

УДК 575.825:582.28

МЕХАНИЗМЫ И СПОСОБЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ

М.М. Левитин

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Рассматриваются основные механизмы видообразования у грибов: мутационный процесс, генетическая рекомбинация при гибридизации, интеграция транспозонов в отдельные локусы генома и горизонтального переноса генов. Обсуждаются способы видообразования – аллопатрическое и симпатрическое. Приводятся примеры аллопатрического видообразования у грибов р. *Fusarium* и симпатрического видообразования у грибов р. *Pyrenophora* и *Cochliobolus*. Показано появление новых видов за счет расхождения по трофическим нишам. Рассматривается влияние органотропной специализации паразитов на процесс видообразования.

Ключевые слова: мутации, рекомбинация, транспозоны, аллопатрия, симпатрия.

Видообразование – процесс, приводящий к расщеплению одного вида на несколько видов, то есть к увеличению числа видов [Майр, 1974]. Эта проблема издавна интересовала многих биологов. В 18 веке и в начале 19 века происходила оживленная полемика о константности вида, при этом отсутствовали методы, позволяющие экспериментально подтверждать ту или иную концепцию. В то же время появилось представление об изменчивости видов и о возможности происхождения новых видов из старых. Открытым оставался вопрос о механизмах возникновения новых видов. В отношении грибов он был впервые поднят основателем отечественной микологии А.А. Ячевским. В 1927 г. была опубликована работа А.А. Ячевского «К вопросу о видообразовании у грибов». В этой статье впервые детально рассматривается мутационный процесс как один из возможных механизмов видообразования. Впервые А.А. Ячевский обобщает известную в то время литературу по мутационной изменчивости грибов, детально останавливаясь на различных типах мутаций. Мутационные изменения подразделяются А.А. Ячевским на две группы: морфологическая, при которой резко меняются морфологические признаки, и физиологическая, характеризующаяся изменением физиологических свойств грибов. В те годы у многих грибов были

описаны морфологические мутанты, различающиеся по цвету колоний и конидий, пигментации и другим свойствам. При этом стабильность признаков у некоторых мутантов сохранялась в достаточно большом количестве поколений. Особое внимание А.А. Ячевский уделяет субстратным мутациям, поскольку они определяют взаимоотношения между паразитом и питающим растением. Он приводит примеры, когда строго приуроченные к определенному питающему растению паразиты внезапно переходят на другое растение. Под влиянием нового субстрата будут накапливаться морфологические отличия, что, в конечном счете, приведет к обособлению нового вида. Один из примеров – вид пыльной головни, собранный Н.И. Вавиловым в Туркестане на дикой ржи. Образец был послан А.А. Ячевскому, который нашел незначительные, но отчетливые морфологические отличия от близкого вида *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr). Новый вид был назван *Ustilago Vavilovi* Jacz. Спорами этого вида не удалось заразить пшеницу, следовательно, считает А.А., «мы имеем дальнейшую стадию обособления, именно явно выраженную специализацию и приобретение новых морфологических признаков, то есть полное выделение вида».

В последующие годы различные типы мутаций были

описаны у многих грибов (Левитин, Федорова, 1972). Спектр мутаций значительно расширился. Были выявлены биохимические мутанты, которые характеризовались измененными потребностями в определенных факторах роста [Btadle, Tatum, 1945], мутанты с измененной вирулентностью [Bailey, 1950], мутанты с измененной чувствительностью к химическим и физическим факторам [Morgan, 1952] и др. Мутационный процесс приводит к высокому уровню разнообразия в природных популяциях, создает исходный материал для эволюционных изменений.

Другой механизмом образования новых видов, по мнению А.А. Ячевского, – появление гибридных форм. В те годы были выполнены крупные работы по гибридизации и анализу расщепления ряда сумчатых и базидиальных грибов. В. Гольдшмидт [Goldschmidt, 1928] проводит скрещивания головневых грибов, М.Ньютон с соавторами – ржавчинных [Newton et al., 1930], Г. В. Кейтт [Keitt, 1952] – сумчатых. Все последующие исследования по гибридизации фитопатогенных грибов действительно показали, что генетическая рекомбинация при гибридизации приводит к различным изменениям в геноме грибов и служит источником появления новых форм и рас.

