

Научный рецензируемый журнал  
*Лисьма*



# ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Основан в 2015 году  
Периодичность четыре раза в год  
DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-18

## Учредитель

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЦиГ СО РАН)

## Главный редактор

*А.В. Кочетов* – академик РАН, д-р биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

## Заместители главного редактора

*Н.П. Гончаров* – академик РАН, д-р биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

*Е.А. Салина* – д-р биол. наук, профессор (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

## Ответственный секретарь

*О.Ю. Шоева* – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

## Редакционная коллегия

*О.С. Афанасенко* – академик РАН, д-р биол. наук, профессор (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия)

*М.А. Вишнякова* – д-р биол. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Россия)

*Т.А. Гавриленко* – д-р биол. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Россия)

*Ю.Э. Гербек* – канд. биол. наук

*Е.И. Гулятьева* – д-р биол. наук (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия)

*Н.И. Дубовец* – чл.-кор. НАН Беларуси, д-р биол. наук, доцент (Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь)

*И.К. Захаров* – д-р биол. наук, профессор (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

*К.В. Крутовский* – канд. биол. наук, профессор (Гёттингенский университет им. Георга-Августа, Гёттинген, Германия)

*А.М. Кудрявцев* – д-р биол. наук (Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия)

*С.А. Лашин* – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

*А.Ю. Летягин* – д-р мед. наук, профессор (НИИКЭЛ – филиал ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

*П.Н. Мальчиков* – д-р с.-х. наук (Самарский НИИ сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова, пос. Безенчук, Россия)

*Е.А. Орлова* – канд. с.-х. наук (СибНИИРС – филиал ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

*А.С. Пилипенко* – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

*Ю.И. Рагино* – чл.-кор. РАН, д-р мед. наук, профессор (НИИТПМ – филиал ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

*И.Д. Рашаль* – академик Латвийской АН, д-р биол. наук, профессор (Институт биологии Латвийского университета, Саласпилс, Латвия)

*Р.Р. Садоян* – д-р биол. наук, доцент (Армянский государственный педагогический университет им. Хачатура Абовяна, Ереван, Армения)

*А.А. Соловьев* – д-р биол. наук, профессор (Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия)

*Н.А. Сурин* – академик РАН, д-р с.-х. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр КНЦ СО РАН – обособленное подразделение Красноярский НИИ сельского хозяйства, Россия)

*В.А. Трифонов* – д-р биол. наук, профессор (Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН, Новосибирск, Россия)

*В.С. Фишман* – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

*С.В. Шеховцов* – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Scientific Peer Reviewed Journal

# Letters

to **VAVILOV JOURNAL  
OF GENETICS AND BREEDING**

Founded in 2015

Published four times a year

DOI 10.18699/LettersVJ2022-8-18

## Founder

Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch  
of the Russian Academy of Sciences (ICG SB RAS)

## Editor-in-Chief

*A.V. Kochetov* – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

## Deputy Editors-in-Chief

*N.P. Goncharov* – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

*E.A. Salina* – Dr. Sci. in Biol., Professor (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

## Executive Secretary

*O.Yu. Shoeva* – Cand. Sci. in Biol. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

## Editorial board

*O.S. Afanasenko* – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS, Professor (All-Russia Research Institute for Plant Protection, St. Petersburg, Russia)

*M.A. Vishnyakova* – Dr. Sci. in Biol., Professor (N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia)

*T.A. Gavrilenko* – Dr. Sci. in Biol., Professor (N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia)

*Yu.E. Herbeck* – Cand. Sci. in Biol.

*E.I. Gulyaeva* – Dr. Sci. in Biol. (All-Russia Research Institute for Plant Protection, St. Petersburg, Russia)

*N.I. Dubovets* – Dr. Sci. in Biol., Corr. Member of the NASB, Docent (Institute of Genetics and Cytology of National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus)

*I.K. Zakharov* – Dr. Sci. in Biol., Professor (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

*K.V. Krutovsky* – Cand. Sci. in Biol., Professor (Georg-August University of Göttingen, Göttingen, Germany)

*A.M. Kudryavtsev* – Dr. Sci. in Biol. (Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Moscow, Russia)

*S.A. Lashin* – Cand. Sci. in Math. Biol. Bioinf. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

*A.Y. Letyagin* – Dr. Sci. in Med., Professor (Research Institute of Clinical and Experimental Lymphology – Branch of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

*P.N. Malchikov* – Dr. Sci. in Agricul. (Tulaikov Research Institute of Agriculture, Russian Agricultural Academy, Bezenchuk, Russia)

*E.A. Orlova* – Cand. Sci. in Agricul. (Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

*A.S. Pilipenko* – Cand. Sci. in Biol. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

*Yu.I. Ragino* – Dr. Sci. in Med., Corr. Member of the RAS, Professor (Research Institute of Internal and Preventive Medicine – Branch of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

*I. Rashal* – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the LAS, Professor (Institute of Biology, University of Latvia, Salaspils, Latvia)

*R.R. Sadoyan* – Dr. Sci. in Biol., Docent (Armenian State Pedagogical University after Kh. Abovyan, Yerevan, Armenia)

*A.A. Soloviev* – Dr. Sci. in Biol., Professor (All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia)

*N.A. Surin* – Dr. Sci. in Agricul., Corr. Member of the RAS, Professor (Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture – Division of Federal Research Center "Krasnoyarsk Scientific Center, SB RAS", Krasnoyarsk, Russia)

*V.A. Trifonov* – Dr. Sci. in Biol., Professor (Institute of Molecular and Cellular Biology of the Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk, Russia)

*V.S. Fishman* – Cand. Sci. in Biol. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

*S.V. Shekhovtsov* – Cand. Sci. in Biol. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

## СОДЕРЖАНИЕ • 2022 • 8 • 4

- Селекция растений**
- 321 **Оригинальное исследование**  
Потенциальные резерватеры патогенов подсолнечника  
А.А. Выприцкая
- 332 **Оригинальное исследование**  
Семилетняя динамика количественных признаков сортов озимой мягкой пшеницы в условиях богары лесостепи Западной Сибири  
В.Е. Козлов, В.И. Пономаренко, К.К. Мусинов, А.С. Сурначёв
- Биотехнология**
- 344 **Оригинальное исследование**  
Клонирование и экспрессия гена маннаназы *Thermothielavioides terrestris* в *Komagataella phaffii*  
А.В. Задорожный, Е.Ю. Павлова, В.С. Ушаков, Н.В. Богачева, В.Н. Шляхтун, А.С. Розанов, М.Е. Воскобоев, А.В. Коржук, Д.С. Новикова, С.В. Банникова, И.А. Мещерякова, А.Р. Васильева, А.В. Брянская, Д.В. Бочков, А.А. Шипова, Т.Н. Горячковская, С.Е. Пельтек
- Генетика**
- 352 **Обзор**  
Выдающиеся ученые России. Профессор Лев Анатольевич Животовский  
Т.И. Одинцова, В.А. Пухальский, Ю.А. Столповский, А.М. Кудрявцев
- Дискуссия**
- 372 **Обзор**  
Правовое регулирование семеноводства  
М.Н. Исламов, Л.А. Смирнова, А.Н. Березкин, А.М. Малько
- 379 **Исправления**  
Исправление к статье «Популяционная генетика домашней кошки (*Felis catus* L., 1758) острова Кунашир»  
С.К. Холин, Ю.Н. Сундуков

