *креод*, развития организма. При развитии организма не по основному, характерному для данного вида, а индуцированному

внешними факторами креоду получается *морфоз* [6]. Другими словами, морфоз представляет собой фенотипическое отклонение от «*нормы реакции*», свойственной данному виду организмов.

В настоящее время среди биологов наблюдается большое число сторонников «*эпигенеза*», под которым все больше понимают наследование состояний генов, не затрагивающее первичную структуру ДНК, включая особенности метилирования и другие динамичные состояния генома [7–10].

Особое значение возможность «*наследования морфозов*» приобретает в свете ЭТЭ – эпигенетической теории эволюции [11, 12]. Согласно ЭТЭ, подобные феномены могут передаваться в поколениях, со временем проходить стадию «*генетической фиксации*». В настоящее время ряд авторов признает, что «*наследование приобретенных признаков вполне совместимо с современной концепцией молекулярной генетики*». [13, 14].

Отклонения от основного креода развития могут вызывать разнообразные факторы: физические, климатические, химические, биологические [15–17]. Однако неясно, будут ли наблюдаемые отклонения собственно «*эпигенетическими*», т. е. влиять именно на активность генов либо действовать на других уровнях регуляции – модифицировать протекающие процессы, влиять на рецепторы и пр. Тем не менее, даже в таком случае не исключается их «*эпигенетическое влияние*» по типу «*обратной связи*», приводящее к изменению именно генетической активности в клетке, компетентной к индуцирующему сигналу.

По своей структуре морфозы растений могут быть:

- уродствами (тератогенезы);
- возвращением к предковому состоянию (атавизмы);
- временными рассогласованиями в онтогенезе (ахронии);
- увеличениями числа структур (фасциации);
- уменьшениями числа структур (редукции).

Любой морфоз может являться эпигенетическим событием в той степени, в которой в его возникновении реализованы принципы, характерные для эпигенетической (динамической) формы наследования [9–12]:

- изменение активности генов;
- наследование измененной активности в клеточных циклах;
- передача измененного состояния при вегетативном и половом размножениях.

*Целью работы* явилось выявление и классификация разных типов морфозов, индуцированных действием «*силикатных бактерий*», на дикорастущих и культурных растениях разных семейств цветковых.

### 1. Методики и объекты

Бактериальные обработки проводили штаммами: *Bacillus oligonitrophilus* KU1, *B. mucilaginosus* KU5, KU6. Указанные штаммы были выделены нами из различных образцов почв [5]. Штаммы отличались по ряду свойств:

- чувствительности к ряду антибиотиков;
- способностям к утилизации источников углерода;
- выделением в среду метаболитов;
- уровню слизиобразования на агаризованных средах.

Выращивали бактерии на жидких средах Александрова из расчета на 1 л водопроводной воды:  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  – 10 г;  $\text{KHCO}_3$  – 1 г;  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  – 2 г;  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  – 0.5 г;  $\text{CaCO}_3$  – мел – 50 мг;  $\text{SiO}_2$  – протертый песок – 150 мг;  $\text{FeCl}_3$  – 50 мкл 1%-ного раствора; pH = 7.8–8.0. Бактерии культивировали двое суток при температуре от +22° до +28°С в колбах на 2 л без перемешивания.

Обрабатывали следующие виды культурных и «диких» растений:

- космею дваждыперисторассеченную (*Cosmos bipinnatus Cav.*);
- календулу (*Calendula officinalis L.*);
- подорожник большой (*Plantago major L.*);
- садовую землянику (*Fragaria magna Thuill.*);
- черную смородину (*Ribes nigrum L.*);
- яблоню (*Malus sp.*);
- топинамбур (*Helianter sp.*);
- гладиолусы (сем. *Iridaceae*);
- адонис летний (*Adonis aestivalis L.*);
- тыквенные (огурцы, кабачки сем. *Cucurbitaceae*);
- лилия белая садовая (сем. *Liliaceae*);
- дельфиниум (*Delphinium sp.*);
- адвентивную полынь Сиверса (*Artemisia sieversiana Willd.*);
- гречиху посевную (*Fagopyrum esculentum*);
- горох посевной (*Pisum sativum*).