В 30 – 40-е годы XX века Х.Н. Хансен и Р.Е. Смит [Hansen, Smith, 1932; Hansen, 1942] впервые описали у гриба *Botrytis cinerea* Pers. явление гетерокариоза – существование в вегетативных клетках генетически различных ядер. В 50-е годы было обнаружено образование у гетерокарионов гетерозиготных диплоидов, которые в процессе митозов могут осуществлять рекомбинацию. Это явление было названо парасексуальным процессом [Pontecorvo, 1959]. Показано, что в процессе митотической рекомбинации могут выплываться сегреганты с новыми свойствами.

Прошли годы, сменилось столетие. За это время были сделаны крупнейшие открытия в биологии, разработаны уникальные методы исследований. Проблема видообразования стала рассматриваться с учетом последних достижений биологической науки. Но она по-прежнему осталась сложной для биологов – эволюционистов. Обусловлено это разнообразием жизненных циклов, различиями в ядерном статусе, миграционными возможностями, наличием полового или бесполого размножения. Несомненно, этот процесс в первую очередь будет зависеть от биологических особенностей исходного вида. У видов, размножающихся половым путем, в основе видообразования будут лежать рекомбинативные процессы и репродуктивная изоляция. У агамных видов видообразование отличается от организмов, имеющих в жизненном цикле половой процесс. Нет никакой рекомбинации, и селективное давление на один ген имеет такой же эффект как на целый геном. Любая новая аллель, позволяющая адаптироваться в новой нише, может таким образом дать начало новому виду. Асексуальным организмом проще формировать дискретные разновидности.

В 1951 году были открыты мобильные генетические элементы – транспозоны. Это последовательности ДНК, способные перемещаться по геному, интегрироваться в отдельные локусы генома и приводить к различным хромосомным перестройкам. Если в результате хромосомных перестроек часть популяции становится репродуктивно изолированной, то дальше естественный отбор отсекает новую разновидность, что в дальнейшем может привести к возникновению нового вида гриба. Транспозоны сейчас описаны у многих видов грибов [Шнырева, 2003]. По мнению французской исследовательницы Татьяны Гиraud, в защите ге-

нома от транспозонов и сохранению, тем самым, геномной целостности микроорганизма важную роль играют эпигенетические механизмы, способствующие изоляции грибных популяций [Giraud et al., 2008].

Еще одним недавно открытым механизмом видообразования является горизонтальный перенос генов [Шестаков, 2009]. Суть этого явления заключается в том, что в геноме реципиента и донора обнаруживается ген, отсутствующий у близкородственных организмов. Перенос генов может осуществляться при физическом контакте клеток, при анастомозах, переноситься транспозонами и вирусами. В основном сведения о нем имеются для прокариотических организмов, но недавно появились работы, в которых демонстрируется горизонтальный перенос генов между видами и родами грибов. Известны примеры, когда непатогенные виды грибов становились патогенными в результате переноса генов, кодирующих синтез токсинов. Так, хозяино-специфичный токсин Tox A гриба *Stagonospora nodorum* (Berk.) E. Castell. & Germano в результате горизонтального переноса гена оказался в геноме гриба *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler, что вызвало сильнейшее поражение культурных сортов пшеницы. Один из штаммов *Trichoderma reesei* E.G. Simmons приобрел при горизонтальном переносе генов кластер транскрибируемых генов, ответственных за ассимиляцию нитратов. Известно о включении в геном *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen некоторых бактериальных генов. В лабораторных условиях был осуществлен перенос хромосом между вегетативно несовместимыми биотипами *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc., Кластер генов, контролирующей ассимиляцию нитратов, был перенесен сначала от *Oomycota* к *Ascomycota* и *Basidiomycota*, затем от базидиомицета к аскомицету *T. reesei*, находящемуся в другой нише.