## CONTENTS • 2022 • 8 • 4

- Plant breeding**
- 321 **Original article**  
Potential reservoirs  
of sunflower pathogens  
A.A. Vypritskaya
- 332 **Original article**  
Seven-year dynamics of quantitative characteristics  
of winter common wheat varieties  
in the rein-fed forest-steppe of Western  
Siberia environments  
V.E. Kozlov, V.I. Ponomarenko, K.K. Musinov, A.S. Surnachev
- Biotechnology**
- 344 **Original article**  
Heterologous expression  
of the *Thermothielavioides terrestris* mannanase gene  
in the *Komagataella phaffii* genome  
A.V. Zadorozhny, E.Yu. Pavlova, V.S. Ushakov, N.V. Bogacheva,  
V.N. Shlyakhtun, A.S. Rozanov, M.E. Voskoboev, A.V. Korzhuk,  
D.S. Novikova, S.V. Bannikova, I.A. Mescheryakova, A.R. Vasilieva,  
A.V. Bryanskaya, D.V. Bochkov, A.A. Shipova, T.N. Goryachkovskaya, S.E. Peltek
- Genetics**
- 352 **Review**  
Outstanding scientists of Russia.  
Professor Lev A. Zhivotovsky  
T.I. Odintsova, V.A. Pukhalskyi,  
Yu.A. Stolpovsky, A.M. Kudryavtsev
- Discussion**
- 372 **Review**  
Legal regulation of seed production  
M.N. Islamov, L.A. Smirnova, A.N. Berezkin, A.M. Malko
- 379 **Corrigendum**  
Correction to “Population genetics  
of the domestic cat (*Felis catus* L., 1758)  
of Kunashir Island”  
S.K. Kholin, Y.N. Sundukov

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-19

Оригинальное исследование

## Потенциальные резерваторы патогенов подсолнечника

А.А. Выприцкая  

**Аннотация:** Представлены результаты изучения возможности сорных трав, произрастающих в Тамбовской области, быть резерваторами особо вредоносных патогенов подсолнечника. В посевах культуры по краям полей, обочинам дорог, вдоль лесополос и в других местах собирали травы с признаками поражения предположительно грибной этиологии. Отобраны циклахаена дурнишниковлистная (*Cyclachaena xanthiifolia* Fresen.), ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum* L.), осот полевой (*Sonchus arvensis* L.), осот шероховатый (*Sonchus asper* (L.) Hill), пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.) и дурнишник обыкновенный (*Xanthium strumarium* L.) семейства Asteraceae и щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus* L.) семейства Amaranthaceae. Кратко описаны ботанические признаки растений. Изучены и показаны симптомы поражения их листьев, стеблей, соцветий. Микологическую экспертизу фрагментов всех трав, включая подсолнечник, проводили по общепринятым в микологии и фитопатологии методам, определен видовой состав патогенов, паразитирующих на них. Наиболее часто поражаемыми растениями были циклахаена дурнишниковлистная, осот желтый и дурнишник обыкновенный, наиболее распространенными патогенами – возбудители фомопсиса подсолнечника (*Diaporthe helianthi* Munt.-Cvetk., Mihaljc. & M. Petrov), вертициллез (*Verticillium dahliae* Kleb.) и ложной мучнистой росы (*Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni). Распространенность *P. halstedii* устанавливали при визуальном осмотре мест обитания изучаемых сорняков. Показано, что симптомы проявления этих и других патогенов сорных трав аналогичны таковым на подсолнечнике. Патогенность свойства возбудителей пятнистостей сорных трав и устойчивость подсолнечника изучали в лабораторных условиях при соблюдении триады Коха. В результате искусственного заражения семян и пятидневных проростков подсолнечника изолятами фитопатогенных грибов, выделенными с сорных трав, установлена их способность вызывать заражение культуры. Реизоляция грибов из органов подсолнечника во всех случаях показала их идентичность изолятам, выделенным с природного материала. Данное обстоятельство позволило сделать вывод о возможности изучаемых трав быть потенциальными резерваторами патогенов возделываемого подсолнечника.

**Ключевые слова:** искусственное заражение; патоген; признаки поражения; проростки; резерваторы инфекции; сорные растения.

**Для цитирования:** Выприцкая А.А. Потенциальные резерваторы патогенов подсолнечника. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;8(4):321-331. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-19


Original article


## Potential reservoirs of sunflower pathogens

А.А. Vypritskaya  

**Abstract:** The results of studying the possibility of weeds growing in the Tambov region being reservoirs of particularly harmful sunflower pathogens are presented. In crops, along the edges of fields, along roadsides, along forest belts and in other places, herbs with signs of damage of presumably fungal etiology were collected. *Cyclachaena durnishnikolistnaya* (*Cyclachaena xanthiifolia* Fresen.), umbrella hawk (*Hieracium umbellatum* L.), field osot (*Sonchus arvensis* L.), rough osot (*Sonchus asper* (L.) Hill), common tansy (*Tanacetum vulgare* L.) and common durnishnik (*Xanthium strumarium* L.) from the Asteraceae family, and the tilted shield (*Amaranthus retroflexus* L.) from the Amaranthaceae family were selected. The botanical characteristics of plants are briefly described. The symptoms of damage to their leaves, stems, inflorescences were studied and described. Mycological examination of fragments of all herbs, including sunflower, was carried out according to methods generally accepted in mycology and phytopathology, the species composition of pathogens parasitizing them was determined. It was noted that the most frequently affected plants were *Cyclachaena durnishnikolistnaya*, yellow osot and common durnishnik, the most common pathogens were pathogens of sunflower phomopsis – *Diaporthe helianthi* Munt.-Cvetk., Mihaljc. & M. Petrov, *Verticillium dahliae* (Kleb.) and false powdery mildew (*Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. Et de Toni). The prevalence of *P. halstedii* was established by visual inspection of the habitats of the studied weeds. It has been

Среднерусский филиал Федерального научного центра им. И.В. Мичурина, Тамбовская обл., Тамбовский р-н, п. Новая жизнь, Россия  
Middle-Russian Branch of I.V. Michurin Federal Research Center, Tambov region, Novaya Zhizn, Russia

 tmsnifs@mail.ru

 © Выприцкая А.А., 2022

shown that the symptoms of these and other pathogens of weeds are similar to those of sunflower. The pathogenic properties of the pathogens of weed spots to sunflower were studied in laboratory conditions, subject to the Koch triad. As a result of artificial infection of seeds and five-day-old sunflower seedlings with isolates of phytopathogenic fungi isolated from weeds, their ability to cause infection of the culture has been established. The re-isolation of fungi from sunflower organs, in all cases, showed their identity to isolates isolated from natural material. This circumstance allowed us to conclude about the possibility of the studied herbs being potential reservoirs of pathogens of cultivated sunflower.