Опрыскивания бактериальными культурами производили раз в неделю с момента начала вегетации до конца июня, в течение трех вегетационных циклов (трех лет). Все растения обрабатывали 1%-ными растворами бактериальных культур, а космею и полынь – дополнительно 100%-ными, неразведенными культурами. Концентрация бактерий при этом у исходных 100%-ных суспензий достигала  $10^9$  кл/мл (норма обработки – 1 л/м<sup>2</sup>), а у разведенных 1%-ных –  $10^7$  кл/мл (норма обработки – 0.1 л/м<sup>2</sup>).

Опыты проводили на участке садоводческого кооператива в районе биостанции КГУ (почвы садовые, 20-летний срок окультуривания), на биостанции КГУ (почвы дерново-подзолистые).

Для сравнения выборочных частот использовали угловое преобразование частот (арксинус преобразование) с последующим сравнением по модифицированному критерию Стьюдента [21].

## 2. Результаты

У календулы, подвергавшейся с 1990 г. опрыскиваниям разбавленными суспензиями штамма *B. oligonitrophilus KUI*, с 1993 г. появились отдельные растения, имевшие у краевых цветков корзинки по одному дополнительному лепестковидному образованию длиной 1–1.5 см. В 1994 г. количество таких растений составило 10% изучаемой популяции календулы.

В первый год обработок 100%-ными культурами никаких морфологических изменений у космеи не обнаружилось. Во второй год в семенном потомстве появилось до 10% особей, имевших у краевых цветков всех корзинок растения дополнительные лепестковидные образования. У этих краевых цветков отмечены достаточно хорошо развитые гинецееподобные структуры, хотя обра-



Рис. 1. Краевой цветок с дополнительными лепестковидными образованиями и двумя гинецееподобными структурами у космеи

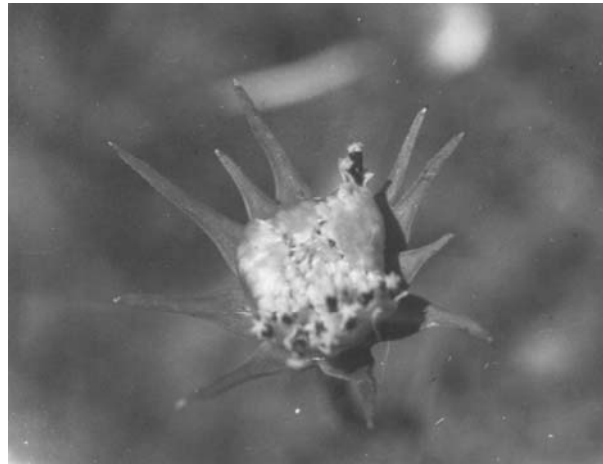


Рис. 2. Корзинка без краевых цветков у космеи

зование семян краевыми цветками корзинки нами не наблюдалось. Представленный на рис. 1 краевой цветок несет не только дополнительные лепестковидные образования, но является также фасцированным вариантом (два гинецея). Встречались растения, имевшие 1–2 дополнительных лепестковидных образования у краевых цветков корзинки меньшей длины, вплоть до 1–2 мм. Гинецееподобные структуры при этом могли отсутствовать. Встречались также краевые цветки только с гинецееподобными структурами без дополнительных лепестковидных образований. При продолжении обработок в течение двух лет частота появления соцветий с дополнительными структурами возросла до 30–40%, в течение трех лет – до 90–95%. В третьем поколении отмечено появление корзинок без краевых цветков (рис. 2).

В потомстве растений космеи, обработанных разведенной, 1%-ной бактериальной суспензией, как и в контроле, варианты соцветий, описанные выше, не встречали.



Рис. 3. Листовидные прицветники у *Plantago major*

Мы отмечали наследование признаков наличия дополнительных лепестковидных образований и гинецееподобных структур у краевых цветков корзинки в популяционных выборках. При снятии бактериальных обработок названные выше признаки продолжали проявляться в течение нескольких лет.

У *подорожника большого*, растения которого с 1990 г. подвергались обработкам 1%-ными культурами (две делянки по 50 растений), в 1994 г. обнаружилось до 3% особей, имевших в нижней части соцветия сильно разросшиеся (до 1–1.5 см) листовидные прицветники (рис. 3).

Отмечено массовое образование лепестковидных тычинок у *садовой земляники* (делянка 300 растений), на третий сезон обработок 1%-ными бактериальными культурами. В предыдущие годы образования таких структур не наблюдали.