Китайские исследователи [Xie et al., 2008] продемонстрировали горизонтальный перенос рибосомальных генов между видами *Thanatephorus cucumeris* (A.B. Frank) Donk и *Ceratobasidium oryzae-sativae* P.S. Gunnell & R.K. Webster, выделенных из риса. Виды *Th. cucumeris* и *C. oryzae-sativae* были вегетативно несовместимы. Между ними не удалось получить анастомозы. Однако, паразитируя на одном хозяине, они подвергаются действию энзимов хозяина на клетки патогенов, в результате преодолевается вегетативная несовместимость и гифы сливаются. После этого происходит горизонтальный перенос генов между разными родами грибов. Доказательством тому является тот факт, что гибрид имел 4 типа рибосомальных ДНК: по одному от каждого вида и 2 химерных. Присутствие химерных форм указывает, что межвидовой гибрид не только содержит ядра родительских видов, но имеет место слияние ядер и митотическая рекомбинация.

Горизонтальный перенос генов является важнейшим источником быстрого приобретения и возникновения новых генов, способных привести к крупным перестройкам генома, к расширению его адаптационного потенциала, что, в конечном итоге, приведет к появлению новых разновидностей или видов. Приобретение “чужих” генов может существенно повлиять на фенотип организма, на его адаптационные возможности и дать начало новой субпопуляции, которая способна вытеснить предсуществующий вид. Горизонтальный перенос генов способствует ускорению эволюционного процесса по сравнению с мутационными изменениями или внутригеномными перестройками.

Все эти механизмы будут функционировать независимо от способа видообразования. Одним из способов видообразования, самым распространенным и наиболее изученным, является географическое или аллопатрическое видообразование. Аллопатрическое видообразование связано с пространственной изоляцией вида. Популяции должны генетически дифференцироваться, тогда между популяциями будут накапливаться генетические различия.

Вслед за географической изоляцией происходит многоступенчатый процесс видообразования. Схема такого видообразования, по-видимому, следующая: географическая изоляция популяций → возникновение большого числа мутаций → дивергенция признаков → изменение генофонда популяции → репродуктивная изоляция → образование нового вида. Известный вид *Fusarium graminearum* Schwabe – возбудитель фузариоза колоса зерновых культур. Вид встречается на многих континентах чаще всего в виде географически изолированных популяций. Нами был проведен анализ полиморфизма морфологических, физиолого-биохимических и молекулярно-генетических признаков среди клонов европейской и азиатской популяций гриба [Gagkaeva, Levitin, 1997]. Азиатская популяция оказалась более гетерогенной по сравнению с европейской. Результаты анализа позволили прийти к выводу, что это две пространственно разобщенные популяции. Мультилокусный молекулярный анализ штаммов различного географического происхождения, проведенный зарубежными исследователями, выявил филогенетически различающиеся линии, группирующиеся в кластеры в соответствии с их географическим происхождением: южно-американский, центрально-американский, азиатский, европейский [O'Donnell et al., 2000, 2004]. В настоящее время 15 филогенетических линий получили ранг видов, вместе составляющих комплекс видов "F. graminearum species complex": *F. austroamericanum* T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell, *F. meridionale* T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell, *F. boothii* O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser, *F. mesoamericanum* T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell, *F. acaciae-mearnsii* O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser, *F. asiaticum* O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser, *F. graminearum sensu stricto*, *F. cortaderiae* O'Donnell, T. Aoki, Kistler et Geiser, *F. brasiliicum* T. Aoki, Kistler, Geiser et O'Donnell, *F. vorosii* B. Tóth, Varga, Starkey, O'Donnell, H. Suga et T. Aoki, *F. gerlachii* T. Aoki, Starkey, L.R. Gale, Kistler et O'Donnell, *F. ussuriianum* T. Aoki, Gagkaeva, Yli-Mattila, Kistler et O'Donnell, *F. aethiopicum* O'Donnell, Aberra, Kistler et T. Aoki, *F. nepalense* T. Aoki, Carter, Nicholson, Kistler et O'Donnell, *F. louisianense* Gale, Kistler, O'Donnell et T. Aoki.