**Key words:** artificial infection; pathogen; signs of lesion seedlings; infection reservoirs; weeds.

**For citation:** Vypritskaya A.A. Potential reservoirs of sunflower pathogens. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;8(4):321-331. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-19 (in Russian)

## Введение

Сорные и дикорастущие растения – неотъемлемая часть биоценозов. По данным исследователей, высокая засоренность посевов подсолнечника сорняками, иссушающими и обедняющими почву, способствует значительному снижению урожайности этой культуры (Лукомец и др., 2008; Абрамова, Нурмиева, 2013). Видовой состав сорняков, произрастающих в нашей стране, постоянно расширяется и уже насчитывает несколько сотен видов, при этом многие из них продвигаются все дальше на север (Артохин, Игнатова, 2015). В посевах подсолнечника наиболее часто встречаются однолетние двудольные растения семейства сложноцветных (Asteraceae) (Лукомец и др., 2016). Многие из них до недавних пор считались рудеральными (мусорными), произрастающими лишь на пустырях и вдали от посевов подсолнечника, и не влияющими на пораженность культуры болезнями (Конопля и др., 2014). Однако известно, что некоторые сорные растения поражаются теми же патогенами, что и подсолнечник, и кроме засорения посевов сельскохозяйственных культур могут быть резерваторами инфекции патогенов (Долженко, 2000; Сибикеева, Борисов, 2013; Диденко, 2016). Сроки заражения сорняков патогенами растянуты по времени, и к моменту заражения подсолнечника грибная инфекция, как правило, уже накоплена, а при имеющейся половой стадии – рекомбинирована (Сибикеева, Борисов, 2013). Вследствие приведенных обстоятельств засоренные сорняками посева подсолнечника представляют угрозу для подсолнечника на следующий год (Сибикеева, Борисов, 2013). Изучение микобиоты сорных растений позволяет не только оценить ее опасность для культурных растений, но и выявить виды, которые могут стать агентами биологической борьбы с сорняками (Коломиец и др., 2013). Целью представленного исследования явилась оценка видового состава возбудителей болезней сорных растений, произрастающих в Тамбовской области, и их возможности быть резерваторами инфекции патогенов подсолнечника.

## Материалы и методы

В 2015–2019 гг. в Тамбовской области обследовали сорные и дикорастущие растения в посевах подсолнечника по краям полей культуры, обочинам дорог, вдоль лесополос, на пустырях и в других местах их произрастания. Видовую принадлежность сорных трав устанавливали по иллюстрированному определителю растений Средней России (Губанов и др., 2003, 2004). Собирали образцы листьев и стеблей с признаками поражения предположительно грибной этио-

логии. Выделение фитопатогенных грибов в чистую культуру проводили в лабораторных условиях по общепринятым в микологии и фитопатологии методам (Методы..., 1974). Промытые и простерилизованные фрагменты пораженных органов растений размером не более 0.5 см раскладывали в чашки Петри на поверхность агаризованной питательной среды и инкубировали в световых установках в течение 7–14 суток (Выприцкая и др., 2012). Появившиеся на фрагментах колонии просматривали под микроскопом. Вид патогена устанавливали по морфолого-культуральному типу колоний, а также по типу спороношения грибов.

Таксономическое положение патогенов устанавливали по определителям (Микроорганизмы..., 1988; Шипилова, Иващенко, 2008) и другой справочной литературе, приведенной в монографии А.А. Выприцкой (2015). Патогенные свойства изолятов грибов, выделенных с сорных трав, изучали на подсолнечнике сорта Чакинский 931, полученного в отделе селекции Тамбовского НИИСХ методом индивидуального отбора из ранее отселектированного сорта Чакинский 820 селекции ТНИИСХ. Экотип сорта Чакинский 931: среднерусский, разновидность серополосая, раннеспелый, вегетационный период 86–91 день.

Для изучения возможности сорных растений быть резерваторами патогенов для подсолнечника заражали семена и проростки подсолнечника водной суспензией органов спороношения патогенов (спорангиоспор, зооспор, конидий, пикноспор, мицелий со склероциями), выделенных из пятен на листьях и стеблях сорных растений. Концентрация суспензии названных органов соответствовала той, которую обычно используют при инокуляции подсолнечника:  $1.2 \cdot 10^6$ – $1.2 \cdot 10^7$  спор/мл (Антонова и др., 2002; Кузнецов, Выприцкая, 2016) и  $5 \cdot 10^3$  спор/мл (Бородин, Котлярова, 2006; Выприцкая, Кузнецов, 2020) (таблица).

## Результаты и обсуждение

В настоящей статье описаны признаки поражения шести видов семейства Asteraceae и одного – семейства Amaranthaceae, приведен видовой состав выделенных с них возбудителей. Представленные результаты частично опубликованы ранее (Выприцкая, Кузнецов, 2018, 2019).

Патогенность изолятов грибов, выделенных из сорняков, к семенам и проросткам подсолнечника определяли в лабораторных условиях. Получено заражение семян и проростков подсолнечника изолятами микромицетов, выделенными с сорных растений, для установления их возможности быть потенциальными резерваторами патогенов данной культуры. Для подтверждения идентичности действия па-

## Питательная среда и концентрация спор патогенов, выделенных с сорных трав, для заражения подсолнечника

Патоген	Концентрация суспензии, спор/мл	Питательная среда, на которой выращен патоген
<i>Verticillium dahliae</i>	$5 \cdot 10^3$	ГАС
<i>Plasmopara halstedii</i>	Произвольная	Живой материал
<i>Rhizopus sp.</i>	$5 \cdot 10^3$	¼ КСА
<i>Rhizopus stolonifer</i>	$5 \cdot 10^3$	¼ КСА
<i>Rhizopus oryzae</i>	$5 \cdot 10^3$	¼ КСА
<i>Fusarium oxysporum</i>	$1.2 \cdot 10^6 - 1.2 \cdot 10^7$	¼ КСА
<i>Fusarium sporotrichioides</i>	$1.2 \cdot 10^6 - 1.2 \cdot 10^7$	¼ КСА
<i>Fusarium sp.</i>	$1.2 \cdot 10^6 - 1.2 \cdot 10^7$	¼ КСА
<i>Ascochyta helianthi</i>	$1.2 \cdot 10^6 - 1.2 \cdot 10^7$	ГАС
<i>Ascochyta daronici</i>	$1.2 \cdot 10^6 - 1.2 \cdot 10^7$	ГАС
<i>Septoria helianthi</i>	$1.2 \cdot 10^6 - 1.2 \cdot 10^7$	ГАС
<i>Plenodomus lindquistii</i>	$1.2 \cdot 10^6 - 1.2 \cdot 10^7$	ГАС
<i>Alternaria helianthi</i>	$1.2 \cdot 10^6 - 1.2 \cdot 10^7$	ГАС
<i>Bipolaris sorokiniana</i>	$1.2 \cdot 10^6 - 1.2 \cdot 10^7$	ГАС
<i>Sclerotium bataticola</i>	Произвольная	Мицелий со склероциями

Примечание. ¼ КСА – картофельно-сахарозный агар, содержащий по четверти картофеля и сахарозы; ГАС – голодный агар со стрептомицином.

тогенов на подсолнечник и сорняки использовали перекрестное заражение сорняков патогенами, выделенными с культурного подсолнечника. Во всех случаях проводили реизоляцию патогенов из зараженных образцов.

## Семейство сложноцветных – Asteraceae

**1. Базионим *Iva xanthiifolia* Nutt., синоним *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.**, циклахена дурнишниколистная – однолетнее сорное растение с поздним плодоношением. Стебель прямостоячий разветвленный, высотой до 200 см. Корень стержневой. Листья черешковые, супротивные, яйцевидные, по краю зубчато-пильчатые. Соцветие – колосовидная метелка, в которую собраны многочисленные мелкие корзинки (Губанов, 2003).

По мнению некоторых исследователей, циклахена практически не поражается болезнями (Конопля и др., 2014). Однако в наших работах на данном сорняке зарегистрировано несколько типов поражения. На рис. 1, а показаны пятна на листьях циклахены – овальные или в виде нечетко выраженного многоугольника, размером от точечных до  $0.7 \times 0.3$  см и более, желтовато-бронзовые с хорошо заметным окаймлением и небольшим округлым образованием, выходящим за пределы каймы. Из этих пятен выделен возбудитель септориоза подсолнечника – *Septoria helianthi* (Ellis & Kellerm).