Как в родительском («нулевом») поколении, так и в семенном потомстве *гороха посевного* (с. *Адагумский*) отмечено образование аномальных цветов, сдвоенных и строенных бобов (впоследствии засыхающих). Аномалии цветка представляли собой позеленение лепестков, раскрытие цветка, аномально развитые андроцей и гинецей. Отмечены также различные морфозы листа: асимметрии, превращения усиков в листовые пластинки и пр. (рис. 4).

Проведенный нами тест на исследование фертильности пыльцы растений семенного поколения показал значимое снижение данного параметра до 50% против 78% в контроле ( $t\varphi = 3.93 > 1.98$ ). Снижение фертильности было связано с увеличением частоты аномально проросших пыльцевых зерен – прорастанием пыльцы не с одного места пыльцевого зерна, а сразу – с двух–трех. В норме пыльцевые зерна гороха являются однопоровыми, подобные отклонения также можно отнести к морфозам [19].

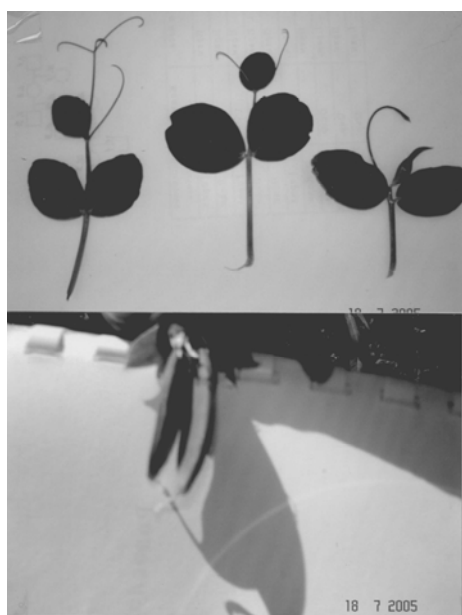


Рис. 4. Морфозы листьев и фасциации бобов у гороха



Рис. 5. Фасциации цветоносов у дельфиниума

Наблюдались задержки цветения, отмеченные в течение всех трех лет у *топинамбура* (до 1 месяца), *гладиолусов* и *адониса летнего* (до двух недель), задержки образования у них же клубней и луковиц.

Помимо приведенных выше морфозов у растений, подвергавшихся обработкам штаммами силикатных бактерий, мы наблюдали образование разных типов фасциаций (рис. 4, 5). В наших опытах фасциации представляли из себя дубликации частей того или иного органа – цветоноса, побега, плода. Фасциации побегов обычно дихотомически ветвились.

Этот тип морфозов возникал уже в «нулевом» поколении, т. е. на первом году обработок. Частота встречаемости фасциаций варьировала в зависимости от вида растения и вида фасциаций: 1–5% у календулы, 3–5% у *Delphinium*, 5–8% у земляники, 4–5% у космеи (у космеи только под действием штамма *V. tucilaginosus KU5*). У дикорастущей адвентивной *попыни Сиверса* фасциации возникали лишь при обработках 100%-ной культурой.

У гречихи посевной (с. Казанская крупнозерная, Каракитянка) наблюдали наличие трех типов фасциаций: узлов, междоузлий и семян. Наиболее часто отмечали фасциации узлов (до 42%, табл. 1). При данном типе фасциаций вместо одного листа, выходящего с узла растения, наблюдали два супротивно расположенных листа, с пазух которых позже вырастали генеративные побеги. Фасциации междоузлий представляли собой дубликации части стебля, находящиеся между двумя соседними узлами (до 44%). Наблюдаемая нами многогранность семян – шесть – восемь граней вместо трех – также была отнесена к морфозам (до 1.2% семян в опыте). Данный морфоз вызван увеличением числа плодолистиков цветка.

Табл. 1

Доля растений с фасциациями узлов и междоузлий, морфозами семян (%) в семенном потомстве гречихи урожая 1998 г.

Фасциации	<i>B. oligonitrophilus</i> KU1	<i>B. mucilagi-nosus</i> KU5	<i>B. mucilagi-nosus</i> KU6	Контроль
узлов	24	42	34	9
<i>tφ</i>	2.05*	4*	2.45*	
м/узлий	6	10	44	4
<i>tφ</i>	0.45	1.2	5.25*	
семян	3.1	8.1	2.8	1.4
<i>tφ</i>	1.06	3.06*	0.97	

Примечания: объем выборки 50 растений, 150 семян, *tφ* - значение критерия Стьюдента (с применением  $\varphi$ -преобразования частот), значимые отличия ( $t\varphi > 1.98$  при  $\alpha = 0.05$ ) отмечены звездочкой.