Другим способом является симпатрическое видообразование, когда новый вид возникает в пределах ареала исходного вида, то есть без географической изоляции. По мнению Ю.Т.Дьякова [2008] симпатрическое видообразование у грибов встречается гораздо чаще, чем у высших эукариот. Факторы, обуславливающие симпатрическое видообразование у грибов самые разнообразные [Дьяков, Лекомцева, 1984]. Схема такого видообразования, возможно, следующая: вегетативная несоместимость → возникновение репродуктивной изоляции внутри единой популяции → устойчивые изменения генотипического состава → фрагментация популяции на отдельные субпопуляции → образование внутривидовых форм → естественный отбор и возникновение нового вида. Примером симпатрического видообразования могут служить исследования, выполненные еще в 70-е годы совместно с О.С.Афанасенко. Анализ

выборки клонов гриба *Pyrenophora teres* Drechsler с различных точек в пределах Ленинградской области показал, что популяция возбудителя сетчатой пятнистости ячменя состоит из массы отдельных локальных субпопуляций, различающихся по частоте встречаемости клонов вирулентных к набору сортов ячменя [Левитин, Афанасенко, 1980]. Причиной возникновения узколокальных популяций *P. teres* является слабая миграционная подвижность конидий. Они могут распространяться в горизонтальном направлении не далее 15 – 20 м от источника инфекции.

В последующих исследованиях был проведен молекулярный анализ выборки клонов, выделенных с листьев одного и того же сорта ячменя в пос. Рождествено Ленинградской области и г. Йокиойнен (Финляндия), отстоящих друг от друга на расстоянии 600 км. Коэффициент генетической дифференциации между популяциями составил 0.649, что свидетельствует о существенной генетической дивергенции между ними [Serenius et al., 2005]. Образование узколокальных популяций у гриба *P. teres* привело к ограничению генетического обмена между ними, и повысилась, тем самым, вероятность образования внутривидовых форм. И действительно, вид *P. teres* разделился на 2 формы: *f. teres* и *f. maculata*. Недавно появилось сообщение сотрудников ВИЗР [Михайлова и др., 2010] о поражении листьев пшеницы этим грибом. Установлено, что длина конидий и число клеток на конидию у «ячменных» изолятов достоверно меньше, чем у изолятов, выделенных из пшеницы. В результате генотипирования изолятов с ячменя и пшеницы были обнаружены различия по частотам отдельных аллелей. Авторы приходят к выводу о начале процесса генетической и физиологической специализации гриба *P. teres* в качестве нового патогена пшеницы.

Видообразование может быть вызвано расхождением по растениям-хозяевам. Ранее было известно, что возбудителем альтернариоза томата является гриб *Alternaria solani* Sorauer. Однако в 2000 г. американский миколог Е.Г. Симмонс описал на томатах новый вид *A. tomatophila*. Е.Г. Simmons. Сотрудница ВИЗР А.С. Орина провела молекулярный анализ большого количества изолятов разного географического происхождения, выделенных с картофеля и томатов и сравнила их с изолятом Е.Г.Симмонса. По молекулярным маркерам они разделились на 2 больших кластера. Один из кластеров полностью состоял из изолятов, выделенных с картофеля, другой представлен изолятами с томата. Можно предположить, что эти два кластера представлены разными видами: картофельным *A. solani* и томатным – *A. tomatophila* [Орина, 2011; Ганнибал, Орина, 2013]. Вполне вероятно, что при выращивании картофеля поблизости от томата происходила постепенная дивергенция вида на специализированные формы, которые эволюционировали в самостоятельные виды. В результате возник вид *A. tomatophila*, паразитирующий на томате.

На процесс видообразования может оказывать влияние и органотропная специализация гриба. Нами была проанализирована структура популяций гриба *F. graminearum*, формирующихся на корневой системе и колосе озимой пшеницы [Левитин, Гагкаяева, 1991]. Сравнивали морфолого-культуральные признаки, разнообразие популяций по электрофоретическим спектрам ферментов и агрессивности. Показатели сходства морфофенов и электрофоретических спектров ферментов в популяциях с колосковых чешуй и корней оказались низкими. Популяция с колосковых чешуй значительно превосходила по агрессивности

популяцию с корневой системы. Можно предположить, что органотропная специализация привела к изоляции субпопуляций паразита, что в дальнейшем может привести к формированию новых разновидностей гриба.

