

ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

В.Г. Зайнуллин, Е.Н. Прошкина, М.В. Шапошников, А.А. Москалев

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, г. Сыктывкар, Россия

✉ amoskalev@ib.komisc.ru

© В.Г. Зайнуллин,
Е.Н. Прошкина,
М.В. Шапошников,
А.А. Москалев, 2016

История генетических исследований в Республике Коми насчитывает почти 70 лет. Основные направления многолетних исследований посвящены изучению механизмов генетических эффектов в диапазоне малых доз ионизирующих излучений, экологической генетике, генетике продолжительности жизни и взаимосвязи механизмов устойчивости к неблагоприятным факторам с долголетием. Ключевыми достижениями являются раскрытие роли мобильных генетических элементов в формировании эффектов излучения в малых дозах, установление механизмов долголетия у долгоживущего вида летучей мыши *Myotis brandtii*, выявление роли генов репарации повреждений ДНК в контроле продолжительности жизни, анализ закономерностей изменения транскриптома при действии широкого спектра неблагоприятных факторов.

Ключевые слова: экологическая генетика; молекулярная радиобиология; малые дозы ионизирующих излучений; генетика продолжительности жизни; устойчивость к стресс-факторам.

THE HISTORY AND CURRENT STATE OF GENETIC RESEARCH IN THE KOMI REPUBLIC V.G. Zainullin, E.N. Proshkina, M.V. Shaposhnikov, A.A. Moskalev

The history of genetic research in the Komi Republic has about 70 years. The researches were focused on elucidating the mechanisms of genetic effects in a response to low doses of ionizing radiation, genetics of lifespan, and interrelation between the mechanisms of stress resistance and longevity. The main achievements are the disclosure of the role of mobile genetic elements in the formation of the radiation effects at low doses, establishing longevity mechanisms in long-lived bat species *Myotis brandtii*, identification of the role of DNA damage repair genes in the control of lifespan, description of transcriptomic changes in response to broad spectrum of various adverse factors.

Key words: ecological genetics; molecular radiobiology; low doses of ionizing radiation; genetics of lifespan; resistance to stress factors.

История генетических исследований в Коми АССР началась по инициативе доктора биол. наук, акад. АН Белорусской ССР П.Ф. Рокицкого. Проф. П.Ф. Рокицкий – крупный генетик, ученик академика Н.К. Кольцова, автор учебников по генетике, вариационной статистике в биологии был принят на работу в Коми филиал АН СССР в 1949 г. В 1950–71 г. был изучен генетический потенциал разводимых в Коми АССР пород сельскохозяйственных животных, прослежено влияние различных типов скрещивания на продуктивные качества помесей. В 1971 г. в Институте биологии Коми филиала АН СССР

создается лаборатория экологии и генетики животных, в которой были развернуты работы по изучению генетической изменчивости биохимических признаков у сельскохозяйственных животных и по определению роли этой изменчивости в эволюции пород. Ученик П.Ф. Рокицкого, П.Н. Шубин активно развивал исследования генетики северного оленя и лососевидных рыб (Шубин, Котельников, 1965; Шубин, Ефимцева, 1988). Под его руководством в 1970 г. была создана лаборатория экологии и генетики животных для изучения генетических закономерностей фор-



Рис. 1. Отдел животноводства и зоологии Коми филиала АН СССР. Слева направо – сидят: А.Н. Романов, В.И. Маслов, А. Ларева, Л.Н. Соловкина, проф. П.Ф. Рокицкий (заведующий), П.Н. Шубин, Г.Н. Урнев; стоят: Э.И. Попова, К.И. Маслова, В.В. Турьева, О.С. Зверева, Е.Н. Кучина. 1956 г.

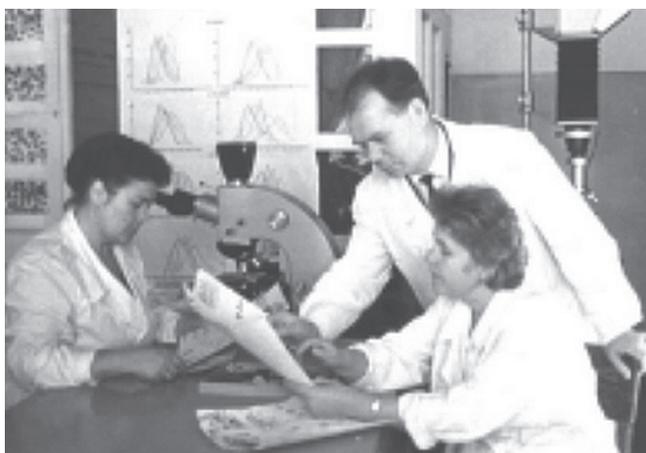


Рис. 2. Обсуждение результатов исследований. Слева направо: К.И. Маслова, П.Л. Бородкин, О.Н. Попова. 1969 г.