### 3. Обсуждение

Морфозы в природных популяциях растений, как и в сортопопуляциях – явление достаточно редкое. Наиболее часто, по нашим наблюдениям, встречаются отклонения в структуре сложных листьев и фасциации (дубликации) у некоторых растений. Морфозы других типов обнаруживаются с частотой порядка 0.1%. В контрольных вариантах у используемых нами растений рассматриваемые морфозы встречались в следующих случаях. Во-первых, асимметрии листьев у гороха (около 5% для сорта Адагумский). Во-вторых, 7 раз за все годы наблюдений у садовой земляники отмечались фасциированные (сдвоенные) плоды. И, наконец, фасциации у гречихи наблюдали для всех трех признаков (табл. 1). Другие типы морфозов мы наблюдали *только* в опытных вариантах, соответственно, статистические методы сравнения с контролем не применяли.

К настоящему времени получены ряд сортов, у которых фасциации закреплены генетически: гороха, лилии, целлозии. Используемые нами сорта не являлись генетически фасциированными и возникшие сходные фенотипы являются фенокопиями мутаций фасциирования.

Согласно обсуждаемой концепции эпигенеза, активное действие бактерий на растения может рассматриваться как дестабилизирующий онтогенез фактор, что и проявляется в виде неспецифических фенотипов (*морфозов*). О том, что эти изменения являются именно морфозами, свидетельствует, во-первых, зависимость проявления от длительности воздействия, во-вторых, проявление фенотипов в ряду поколений и, в-третьих, высокие частоты их встречаемости.

Весьма существенным представляется то, что у представителей разных семейств, по существу, реализуется сходный тип морфозов: «атавистические варианты», фасциации вегетативных и генеративных частей, ахронии (табл. 2). Это наводит на мысль, что независимо от конкретного видового генофонда, данные воздействия затрагивают некие базовые онтогенетические события и вызывают формирование ряда новых фенотипических состояний, связанных именно с изменением характера регуляции в системе онтогенеза (т. е. эпигенетические изменения, морфозы), а не появлением новых аллельных состояний генов.

Табл. 2

Наблюдаемые типы морфозов на растениях

Растения	Фасциации	Атавизмы	Ахронии
<i>Cosmos bipinnatus</i>	цветоносов	цветков	
<i>Calendula officinalis</i>	цветоносов	цветков	
<i>Plantago major</i>		прицветники	
<i>Fragaria magna</i>	цветоносов, плодов	андроцей	зацветание, созревание
<i>Ribes nigrum</i>	стеблевые		
<i>Malus sp.</i>	стеблевые		
<i>Helianter sp.</i>			зацветание
<i>Iridaceae</i>			зацветание
<i>Adonis aestivalis</i>			зацветание
<i>Cucurbitaceae</i>	цветоносов		
<i>Liliaceae</i>	цветоносов		
<i>Artemisia sieversiana</i>	стеблевые		
<i>Pisum. sativum</i>	бобов	цветков	
<i>Delphinium sp.</i>	цветоносов		

К сожалению, остаются невыясненными индукторы указанных выше морфозов. Вероятно, что подобной активностью обладает комплекс биологически активных веществ, выделяемых нативными штаммами исследованных бактерий в процессе роста в зоне ризоплана. Нами показано выделение штаммами изучаемых бацилл в среду таких веществ, как тимина и никотиновой кислоты [5].

Изучаемые нами штаммы способны разрушать такие силикат-содержащие минералы, как микроклин и ортоклаз, переводя часть кремния в растворимую форму [20]. Предполагается, что индукция морфозов может быть связана со способностью бацилл переводить часть ионов кремния в биологически активное состояние. Усиление метаболизма кремния может приводить к активному включению его в ДНК хромосом, что, согласно гипотезе «ювенилизации генома», будет приводить к задержкам общего или частного развития, проявляясь в ахрониях или атавизмах [5, 20].

Еще одним интересным свойством обнаруженных морфозов явилась их передача в ряду семенных поколений, с постепенным затуханием проявления в последующих поколениях. Возможность такой передачи динамических – эпигенетических – состояний признается, как мы уже упоминали, рядом авторов (например, А. Klar): «Эпигенетическое наследование через зародышевый путь – не такая уж редкость... На мой взгляд, ... мы обнаружили лишь верхушку айсберга. Такие мейотически наследуемые эпигенетические состояния вероятно превалируют и важны для развития, видообразования и для поддержания целостности генома...» [13].