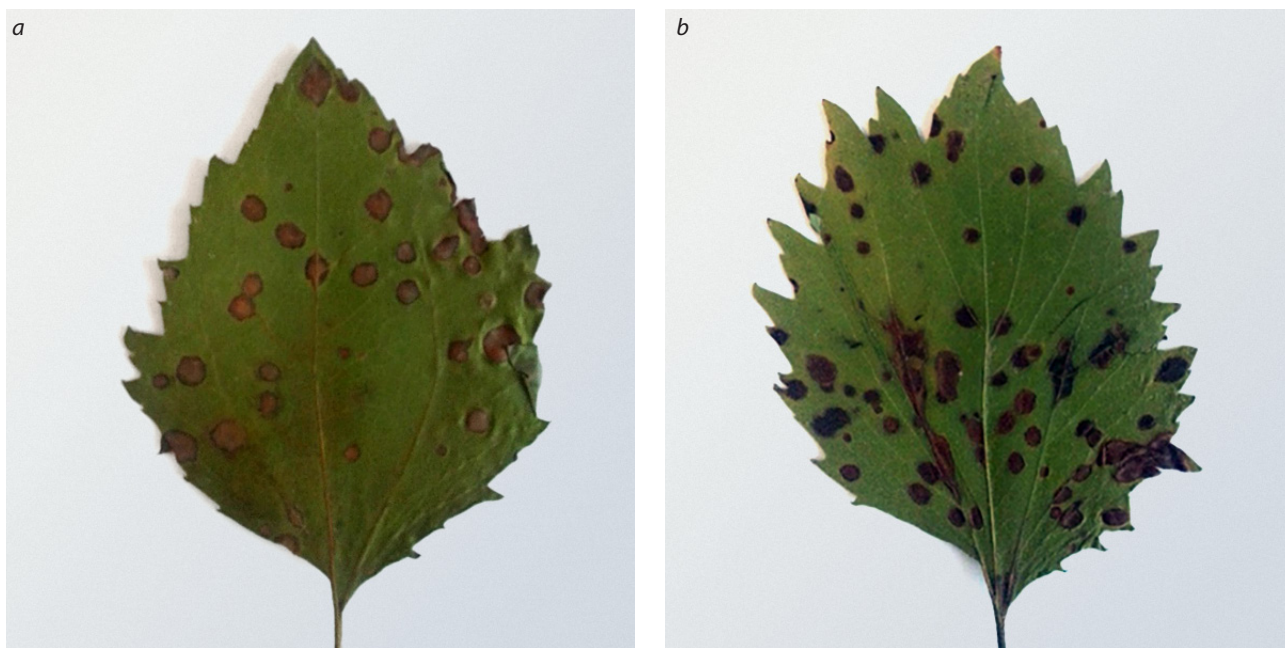
На рис. 1, б пятна коричневые, округлые, овальные или бесформенные с едва заметным окаймлением чуть более темного цвета, редко – в виде штрихов (штрихи на фото не отображены). С этих пятен выделены грибы рода *Fusarium* L. – возбудители фузариоза подсолнечника, *Rhizopus* Ehrenb. – сухой гнили корзинок, *Alternaria* Nees ex Fr. – альтернарио-

за, *Plenodomus lindquistii* (Frezzi) Gruyter, Aveskamp & Verkley – фомоза, *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker – темно-бурой пятнистости злаков, а также *Verticillium dahliae* Kleb. – вертициллез. *B. sorokiniana* – несовершенный гриб, космополит, поражающий подсолнечник (Выприцкая, 2015). Отметим, что спороношение *V. dahliae* на голодном агаре со стрептомицином (ГАС) достаточно обильное, что хорошо видно на рис. 2, на котором представлены микросклероции *V. dahliae* на гифах мицелия.

На стеблях *C. xanthiifolia* зарегистрировано поражение трех типов:

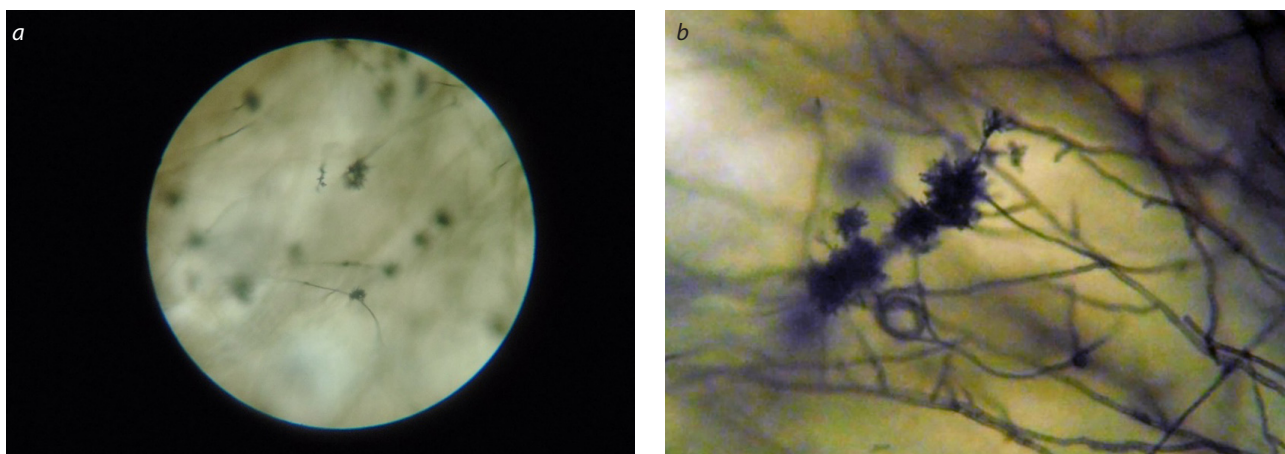
а) пятна крупные желтовато-бронзового цвета со светло-серым центром, на которых хорошо заметны склероции возбудителя пепельной гнили стеблей подсолнечника – *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid. (синоним *Sclerotium bataticola* Taub.) (Kadlicskó, 1992; Выприцкая, 2015);

б) округло-овальные или удлинённые в виде штрихов различных размеров, коричневые с лиловым оттенком. Сливаясь, пятна охватывают большие участки стебля. С возрастом стебли становятся серебристыми, появляются многочисленные пикниды – признаки пикнидиальной стадии возбудителя серой пятнистости (фомопсиса) подсолнечника *Phomopsis / Diaporthe helianthi* Munt.-Cvetk., Mihaljc. & M. Petrov. В конце лета – начале осени стебли обесцвечиваются, как бы выгорая на солнце, пикниды прорастают в перитеции, формируется сумчатая стадия патогена – *D. helianthi*. На рис. 3 представлены обе стадии развития возбудителя. Обе стадии развития возбудителя фомопсиса на циклахене отмечали и другие исследователи (Диденко, 2016);



**Рис. 1.** Пятнистость листьев циклаены дурнишниковидной, вызванная *Septoria helianthi* (a) и представителями родов *Fusarium*, *Rhizopus*, *Alternaria* и *Plenodomus lindquistii*, *Bipolaris sorokiniana* (b)

**Fig. 1.** Leaf spot of cocklebur *cytachaena*, caused by *Septoria helianthi* (a) and fungi of genus *Fusarium*, *Rhizopus*, *Alternaria*, and by *Plenodomus lindquistii*, *Bipolaris sorokiniana* (b)



**Рис. 2.** Колонии (a) и гифы мицелия с микросклероциями (b) *Verticillium dahliae*, 352×

**Fig. 2.** Colonies (a) and conidiophores with microsclerotia (b) of *Verticillium dahliae*, 352×

в) пораженные растения укорочены, все листья заметно меньше, чем на здоровых стеблях, желто-зеленые. На рис. 4 показана верхняя сторона листа циклаены дурнишниковидной с отчетливо видимым спороношением *Plasmopara halstedii* – возбудителя ложной мучнистой росы. Признаки спороношения *P. halstedii* на циклаене встречались нами ранее, а также описаны другими исследователями (Долженко, 2000).