Известно, что гриб *Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.) Drechsler ex Dastur вызывает корневую гниль и темно-бурую пятнистость листьев ячменя и пшеницы. Исследования, выполненные Н.В.Мироненко и С.А.Булатом [Mironenko, Bulat, 2001] с популяциями *C. sativus*, изолированными с разных растений-хозяев, показали более высокую изменчивость по структуре генома «ячменных» популяций, чем «пшеничных». Выборки клонов, выделенных из пшеницы, достоверно отличались от «ячменных» изолятов, в то время как не выявлено различий между клонами в популяции одного происхождения. Высказано предположение, что полиморфизм популяции *C. sativus* обусловлен дивергенцией

вида на молекулярном уровне. В последующих исследованиях показано [Мироненко, Сердюк, 2005], что «ячменные» изоляты более агрессивны к ячменю, «пшеничные» – к пшенице. Возможно, на пшенице появилась новая разновидность *C. sativus*, приуроченная к поражению пшеницы.

Процесс образования новых видов и внутривидовых форм составляет единую цепь эволюционных преобразований. В этой цепи немаловажную роль будут играть генетические механизмы, присущие грибам (парасексуальный процесс, вегетативная несовместимость и др.), а также естественный отбор, дрейф генов, влияние растения – хозяина, приспособление популяции к условиям среды. Исследования в этом направлении на фитопатогенных грибах крайне необходимы. Эта проблема важна в целом для защиты и карантина растений, для сохранения биоразнообразия и экосистем.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 14-26-00067).

Plant Protection News, 2015, 2(84), p. 20 – 24

MECHANISMS AND WAYS OF SPECIATION OF PHYTOPATHOGENIC FUNGI

M.M. Levitin

All-Russian Institute of Plant Protection, St Petersburg

The main mechanisms of speciation fungi are considered: mutational process, a genetic recombination by hybridization, integration of transposons into separate loci of a genome and horizontal transfer of genes. Ways of speciation – allopatric and sympatric are discussed. Examples of allopatric speciation of *Fusarium* fungi and sympatric speciation of *Pyrenophora* are given. The emergence a new species as a result of a divergence on trophic niches is shown. Influence of organotrophic specialization of parasites on speciation process is considered.

Keywords: mutations; recombination; transposons; allopatry; sympatry.

Библиографический список (References)