Наиболее отзывчивой к действию применяемых нами штаммов оказалась космея (*Cosmos bipinnatus*). Все типы морфозов индуцировались у космеи с достаточно высокой частотой и, в отличие от других растений (например, календулы), на частоте морфозов погодно-климатические факторы практически не сказывались. На примере космеи было выявлено несколько феноменов ин-





Рис. 6. Нормальный краевой цветок космеи

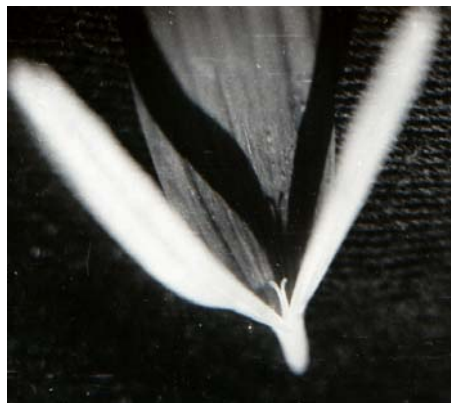


Рис. 7. Краевой цветок с дополнительными образованиями



Рис. 8. Корзинка космеи с воронковидными краевыми цветками

дукции морфозов в ряду поколений при семенном размножении. **Первый** – увеличение частоты встречаемости морфозов от поколения к поколению при сохранении бактериальных обработок в выборках (10% – 40% – 90%). **Второй** – усиление в поколениях проявления морфоза: от цветков с дополнительными лепестковидными образованиями после одного сезона обработок (рис. 7) до появления фасцированных цветков (рис. 2) после двух сезонов обработок и воронковидных цветков после трех сезонов (рис. 8).

**Третий** – продолжение проявления морфозов в течение нескольких поколений, т. е. наследования с постепенным возвращением к норме при снятии бактериальных обработок. При этом отмечено, что более поздно появляющиеся морфозы (воронковидные цветы) исчезают первыми, а появляющиеся ранее других (дополнительные лепестки) – последними.

После одного сезона обработок краевые цветки с дополнительными лепестками (рис. 7) исчезают из популяции в течение двух поколений (10% – 4% – 1% – 0%) при отсутствии повторных бактериальных обработок. После двух сезонов обработок появляются формы, как на рис. 1, составляющие около половины всех вариантов цветов с морфозами. После трех сезонов обработок в популяции появляются наиболее сильно измененные формы (рис. 2, 8). Возвраща-

щение к норме происходит в этом случае через ряд промежуточных форм (рис. 7), причем эти формы могут появляться в популяции с частотой около 1% в течение 5 поколений после прекращения бактериальных обработок.

В заключение отметим, что при обработке зерновых, овощных и плодово-ягодных сортов разбавленными культурами бактерий ( $0.005 \text{ л/м}^2$ ) индукцию морфозов, как правило, не наблюдали. Однако проявлялся иной эффект – снижение аллергенной активности у обрабатываемых сортов [18]. Гипосенсибилизацию наблюдали при проведении ряда стандартных аллергологических тестов в совместном с кафедрой детской аллергологии КГМА (заведующая кафедрой, профессор А.М. Потемкина) исследовании. Мы не знаем, являются ли эти эффекты дозо-зависимыми сторонами процесса формирования фенотипа, или же процессами независимыми, индуцируемыми разными концентрациями разных биологически-активных веществ.

Авторы выражают признательность заведующему кафедрой ботаники А.П. Ситникову за помощь, оказанную им в выявлении и классификации обнаруженных морфозов. Авторы благодарят доценту кафедры микробиологии Н.И. Захарову за помощь, оказанную при идентификации бактериальных штаммов.

### Summary

*G.Yu. Polozov, S.V. Malkov, B.I. Barabanshikov.* Morphosis induction of wild and cultural plants.

Saks incorporated the term «morphosis» in 1880. The phenotype changes into ontogenesis under «morphosis» were understood. Plant morphosises, induction by bacteria inoculation in our working are considered. We look out a lot of kind of morphosises in our work. The possible reasons of the arising these morphosises are discussed. The morphosises transmission over a number of generations by sex reproduction in the plants has been shown.