мирования и эволюции пород и породных групп животных в условиях Севера.

В 1990 г. в рамках Отдела радиоэкологии была организована лаборатория прикладной генетики (заведующий В.С. Никифоров) в составе В.Г. Зайнуллина, А.О. Ракина, Е.В. Степанюк, А.Г. Модяновой, Н. Можеговой, В.И. Шершуневой, П.Н. Тимофеевой. Ученые вели исследования характера генетической детерминации количественных признаков крупного рогатого скота.

Для Республики Коми характерны территории с повышенным фоном радиоактивных загрязнений естественного и техногенного происхождения. Понимая значимость радиационного фактора в определении устойчивости гено-

типа, П.Ф. Рокицкий инициировал исследования последствий облучений для флоры и фауны. Одним из первых в СССР, кто описал кариотип человека, подвергшегося облучению, был сотрудник отдела радиоэкологии П.А. Бородкин (Бородкин и др., 1967). В 1979 году на базе Института биологии было организовано Коми отделение ВОГиС, первым председателем которого был избран П.А. Бородкин. Численность отделения в этот период составляла более 30 человек, которые представляли академические учреждения, учреждения сельского хозяйства, медицинские организации.

Накопившийся опыт исследований последствий облучения в малых дозах на территории региона позволил сотрудникам отдела радиоэкологии Института биологии Коми НЦ УрО РАН принять активное участие в оценке последствий аварии на Чернобыльской АЭС для человека и биоты. Авария на Чернобыльской атомной станции однозначно определила первостепенность генетических исследований, как для целей биологической дозиметрии, так и для оценки рисков отдаленных последствий облучения в малых дозах (Зайнуллин и др., 1992; Zainullin et al., 1992; Зайнуллин, 1998).

В 1999 г. создана лаборатория радиационной генетики под руководством д.б.н. В.Г. Зайнуллина. В изучении эффектов малых доз ионизирующих излучений существует два аспекта: физический и биологический. В соответствии с физическими представлениями, механизмы взаимодействия излучения с веществом остаются неизменными во всем диапазоне доз, что в теории должно обеспечивать линейный характер доза-эффект. Второй аспект «малых доз» – биологический. В диапазоне малых доз наблюдается индукция широкого спектра биологических эффектов, которые нарушают линейную зависимость генетических эффектов от дозы облучения. Они включают в себя апоптоз, адаптивный ответ, гиперрадиочувствительность, гормезис и генетическую нестабильность. В лаборатории радиационной генетики Института биологии Коми НЦ УрО РАН было показано, что явление генетической нестабильности может быть обусловлено индукцией активности мобильных генетических элементов. В отличие от непосредственных повреждений ДНК, которые устраняются в процессе репарации или закрепляются в виде стабильных мутаций, активация мобильных генетических элементов может вести к образованию нестабильных мутаций и способствовать многократному увеличению уровней повреждений ДНК после действия облучения (Зайнуллин, Юшкова, 2012; Юшкова, Зайнуллин, 2015).

В лаборатории молекулярной радиобиологии и геронтологии разработан подход к изучению механизмов отдаленных последствий влияния малых доз ионизирующих



Рис. 3. Генетики отдела радиоэкологии Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 1996 г.



Рис. 4. Лаборатория радиационной генетики. 2005 г.

излучений, заключающийся в анализе характеристик продолжительности жизни у облученных особей с модифицированными генотипами (нокаут, сверхэкспрессия) (Москалев, 2008). Были изучены генетические механизмы радиационного гормезиса и радиоадаптации, в которых в качестве фенотипического признака анализиру-

ется продолжительность жизни (Moskalev, 2007; Moskalev et al., 2009; Moskalev et al., 2011; Moskalev et al., 2015a; Zhikrevetskaya et al., 2015). Работы лаборатории были поддержаны 4 грантами Президента Российской Федерации для молодых ученых. В 2016 г. к.б.н. Е.Н. Прошкина была удостоена Премии Президента РФ для молодых ученых.