- Ганнибал Ф.Б., Орина А.С. Характеристика патогена *Alternaria tomatophila*, ранее не идентифицированного в России // Микология и фитопатология. 2013. Т.47. №1. С. 51 – 55.
- Дьяков Ю.Т. Грибы: индивидуумы, популяции, видообразование. Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 1. С. 10 – 18.
- Дьяков Ю.Т., Лecomтцева С.Н. О симпатрическом видообразовании у грибов // Биологические науки. 1984. № 11. С. 5 – 16.
- Левитин М.М., Афанасенко О.С. Структура популяций возбудителя сетчатой пятнистости ячменя по признаку вирулентности. III. Локальность популяций // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. № 2. С. 130–132.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Михайлова Л.А., Тернюк И.Г., Мироненко Н.В. *Pyrenophora teres* – возбудитель пятнистости листьев пшеницы // Микология и фитопатология. 2010. Т.44. № 1. С. 63 – 70.
- Шестаков С.В. Горизонтальный перенос генов у эукариот // Вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 345 – 354.
- Орина А.С. Видовой состав возбудителей альтернариоза пасленовых культур на территории России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 2011. 19 с.
- Bailey D.L. Studies in racial trends and constancy in *Cladosporium fulvum* Cooke // Canad. J. Res. 1950. Vol. 28. № 5. P. 535 – 565.
- Beadle G.W., Tatum E.L. *Neurospora*. II. Methods of producing and detecting mutations concerned with nutritional requirements // Amer. J. Bot. 1945. Vol. 32. №10. P. 678 – 686.
- Gagkaeva T., Levitin M. Composition of *Fusarium graminearum* Schwabe populations collected from different regions of Russia // In: Cereal Research Communications, Hungary, 1997. Vol. 25. № 3/2. P. 591–593.
- Giraud Tatiana, Guislaine Refrégier, Mickaël Le Gac, Damien M. de Vienne, Michael E. Hood // Speciation in fungi. Fungal Genetics and Biology. 2008. Vol. 45. № 6. P. 791–802.
- Goldschmidt V. Verebnungsversuche mit den biologischen Arten des Anthebrandes (*Ustilago violacea*). Ein Beitrag zur Frage der parasitären Spezialisierung // Z. Bot. 1928. Vol. 21. P. 1–90.
- Hansen H.N. Heterokariosis and variability // Phytopathology. 1942. Vol. 32. № 7. P. 639 – 640.
- Hansen H.N., Smith R.E. The mechanism of variation in imperfect fungi // Phytopathology. 1932. Vol. 22. № 12. P. 953 – 964.
- Keitt G.W. Inheritance of pathogenicity in *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. // Amer. Naturalist. 1952. Vol. 86. № 831. P. 373 – 390.
- Mironenko N.V., Bulat S.A. Genetic structure of *Cochliobolus sativus* (*Bipolaris sorokiniana*) populations isolated from different hosts as revealed by UP-PCR (RAPD-like) technique // J. of Russian Phytopathol. Society. 2001. Vol. 2. № 1. P. 25 – 30.
- Morgan O.D. Some effects of eight fungicides on growth of *Sclerotinia fructicola*, *Glomerella cingulata* and *Penicillium expansum* // Phytopathology. 1952. Vol. 42. № 9. P. 471.
- O'Donnell K., Kistler H.C., Tacke B.K., Casper H.H. Gene genealogies reveal global phylogeographic structure and reproductive isolation among lineages of *Fusarium graminearum*, the fungus causing wheat scab // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2000. Vol. 97. P. 7905 – 7910.
- O'Donnell K., Ward T. J., Geiser D.M., Kistler H.C., Aoki T. Genealogical concordance between mating type locus and seven other nuclear genes support formal recognition of nine phylogenetically distinct species within the *Fusarium graminearum* clade // Fungal Genet. Biol. 2004. Vol. 41. P. 600 – 623.
- Xie JI., Fu Y., Jiang D., Li G., Huang J., Li B., Hsiang T., Peng Y. Intergeneric transfer of ribosomal genes between two fungi // BMC Evol. Biol. 2008. Vol. 8. P. 87.

Translation of Russian References

- Gannibal Ph.B., Orina A.S. Characterization of a tomato pathogen *Alternaria tomatophila*, previously unidentified in Russia // Mycol. and Phytopatol. 2013. Vol. 47. № 1. P. 51–55.
- Diakov Yu. T. Fungi: individuals, populations, and speciation // Journal of General Biology. 2008. Vol. 69. № 1. P. 10 – 18.
- Diakov Yu. T., Lecomtseva S.N. About sympatric speciation in fungi. Biol. Sci. 1984. № 11. P. 5 – 16.
- Levitin M.M., Afanasenko O.S. Structure of virulency populations of pathogen caused net blotch of barley. III. Locality of populations // Mycol. and Phytopatol. 1980. Vol. 14. № 2. P. 130 – 132.
- Mayr E. Populations, species and evolution. M.: Mir. 1974. 460 p.

Mikhailova L. A., Ternuk I.G., Mironenko N. V. *Pyrenophora teres* – wheat leaf spot causal agent. Mycol. and Phytopatol. 2010. Vol. 44. N 1. P. 63–70.
Shestakov S.V. Horizontal transfer of genes in eukaryote. Vestnik VOGiS. 2009. Vol.13. N 2. P. 345 – 354.

Orina A.S. *Alternaria* species on Solanaceae in Russia. Ph.D dissertation. Saint Petersburg. 2011. 19 p.

Сведения об авторе

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608
Санкт-Петербург-Пушкин, Российская Федерация

Левитин Марк Михайлович. Главный научный сотрудник,
доктор биологических наук, профессор, академик РАН
e-mail: mark_levitin@rambler.ru

Information about the author

All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo shosse, 3, 196608,
St Petersburg-Pushkin, Russian Federation

Levitin Mark Mihailovich. Principal Researcher, DSc in Biology
e-mail: mark_levitin@rambler.ru