В лабораторных условиях проводили перекрестное заражение растений циклаены суспензией спорангиев, собранных с подсолнечника (рис. 5), и проростков подсолнечника – суспензией патогена *P. halstedii*, собранного с пораженной циклаены (рис. 6).

**2. *Hieracium umbellatum* L.** – ястребинка зонтичная. Многолетнее короткокорневищное травянистое растение с одним или несколькими одревесневающими стеблями, высотой от

20–100 до 170 см. Листья многочисленные, узколинейные, ланцетовидные, опушенные, в нижней части часто с фиолетово-красноватыми звездчатыми волосками. Соцветия многочисленные, зонтиковидные или метельчатые корзинки. Цветет с июля по сентябрь, плодоносит с конца августа по октябрь (Губанов, 2004).

*Признаки поражения*

На рис. 7, a представлены пятна на листьях размером от 0.2 × 0.1 до 0.5 × 0.4, 0.7 × 0.3 см, округлые, несколько неправильно овальные, в виде неправильного треугольника или многогранника, коричневые, темно-коричневые, равномерно окрашенные, бархатистые, без хлороза. С таких пятен выделено спороношение грибов рода *Alternaria* Nees Fr. (*Alternaria* sp.) (см. рис. 7, b) и *B. sorokiniana*.

На стеблях пятна трех типов:





**Рис. 3.** *Diaporthe helianthi* на стебле циклахины. Фотография опубликована ранее (Выприцкая, 2015)  
**Fig. 3.** *Diaporthe helianthi* on the stem of cyclachenes. The picture is published earlier (Vypritskaya, 2015)



**Рис. 4.** *Plasmopara halstedii* на верхней стороне листовой пластинки циклахины  
**Fig. 4.** *Plasmopara halstedii* on the upperside of the leaf blade of cyclachaena

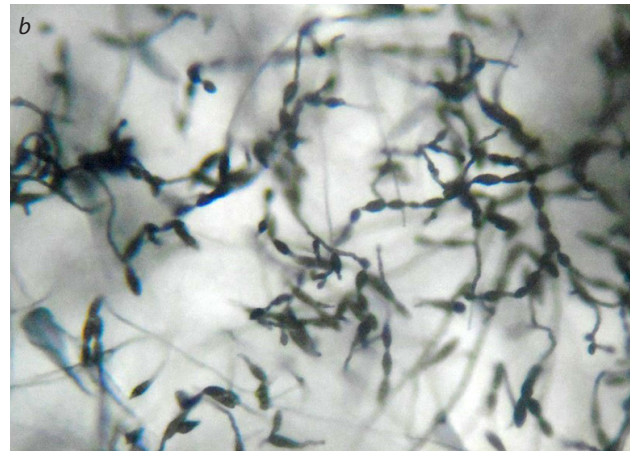


**Рис. 5.** Лист циклахины, зараженный суспензией зооспор *Plasmopara halstedii*, собранных стеклянным шпателем с листьев подсолнечника  
**Fig. 5.** Cyclachaena leaf infected by suspension of *Plasmopara halstedii*, collected from sunflower leaves with glass stick



**Рис. 6.** Корешки проростков подсолнечника, зараженные суспензией спорангиев *Plasmopara halstedii*, собранных с листьев подсолнечника стеклянным шпателем. Фотография опубликована ранее (Выприцкая, 2015)

**Fig. 6.** Sunflowerseedings infected by *Plasmopara halstedii*, collected from sunflower leaves with glass stick. The picture is published earlier (Vypritskaya, 2015)



**Рис. 7.** Пятна на листьях ястребки зонтичной (a) и выделенные из них конидии *Alternaria* sp. (b)

**Fig. 7.** Leaf spots of umbrella hawk (a) and conidia *Alternaria* sp. isolated from the spotting (b)

а) на рис. 8 показаны коричневые, удлиненные, без какого-либо характерного рисунка пятна на стеблях. С листьев (см. рис. 7, а) и стеблей (см. рис. 8) выделены два вида возбудителей фузариоза – *Fusarium oxysporum* Schltdl. и *F. sporotrichioides* Sherb. (Микроорганизмы..., 1988; Шипилова, Иващенко, 2008), а также *Alternaria* sp., *B. sorokiniana*. Спороношение *B. sorokiniana* также обнаружено на живом материале;

б) пятна коричневые с четким тонким хлорозом, угловатые или в виде неправильного многогранника, размером в пределах 0.3 × 0.5 см, проявляющиеся на тыльной стороне листа. С возрастом пятна разрастаются и сливаются в большое многогранное пятно. С этих пятен выделен *Ascochyta helianthi* Abramov. – возбудитель аскохитоза подсолнечника (Выприцкая, 2015). В литературе представлено сообщение о выделении *Ascochyta doronici* Allesch. с *Hieracium* sp. (Гасич и др., 1999). Нам не удалось установить, является ли это синонимом *A. helianthi* или близкородственным ему видом;

в) стебель темный, почти черный, на нижней трети стебля большие пятна кремово-серого цвета, на них немногочисленные пикниды пикнидиальной стадии *P. helianthi*, расположенные строчно или вразброс. В начале второй декады сентября пятна обесцветились, на них появились перитеции сумчатой стадии *D. helianthi*. О поражении ястребинки зонтичной фомопсисом также сообщают в литературе (Диденко, 2016).

В лабораторных условиях установлена патогенность *Fusarium* sp., *A. helianthi* и *P. helianthi*, собранных с ястребинки зонтичной, к проросткам подсолнечника.

**3. *Sonchus arvensis* L.** – осот полевой (осот желтый, молочайный) – многолетнее двудомное травянистое, корневищное корнеотпрысковое сорное растение, содержащее млечники. Стебель слабоколючий, простой, высотой до 200 см, безлиственный в верхней части. Соцветие – корзинка, окруженная у основания оберткой из ланцетовидных листочков. Трудновыводимый сорняк (Губанов, 2004).

#### Признаки поражения

На листьях пятна трех типов:

а) на рис. 9, а представлены пятна, начинающиеся с кончика листа или боковой его части, светло-коричневые неопределенной формы, несколько вдавленные; разрастаясь, продвигаются к основанию листа. Из этих пятен выделен возбудитель септориоза подсолнечника – *S. helianthi*;