Рис. 5. Лаборатория молекулярной радиобиологии и геронтологии занимается исследованиями в области генетики продолжительности жизни и экологической генетики (рук. д.б.н., проф. РАН Москалев А.А.). 2013 г.



Рис. 6. 25–26 марта 2008 г. в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар) прошел первый Всероссийский семинар «Генетика продолжительности жизни и старения».

Продолжительность жизни является интегральным показателем приспособленности, который в отсутствие несовместимых с жизнью внешних воздействий определяется скоростью старения организма. Наследственная составляющая продолжительности жизни составляет около 25%. Темпы старения организма определяются его

способностью эффективно отвечать на воздействие внешних факторов среды и физиологических стрессоров.

При старении происходит накопление повреждений ДНК (АП-сайты, аддукты, окисление, алкилирование, гликирование оснований и перекрестные сшивки ДНК, разрывы нитей ДНК), мутаций (транзиции G:C→A:T в CpG сайтах,



Рис. 7. I-я Международная конференция генетика продолжительности жизни и старения (Сыктывкар, Республика Коми, 12–15 апреля 2010 г.).

транслокации, анеуплоидия) и эпигенетических изменений, что является причиной нарушения экспрессии генов и деления клеток, апоптоза, и, в конечном итоге, фактором риска для возникновения возраст-зависимых заболеваний (Moskalev et al., 2013; Moskalev et al., 2014a; Velegzhaninov et al., 2015).

Одним из механизмов, потенциально влияющих на долголетие, является распознавание и репарация повреждений ДНК. С помощью системы индуцируемой сверхэкспрессии генов у дрозофил нами было показано увеличение продолжительности жизни роль при активации генов *GADD45* и *PARP-1*, участвующих в различных механизмах поддержания целостности ДНК. Повышенная активность этих генов в нервной системе плодовых мушек увеличивает медианную и максимальную продолжительность жизни на 8–102 %, не приводя к ухудшению репродуктивных способностей и двигательной активности (Plyusnina et al., 2011; Shaposhnikov et al., 2011; Moskalev et al., 2015b). Кроме того, сверхэкспрессия *GADD45* существенно повышает устойчивость дрозофил к индуктору свободных радикалов параквату, воздействию высоких температур и голодания (Moskalev et al., 2012a) и замедляет скорость возникновения возрастных нарушений в нервной системе (Vgatova et al., 2015). У человека также присутствуют гены семейства *GADD45*. Биоинформационный анализ показал участие белков *GADD45* в сигнальных путях клетки, определяющих продолжительность жизни

и возникновение возрастных заболеваний у человека (Moskalev et al., 2012b). Результаты изучения еще девяти генов дрозофилы, отвечающих за реализацию различных механизмов распознавания повреждений ДНК и ее репарации, позволили выявить ряд дополнительных потенциальных мишеней для воздействия на скорость старения. Среди них оказались гомологи *HUS1* и *CHK2*, гены эксцизионной репарации оснований и нуклеотидов (гомологи ХРС, *XPF* и АР-эндонуклазы 1), репарации двуниевых разрывов ДНК (гомологи *BRCA2*, *XRCC3*, *KU80* и *WRNexo*). В ряде случаев индуцированная сверхэкспрессия этих генов приводила к увеличению продолжительности жизни дрозофил и повышению устойчивости к повреждающим факторам различной природы, в зависимости от ткани, в которой была вызвана сверхэкспрессия, стадии развития и пола (Шилова и др., 2014а, б; Shaposhnikov et al., 2015).

С использованием селективных ингибиторов различных киназ удалось установить роль в старении и долголетия таких сигнальных каскадов как NF-κB (Moskalev, Shaposhnikov, 2011) и PI3K (Moskalev, Shaposhnikov, 2010).

Уникальные механизмы долголетия могут быть выявлены в исследованиях животных, отличающихся заметным долголетием. Например, летучая мышь *Myotis brandtii* является мельчайшим долгоживущим млекопитающим. При средней массе тела 7 г она доживает до 41 года. Расшифровка и изучение генома и транскриптомов этой летучей мыши позволили выявить потенциальный механизм,

связанный с уникальными делециями и заменами в интерфейсном домене рецепторов гормона роста и инсулиноподобного фактора роста (Seim et al., 2013).