### Литература

1. *Benhamon N., Klopper S.W., Quadthallman A., Tusun S.* Induction of defence-related ultrastructural modifications in pea root tissues inoculated with endophytic bacteria // *Plant Physiol.* – 1996. – V. 112, No 3. – P. 919–929.
2. *Asaka D., Shoda M.* Biocontrol of *Rhizoctonia solani* damping-off of tomato with *B. subtilis* RB14 // *Appl. Env. Microb.* – 1996. – V. 62, No 11. – P. 392–400.
3. *Мишустин Е.Н., Емцев В.Т.* Микробиология. – М.: Агропромиздат, 1987. – 368 с.
4. *Базилинская М.В.* Ассоциативная азотофиксация злаковыми культурами. – М.: ВНИИТЭИ агропромизд., 1988. – 45 с.
5. *Малков С.В., Барабанчиков Б.И., Ситников А.П., Полозов Г.Ю.* Возникновение атавизмов и фасциаций у растений под действием силикатразрушающих бактерий. – Казань: Казан. гос. ун-т, 1997. – 12 с. – Деп. в ВИНТИ 26.06.97. – № 2077-В97.
6. *Waddington C.H.* The evolution on the evolushionist. – Edinburgh: Edinburgh Univ. Press, 1975. – 328 p.
7. *Чураев Р.Н.* Прикладные аспекты концепции эпигенов // *Журн. общ. биол.* – 1982. – Т. 43, № 1. – С. 79–87.

8. *Ванюшин Б.Ф.* Материализация эпигенетики, или небольшие изменения с большими последствиями // *Химия и Жизнь*. – 2004. – № 2. – С. 32–37.
9. *Холлидей Р.* Эпигенетическая наследственность // *В мире науки*. – 1989. – № 8. – С. 30–38.
10. *Чураев Р.Н.* Об одной неканонической теории наследственности // *Совр. концепции эволюц. генетики*. – Новосибирск, 2000. – С. 22–32.
11. *Городницкий Д.Л.* Две теории биологической эволюции. – Саратов: Изд-во «Научная книга», 2002. – 159 с.
12. *Голубовский М.Д.* Век генетики: эволюция идей и понятий. – СПб.: Борей Арт, 2000. – 262 с.
13. *Klar A.* Propagating epigenetic states through meiosis where Mendel's gene is more than moiety // *Trends in Genet.* – 1998. – V. 14, No 8. – P. 299–301.
14. *Landman O.E.* The inheritance of acquired characteristics // *Ann. Rev. Genet.* – 1991. – V. 25. – P. 1–20.
15. *Шавров Л.А.* Фасциации у растений // *Бюлл. Г.Б.С.* – 1961. – № 41. – С. 58–66.
16. *Hasan O., Reid J.B.* Reduction of generation time in *Eucalyptus globulus* // *Plant Growth Regul.* – 1995. – V. 17, No 1. – P. 53–60.
17. *Гурский А.В., Остапович Л.Ф., Соколов Ю.Л.* Влияние УФ-радиации на высшие растения. – М.: Изд-во Ин-та. Атом. Энергии. – 1961. – 20 с.
18. *Малков С.В., Полозов Г.Ю., Захарова Н.Г., Барабанчиков Б.И.* Снижение аллергенной активности растений // *Вестник РАСХН*. – 2004. – № 1. – С. 63–64.
19. *Сладков А.А.* Морфология пыльцы и спор современных растений в СССР. – М.: Изд-во МГУ, 1962. – 256 с.
20. *Полозов Г.Ю.* Силикатные бактерии: биологические свойства и гипосенсибилизирующий эффект: Дис. ... канд. биол. наук. – Казань: Казан. ун-та, 2000. – 122 с.
21. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.

Поступила в редакцию  
28.02.06

---

**Полозов Глеб Юрьевич** – кандидат биологических наук, ассистент кафедры генетики Казанского государственного университета.

E-mail: [Gleb.Polozov@ksu.ru](mailto:Gleb.Polozov@ksu.ru)

**Малков Сергей Викторович** – кандидат биологических наук, доцент кафедры генетики Казанского государственного университета.

E-mail: [Sergei.Malkov@ksu.ru](mailto:Sergei.Malkov@ksu.ru)

**Барабанчиков Борис Иванович** – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой генетики Казанского государственного университета.

E-mail: [Boris.Barabanchikov@ksu.ru](mailto:Boris.Barabanchikov@ksu.ru)