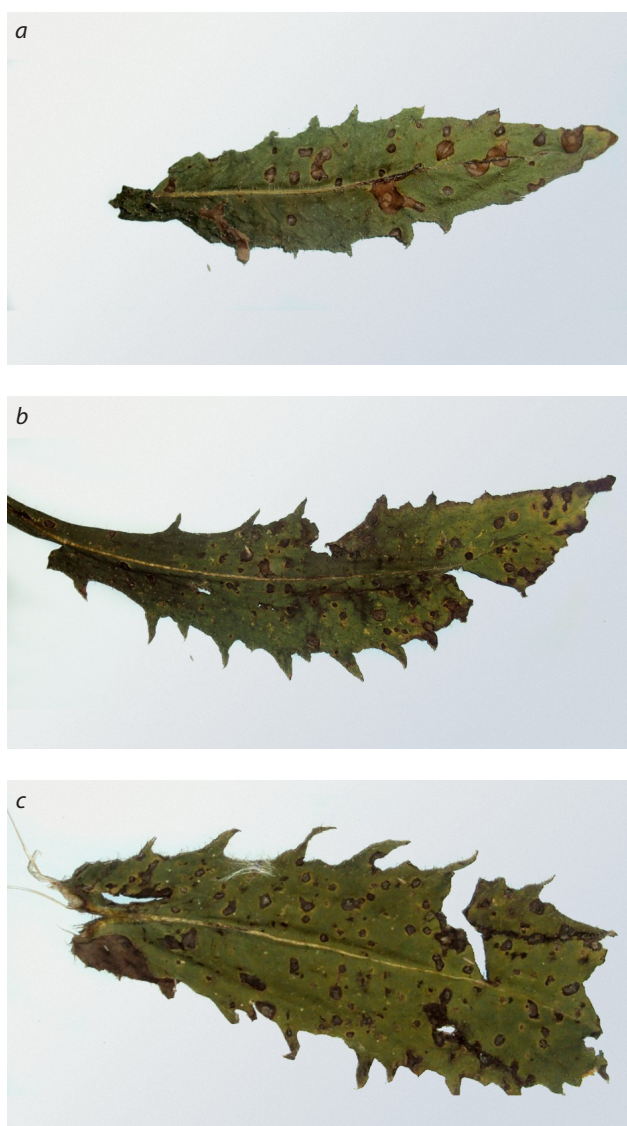
б) на рис. 9, б показаны коричневые пятна на листьях размером от 0.6 × 0.5 до 1.0 × 0.8 см, округло-овальные, ровно окрашенные, с хорошо заметным хлоротичным окаймлением. Из этих пятен выделен возбудитель аскохитоза (*A. helianthi*);

в) на рис. 9, в – пятна коричневые, ровно окрашенные, округлые, размером от мелких (точечных) до 0.2 × 0.2 и 0.5 × 0.5 см, с тонким хлоротичным окаймлением. Из этих пятен на листьях и стеблях выделены *Alternaria* sp., *P. helianthi*, *P. halstedii* и *Rhizopus* sp. – возбудитель сухой гнили корзинок подсолнечника, при этом *Rhizopus* sp. выделяли только со стебля.

**4. *Sonchus asper* L.** – осот шероховатый (шершавый) – однолетнее травянистое растение. Злостный сорняк. Корень



**Рис. 8.** Пораженные стебли ястребинки  
**Fig. 8.** Affected stems of the hawk



**Рис. 9.** Лист осота желтого, пораженный *Septoria helianthi* (а), *Ascochyta helianthi* (б), *Alternaria* sp., *Phomopsis helianthi*, *Plasmopara halstedii* (с)

**Fig. 9.** Yellow osot leaf affected by *Septoria helianthi* (а), *Ascochyta helianthi* (б), *Alternaria* sp., *Phomopsis helianthi*, *Plasmopara halstedii* (с)

узкоконический или веретеновидный с млечным соком. Стебель полый ветвистый или неразветвленный, высотой 10–100 см, вверху опушенный. Листья очерёдные, темно-зеленые, расположены вдоль стебля. Соцветие – корзинки, собранные в зонтиковидный щиток (Губанов, 2004).

**Признаки поражения:** на стеблях многочисленные участки серо-серебристого и белого цветов, как бы выжженные на солнце, на которых хорошо видны многочисленные плодовые тела обеих стадий развития возбудителя фомопсиса (*D. helianthi*). Патоген на сорняке отмечен и другими исследователями (Долженко, 2000; Диденко, 2016). Со стеблей осота шероховатого также выделен возбудитель септориоза (*S. helianthi*).

**5. *Tanacetum vulgare* L.** – пижма обыкновенная, типовой вид рода. Многолетнее сорное дернистое растение высотой 50–150 см с характерным запахом камфоры. Корневище длинное, деревянистое, ползучее, ветвящееся. Стебли многочисленные, прямые, граненые, ветвистые. Листья очерёдные, продолговато-яйцевидные, нижние – черешковые, остальные – сидячие, жесткие. Соцветие – корзинки, состоящие из мелких, обоеполюх цветков (Губанов, 2004).

**Признаки поражения:** на рис. 10 показаны шоколадно-коричневые пятна размером от точечных до 0.5 × 0.3 см, округло-овальные; разрастаясь, сливаются, захватывая значительную часть листовой пластинки. Из этих пятен выделен *Alternaria* sp. Некоторые пятна несколько вдавленные (вогнутые) – из них выделен *S. helianthi*.

**6. *Xanthium strumarium* L.** – дурнишник обыкновенный, или зобовидный (зобник). Однолетнее однодомное растение серовато-зеленой окраски с шершаво-волосистым буроватым ветвистым стеблем. Листья очерёдные, черешковые, лопастные, треугольные с острыми крупнозубчатыми лопастями. Соцветия – корзинки (Губанов, 2004). Распространение этого дикорастущего растения в Тамбовской области отмечено нами лишь в последние годы.

На сорняке зарегистрированы признаки поражения нескольких типов.

а) На рис. 11, а на листьях видны четкие признаки поражения, характерные для вертициллезного увядания (вертициллез). Возбудитель болезни *Verticillium dahliae* Kleb. – факультативный паразит, полифаг, поражающий около 700 растений разных семейств (Микроорганизмы..., 1988), подтверждением чего, по данным литературы, служат результаты перекрестного заражения и реизоляция патогена из разных культур (Кукин, 1982).

Болезнь на сорняке, как и на подсолнечнике, начинается с нижних листьев. Сначала между жилок появляются пятна неопределенной формы, зеленовато-желтые, затем приобретающие светло-коричневый или бронзоватый цвет/отенок, с узкой желтой каймой. Часто пятна охватывают 70–100 % листовой пластинки. На рис. 11, б представлен лист дурнишника, погибший от сильного поражения *V. dahliae*.

Отметим, что колонии *V. dahliae* на голодном агаре, выделенные с дурнишника и циклахены, идентичны – темно-серо-оливковые, среднерыхлые, бархатистые, как показано на рис. 12. Мицелий многоклеточный, темный, спороношение обильное. На рис. 12, а представлена отдельная гифа.

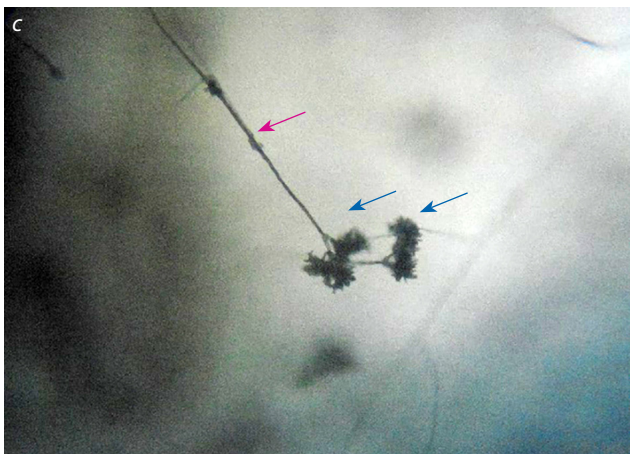
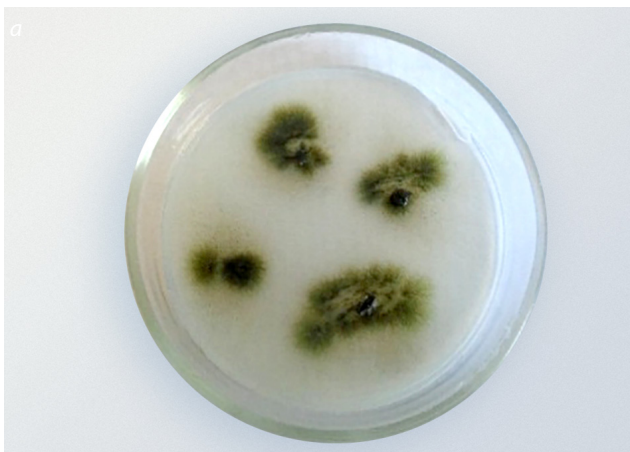
В лабораторных условиях проведено перекрестное зара-