Для выявления роли механизмов стрессоустойчивости в определении длительности жизни дрозофил были проведены полногеномные транскриптомные исследования эффектов таких воздействий в различных дозах как ионизирующие излучения, формальдегид, толуол, 2,3,7,8-тетрахлордibenзо-р-диоксин, энтомопатогенные грибки, голодание и гипотермия. Полученные данные свидетельствуют как о наличии неспецифических механизмов стресс-реакций клетки, так и стресс-специфических сигнатурах дифференциальной экспрессии генов и молекулярных путей под влиянием различных стрессовых факторов. Обнаружено, что некоторые гены, которые вовлечены в контроль продолжительности жизни дрозофил, активируются при действии неблагоприятных факторов (например, радиационно-индуцируемые *sugarbabe* и *tramtrack*), что может являться механизмом радиационного гормезиса, при котором воздействие фактора в малых дозах приводит к увеличению продолжительности жизни (Moskalev et al., 2014b; Moskalev et al., 2015a).

Таким образом, за почти 70-летний период генетических исследований в Республике Коми внесен значительный вклад в понимание механизмов эффектов ионизирующих излучений в малых дозах, генетику продолжительности жизни и роль механизмов стрессоустойчивости в долголетию.

Благодарности

Работа поддержана грантом Президиума УрО РАН №15-4-4-23.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Бородкин П.А., Беляков В.А., Гольдман И.Л. Кариологическое исследование лиц, перенесших облучение. *Генетика*. 1967;(7):119-127. Borodkin P.A., Belyakov V.A., Goldman I.L. Caryological research of individuals undergoing irradiation. *Genetika*. 1967;(7):119-127. (In Russian)
- Зайнуллин В.Г., Бородкин П.А., Черняк С.И., Скалецкий Ю.Н., Севан'каев А.В., Шевченко В.А. Результаты цитогенетического обследования лиц, принимавших участие в ликвидации аварии на Чернобыльской АЭС. *Радиобиология*. 1992;32(5):668-672. Zainullin V.G., Borodkin P.A., Cherniak S.I., Skaletskii Yu.N., Sevan'kaev A.V., Shevchenko V.A. Results of the cytogenetic examination of the people taking part in the clean-up of the accident at the Chernobyl AES. *Radiobiologiya*. 1992;32(5):668-672. (In Russian)
- Зайнуллин В.Г. Генетические эффекты хронического облучения в малых дозах ионизирующего излучения Санкт-Петербург: Наука, 1998. Zaynullin V.G. Genetic effects of chronic exposure to low doses of ionizing radiation. St. Petersburg: Science, 1998. (In Russian)
- Зайнуллин В.Г., Юшкова Е.А. Оценка радиационно-индуцированного уровня транспозиций Р-элементов в экспериментальных популяциях и лабораторных линиях *Drosophila melanogaster*. *Генетика*. 2012;48(4):561-565. Zainullin V.G., Iushkova E.A. Estimation of the levels of radiation-induced P-element transposition in *Drosophila melanogaster* experimental populations and laboratory strains. *Genetika*. 2012;48(4):561-565. (In Russian)
- Москалев А.А. Старение и гены. СПб.: Наука, 2008. Moskalev A. Aging and genes. Saint Petersburg: Nauka, 2008. (In Russian)
- Шилова Л.А., Плюснина Е.Н., Земская Н.В., Москалев А.А. Роль генов репарации ДНК в радиационно-индуцированном изменении продолжительности жизни *Drosophila melanogaster*. *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2014a;50(5):482-492. Shilova L.A., Plyusnina E.N., Zemskaja N.V., Moskalev A.A. Role of DNA repair genes in radiation-induced changes of lifespan of *Drosophila melanogaster*. *Radiatsionnaya biologiya, radioecologia*. 2014a;54(5):482-492. (In Russian)
- Шилова Л.А., Плюснина Е.Н., Москалев А.А. Влияние кондиционной повсеместной сверхэкспрессии генов репарации ДНК на устойчивость особей *Drosophila melanogaster* к действию стресс-факторов различной природы (оксидативному стрессу, тепловому шоку, голоданию). *Известия Коми НЦ УрО РАН*. 2014b;2(18):41-45. Shilova L.A., Plyusnina E.N., Moskalev A.A. Influence of conditionally ubiquitous overexpression of DNA repair genes on resistance of *Drosophila melanogaster* individuals to different stress factors (oxidative stress, heat shock, starvation). *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. 2014b;2(18):41-45. (In Russian)
- Шубин П.Н., Котельников В.М. Породное преобразование крупного рогатого скота Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1965. Shubin P.N., Kotelnikov V. Intermarry transformation of cattle in Komi ASSR. Syktyvkar: Komi knizhnoe izdatel'stvo, 1965. (In Russian)
- Шубин П.Н., Ефимцева Э.А. Биохимическая и популяционная генетика северного оленя. Ленинград: Наука: Ленингр. отд-ние, 1988. Shubin P.N., Efimtseva E.A. Biochemical and population genetics of northern deer. Leningrad: Nauka, 1988. (In Russian)
- Юшкова Е.А., Зайнуллин В.Г. Радиационно-индуцированная фрагментация ДНК в клетках соматических и генеративных тканей *Drosophila melanogaster*. *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2015;55(1):97-103. Iushkova E.A., Zainullin V.G. Radiation-induced DNA fragmentation in cells of somatic and generative tissues of *Drosophila melanogaster*. *Radiatsionnaya biologiya, radioecologia*. 2015;55(1):97-103. (In Russian). DOI: 10.7868/S0869803115010178
- Bgatova N., Dubatolova T., Omelyanchuk L., Plyusnina E., Shaposhnikov M., Moskalev A. *Gadd45* expression correlates with age dependent neurodegeneration in *Drosophila melanogaster*. *Biogerontology*. 2015;16(1):53-61. DOI: 10.1007/s10522-014-9533-0
- Moskalev A. Radiation-induced life span alteration of *Drosophila* lines with genotype differences. *Biogerontology*. 2007;8(5):499-504. DOI: 10.1007/s10522-007-9090-x
- Moskalev A., Shaposhnikov M., Turysheva E. Life span alteration after irradiation in *Drosophila melanogaster* strains with mutations of Hsf and Hsps. *Biogerontology*. 2009;10(1):3-11. DOI: 10.1007/s10522-008-9147-5
- Moskalev A., Shaposhnikov M. Pharmacological inhibition of phosphoinositide 3 and TOR kinases improves survival of *Drosophila melanogaster*. *Rejuvenation Res*. 2010;13(2-3):246-247. DOI: 10.1089/rej.2009.0903