Рис. 10. Пораженные листья пижмы  
Fig. 10. Affected tansy leaves



Рис. 11. Лист дурнишника обыкновенного, пораженный *Verticillium dahliae* (а) и погибший от сильного заражения вертициллезом (б)  
Fig. 11. A plain leaf of the common durnishnik, affected by *Verticillium dahliae* (а) and died from a severe lesion with verticilliosis (б)



**Рис. 12.** Колонии (а), спороношение (б) и нить мицелия с микро-склеротиями (при увеличении 352х) (с) *Verticillium dahliae* на голодном агаре. Розовой и голубыми стрелками отмечены нить мицелия и микросклеротии на нити мицелия

**Fig. 12.** Colonies (a), sporulation (b) and conidiophore with microsclerotia (magnification is 352x) (c) of *Verticillium dahliae* in hungry agar. Pink and blue arrows show conidiophore and microsclerotia

жение проростков подсолнечника суспензией чистой культуры *V. dahliae*, собранной с дурнишника, и дурнишника – суспензией патогена, выделенного с подсолнечника.

б) Пятна крупные (1.5 × 2.0 см и более), неопределенной формы или в виде шестеренки с более светлым центром и хорошо заметным хлорозом, расположенные по краям ли-



**Рис. 13.** Листья щирицы запрокинутой с признаками поражения ложной мучнистой росой. Стрелкой отмечены подушечки ложной мучнистой росы

**Fig. 13.** The leaves of the shield are tilted back, with signs of damage by false powdery mildew. The arrow indicates false downy mildew pads



**Рис. 14.** Листья щирицы запрокинутой, зараженные суспензией *Plasmopara halstedii*, собранной с подсолнечника

**Fig. 14.** Leaves of the up turned schiritsa infected by suspension of *Plasmopara halstedii*, collected from sunflower

ста. Из этих пятен выделены *A. helianthi*, *B. sorokiniana*.

в) Пятна на листьях крупные, коричневые, неопределенной формы, с большим хлоротичным окаймлением. Из этих пятен выделены возбудитель фомоза подсолнечника – *P. lindquistii* (Frezzi) Gruyter, Aveskamp & Verkley – и сухой гнили корзинок – *Rhizopus* sp.

г) Пятна начинаются с кончика листа, увеличиваясь в размерах, распространяются по всему листу и переходят на черешок. Из этих пятен выделен *P. helianthi* – с этого растения его выделяли и другие исследователи (Долженко, 2000; Диденко, 2016).

д) На листьях некрупные хлоротичные пятна, на обратной стороне листьев четко видны подушечки ложной мучнистой росы – *P. halstedii* в III форме проявления (Новотельнова, 1966). Об обнаружении в разных регионах СССР этого патогена на многих представителях семейства сложноцветных, в том числе на дурнишнике обыкновенном, впервые сообщила Н.С. Новотельнова. В настоящее время выделены шесть форм проявления ложной мучнистой росы подсолнечника, четыре из которых (I–IV) описаны Н.С. Новотельновой (1966) и две (V и VI) – О.И. Тихоновым (1969). I и II формы ложной мучнистой росы наиболее вредоносны и характеризуются карликовостью растений, утонченностью или утолщенностью стебля, сближенными междоузлиями, резким отставанием в росте (в июне, в период интенсивного роста, высота растений составляет 12–16 см, при высоте здорового стебля 100 см). III форма – следствие вторичного поражения, проявляется в основном как местное заболевание. Эта форма отличается от первых двух тем, что, хотя и не влияет заметно на урожай семян, выступает накопителем зимующей инфекции. Проявляется в виде крупных растекающихся пятен светло-зеленого цвета с угловатыми контурами, ограниченными жилками. Пятна развиваются в любой части листа. С нижней стороны листа непосредственно под пятном выступает белый налет.

е) По всему стеблю многочисленные малиново-лиловые пятна в виде штрихов, от 0.3 × 0.1 см, мелкие коричневые, округлые или несколько овальные (от 0.1 × 0.1 до 0.2 × 0.2 см), расположенные в центре листа. Выделены *Alternaria* sp.; на темно-серых обширных пятнах выявлены склероции возбудителя пепельной гнили *S. bataticola*.

#### Семейство амарантовых – *Amaranthaceae*

**7. *Amaranthus retroflexus* L.** – щирица обыкновенная (щирица запрокинутая (амарант запрокинутый, подсвёкольник; купина, щирей) – распространенное однолетнее позднее яровое травянистое растение рода *Amaranthus* семейства *Amaranthaceae*, весьма агрессивный сорняк. Корень стержневой, глубоко проникающий в почву (до 230 см). Стебель прямостоячий, сероватый от густых волосков, ветвистый, высотой до метра. Листья черешковые. Соцветие плотное метельчато-колосовидное. Растение засоряет все пропашные культуры, встречается в садах и огородах, на лугах. Сильно разрастается по краям полей и оросителей. Сильно истощает и иссушает почву. Особенно вредоносно для культур позднего срока сева (Губанов, 2003).

##### Признаки поражения

На листьях обнаружены пятна нескольких типов:

а) многочисленные, занимают более 60 % листа, коричневые, преимущественно округлые, несколько овальные, редко в виде капли или восьмерки, размером от точечных до 0.2 × 0.2 см и более, несколько светлее в центре, с тонким темно-коричневым окаймлением, немного вдавленные. Морфологические признаки выделенного возбудителя

принадлежат возбудителю аскохитоза подсолнечника – *A. helianthi*;

б) пятна начинаются с кончика или боковой части листа, коричневые бесформенные; разрастаясь, продвигаются к черешку, затем переходят на стебель, далее на стеблях появляются участки серо-серебристого (с пикнидами) и белого, как бы выгоревшего на солнце, цвета (с перитециями) возбудителя фомопсиса. Выделен *D. helianthi*. Признаки обеих стадий этого патогена на щирице также обнаруживали Е.Г. Долженко (2000) и А.О. Диденко (2016). С природного материала и в культуре выделено спороношение *Alternaria* sp.;

в) на рис. 13 на листьях отчетливо видны некрупные хлоротичные пятна, на обратной стороне листьев хорошо просматриваются подушечки возбудителя ложной мучнистой росы – *P. halstedii* (III форма проявления).

При инокуляции проростков щирицы суспензией *P. halstedii*, собранной с подсолнечника, получено заражение листьев сорняка с четкими признаками проявления ложной мучнистой росы (рис. 14). Об обнаружении данного патогена на щирице запрокинутой мы сообщали ранее (Выприцкая, 2015).

В лабораторных условиях проведено заражение семян и проростков подсолнечника водной суспензией патогенов, выделенных из пятен на листьях и стеблях сорных растений, в концентрации, соответствующей каждому виду гриба (см. таблицу) –  $1.2 \cdot 10^6$ – $1.2 \cdot 10^7$  спор/мл (Кузнецов, Выприцкая, 2016) и  $5 \cdot 10^3$  спор/мл (Выприцкая, Кузнецов, 2020). Реизоляция грибов в 100 % случаев была положительной, что может свидетельствовать о возможности пораженных сорняков быть потенциальными резервуарами выделенных с них патогенов для подсолнечника. Отметим, что спороношение *Alternaria* sp. выявлено на всех изучаемых видах трав.