- Moskalev A., Plyusnina E., Shaposhnikov M. Radiation hormesis and radioadaptive response in *Drosophila melanogaster* flies with different genetic backgrounds: the role of cellular stress-resistance mechanisms. *BioGerontology*. 2011;12(3):253-263. DOI: 10.1007/s10522-011-9320-0
- Moskalev A., Shaposhnikov M. Pharmacological inhibition of NF-kappaB prolongs lifespan of *Drosophila melanogaster*. *Aging (Albany NY)*. 2011;3(4):391-394. DOI: 10.18632/aging.100314
- Moskalev A., Plyusnina E., Shaposhnikov M., Shilova L., Kazachenok A., Zhavoronkov A. The role of D-GADD45 in oxidative, thermal and genotoxic stress resistance. *Cell Cycle*. 2012a;11(22):4222-4241. DOI: 10.4161/cc.22545
- Moskalev A., Smit-McBride Z., Shaposhnikov M., Plyusnina E., Zhavoronkov A., Budovsky A., Tacutu R., Fraifeld V. *Gadd45* proteins: relevance to aging, longevity and age-related pathologies. *Ageing research reviews*. 2012b;11(1):51-66. DOI: 10.1016/j.arr.2011.09.003
- Moskalev A., Shaposhnikov M., Plyusnina E., Zhavoronkov A., Budovsky A., Yanai H., Fraifeld V. The role of DNA damage and repair in aging through the prism of Koch-like criteria. *Ageing Res Rev*. 2013;12(2):661-684. DOI: 10.1016/j.arr.2012.02.001
- Moskalev A., Aliper A., Smit-McBride Z., Buzdin A., Zhavoronkov A. Genetics and epigenetics of aging and longevity. *Cell Cycle*. 2014a;13(7):1063-1077. DOI: 10.4161/cc.28433
- Moskalev A., Shaposhnikov M., Snezhkina A., Kogan V., Plyusnina E., Peregudova D., Melnikova N., Uroshlev L., Mylnikov S., Dmitriev A., Plusnin S., Fedichev P., Kudryavtseva A. Mining gene expression data for pollutants (dioxin, toluene, formaldehyde) and low dose of gamma-irradiation. *PLoS One*. 2014b;9(1):e86051. DOI: 10.1371/journal.pone.0086051
- Moskalev A., Zhikrivetskaya S., Krasnov G., Shaposhnikov M., Proshkina E., Borisoglebsky D., Danilov A., Peregudova D., Sharapova I., Dobrovolskaya E., Solovev I., Zemskaya N., Shilova L., Snezhkina A., Kudryavtseva A. A comparison of the transcriptome of *Drosophila melanogaster* in response to entomopathogenic fungus, ionizing radiation, starvation and cold shock. *BMC Genomics*. 2015a;16 Suppl 13S8. DOI: 10.1186/1471-2164-16-S13-S8
- Moskalev A., Proshkina E., Shaposhnikov M. *Gadd45* Proteins in Aging and Longevity of Mammals and *Drosophila*. In *Life Extension (A.M. Vaiserman, A.A. Moskalev, and E.G. Pasyukova ed.)*. Springer International Publishing, 2015b;39-65. DOI: 10.1007/978-3-319-18326-8_2
- Plyusnina E., Shaposhnikov M., Moskalev A. Increase of *Drosophila melanogaster* lifespan due to *D-GADD45* overexpression in the nervous system. *BioGerontology*. 2011;12(3):211-226. DOI: 10.1007/s10522-010-9311-6
- Seim I., Fang X., Xiong Z., Lobanov A.V., Huang Z., Ma S., Feng Y., Turanov A.A., Zhu Y., Lenz T.L., Gerashchenko M.V., Fan D., Hee Yim S., Yao X., Jordan D., Xiong Y., Ma Y., Lyapunov A.N., Chen G., Kulakova O.I., Sun Y., Lee S.G., Bronson R.T., Moskalev A.A., Sunyaev S.R., Zhang G., Krogh A., Wang J., Gladyshev V.N. Genome analysis reveals insights into physiology and longevity of the Brandt's bat *Myotis brandtii*. *Nature communications*. 2013;4:2212. DOI: 10.1038/ncomms3212
- Shaposhnikov M., Moskalev A., Plyusnina E. Effect of PARP-1 overexpression and pharmacological inhibition of NF-kB on the lifespan of *Drosophila melanogaster*. *Advances in Gerontology*. 2011;24(3):405-419
- Shaposhnikov M., Proshkina E., Shilova L., Zhavoronkov A., Moskalev A. Lifespan and Stress Resistance in *Drosophila* with Overexpressed DNA Repair Genes. *Scientific reports*. 2015;5:15299. DOI: 10.1038/srep15299
- Velegzhaninov I., Mezenceva V., Shostal O., Baranova A., Moskalev A. Age dynamics of DNA damage and CpG methylation in the peripheral blood leukocytes of mice. *Mutat Res*. 2015;77538-42. DOI: 10.1016/j.mrfmmm.2015.03.006
- Zainullin V., Shevchenko V., Mjasnjankina E., Generalova M., Rakin A. The mutation frequency of *Drosophila melanogaster* populations living under conditions of increased background radiation due to the Chernobyl accident. *Sci Total Environ*. 1992;112(1):37-44
- Zhikrivetskaya S., Peregudova D., Danilov A., Plyusnina E., Krasnov G., Dmitriev A., Kudryavtseva A., Shaposhnikov M., Moskalev A. Effect of Low Doses (5-40 cGy) of Gamma-irradiation on Lifespan and Stress-related Genes Expression Profile in *Drosophila melanogaster*. *PLoS One*. 2015;10(8):e0133840. DOI: 10.1371/journal.pone.0133840

Опубликовано онлайн 07.07.2016 г.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Зайнуллин В.Г., Прошкина Е.Н., Шапошников М.В., Москалев А.А. История и современное состояние генетических исследований в Республике Коми. Письма в Вавиловский журнал. 2016. http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/history_of_Genetics/appx_6.pdf

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Zainullin V.G., Proshkina E.N., Shaposhnikov M.V., Moskalev A.A. The history and current state of genetic research in the Komi Republic. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal*. 2016. http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/history_of_Genetics/appx_6.pdf