#### Заключение

За годы исследований с изучаемых сорных трав, собранных в Тамбовской области, выделены фитопатогенные грибы – *Alternaria* sp., *A. helianthi*, *B. sorokiniana*, *P. lindquistii*, *P. helianthi*, *S. helianthi*, *Fusarium* sp., *S. bataticola*, *P. halstedii*, *R. stolonifer*, *R. oryzae*, *V. dahliae*. Установлено, что наиболее поражаемыми сорными растениями в Тамбовской области являются *C. xanthiifolia*, *S. arvensis*, *X. strumarium* и *A. retroflexus*, во все годы исследований подверженные воздействию высоковредоносных патогенов подсолнечника – *D. helianthi*, *P. halstedii*, *V. dahliae*, возбудителей фомопсиса, ложной мучнистой росы и вертициллеза соответственно. Циклахена дурнишниковидная, кроме того, поражалась *S. bataticola*, возбудителем пепельной гнили подсолнечника. Отметим, что проявление признаков поражения названными патогенами на листьях и стеблях подсолнечника и этих трав было идентичным. Ложная мучнистая роса в первой и второй формах проявления выявлена на циклахене и щирице, в третьей – на дурнишнике.

В лабораторных условиях получено заражение семян и проростков подсолнечника водной суспензией патогенов, выделенных с пятен на листьях и стеблях сорных растений. Реизоляция грибов с искусственно зараженных растений в 100 % случаев была положительной, что свидетельствует о

возможности перечисленных сорняков быть потенциальными резерваторами патогенов для подсолнечника.

## Список литературы / References

- Абрамова Л.М., Нурмиева С.В. К биологии инвазивного вида *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen в Республике Башкортостан. *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2013;5(154):131-134.
- [Abramova L.M., Nurmieva S.V. On the biology of the invasive species *Cyclachaena xanthiifolia*. *Vestnik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 2013;5(154):131-134. (in Russian)]
- Антонова Т.С., Арасланова Н.М., Саукова С.Л. Распространение фузариоза подсолнечника в Краснодарском крае. *Доклады РАСХН*. 2002;3:6-8.
- [Antonova T.S., Araslanova N.M., Saukova S.L. A harmfulness of sunflower disease caused *Fusarium* sp. in Krasnodar Kray. *Doklady Rossiyskoy Akademii Selskokhozyaystvennykh Nauk = Proceedings of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2002;3:6-8. (in Russian)]
- Артохин К.С., Игнатова П.К. Защита подсолнечника. *Защита и карантин растений*. Приложение. 2015;(1):1-32.
- [Artokhin K.S., Ignatova P.K. Sunflower protection. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine. Supplement*. 2015;(1):1-32. (in Russian)]
- Бородин С.Г., Котлярова И.А. Грибные болезни подсолнечника в Краснодарском крае. В: Болезни и вредители масличных культур. Краснодар: ВНИИМК, 2006;3-10.
- [Borodin S.G., Kotlyarova I.A. Fungal sunflower diseases in the Krasnodar Kray. Krasnodar: VNIIMK Publ., 2006;3-10. (in Russian)]
- Выприцкая А.А. Микобиота подсолнечника в Тамбовской области. Тамбов: Принт-Сервис, 2015.
- [Vypritskaya A.A. Sunflower mycobiota in the Tambov region. Tambov: Print-Service Publ., 2015. (in Russian)]
- Выприцкая А.А., Кузнецов А.А. Микобиота сорняков семейства Сложноцветных в Тамбовской области. *Защита и карантин растений*. 2018;(5):42-44.
- [Vypritskaya A.A., Kuznetsov A.A. Mycobiota of weeds of Compositae in the Tambov region. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2018;(5):42-44. (in Russian)]
- Выприцкая А.А., Кузнецов А.А. Создание искусственного инфекционного фона сухой гнили корзинок. Методическое пособие. Тамбов: Принт-Сервис, 2020.
- [Vypritskaya A.A., Kuznetsov A.A. Preparation of artificial capitulum dry rot background: a technical guide. Tambov: Print-Service Publ., 2020. (in Russian)]
- Выприцкая А.А., Кузнецов А.А. Сорняки – возможные резерваторы патогенов подсолнечника. *Аграрная наука*. 2019;(52):79-82. DOI 10.32634/0869-8155-2019-326-2-79-82.
- [Vypritskaya A.A., Kuznetsov A.A. Weeds – weeds possible pathogens of sunflower. *Agrarian Science*. 2019;(52):79-82. DOI 10.32634/0869-8155-2019-326-2-79-82. (in Russian)]
- Выприцкая А.А., Пучнин А.М., Кузнецов А.А. Грибы рода *Fusarium* Link et Fr. на подсолнечнике в Тамбовской области. *Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки*. 2012;17(1):394-398.
- [Vypritskaya A.A., Puchnin A.M., Kuznetsov A.A. Fungi of the genus *Fusarium* Link et Fr. on sunflower in Tambov area. *Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences*. 2012;17(1):394-398. (in Russian)]
- Гасич Е.Л., Титова Ю.А., Берестецкий А.О. Микобиота дикорастущих сорных растений острова Валаам. *Микология и фитопатология*. 1999;33(6):392-401.
- [Gasich E.L., Titova Yu.A., Berestetskiy A.O. The herbaceous wild plants mycobiota of the Valaam Island. *Mycology and Phytopathology*. 1999;33(6):392-401. (in Russian)]
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 2. Покрывосемянные (Двудольные: раздельнолепестные). М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2003.
- [Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. A pictorial index for Middle Russia plants. Vol. 2. Angiosperms (dicotyledonous, dialypetalous). Moscow: KMK Publ., 2003. (in Russian)]
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3. Покрывосемянные (Двудольные: раздельнолепестные). М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2004.
- [Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. A pictorial index for Middle Russia plants. Vol. 3. Angiosperms (dicotyledonous, dialypetalous). Moscow: KMK Publ., 2004. (in Russian)]
- Диденко А.О. Биологические основы развития и контроля возбудителя фомопсиса подсолнечника в условиях Краснодарского края. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 2016.
- [Didenko A.O. Biological fundamentals of the development and control of the causative agent of sunflower leaf and stem blight in the Krasnodar Kray. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Moscow, 2016. (in Russian)]
- Долженко Е.Г. Биология гриба *Phomopsis helianthi* и меры борьбы с ним в условиях Краснодарского края. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2000.
- [Dolzhenko E.G. Biology of the *Phomopsis helianthi* fungus and its control in the Krasnodar Kray. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Krasnodar, 2000. (in Russian)]
- Коломиец Т.М., Мухина Ж.М., Бернер Д.К., Панкратова Л.Ф., Киселева М.И., Жемчужина Н.С., Скатенок О.О., Александрова А.В., Биланенко Е.Н., Кассанелли Д.П., Ибрагимов Т.З. Фитопатогенные грибы в микофлоре сорных растений Краснодарского края. *Защита и карантин растений*. 2013;(4):23-25.
- [Kolomiets T.M., Mukhina Zh.M., Berner D.K., Pankratova L.F., Kiseleva M.I., Zhemchuzhina N.S., Skatenok O.O., Aleksandrova A.V., Bilanenko E.N., Cassanelli D.P., Ibragimov T.Z. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2013;(4):23-25. (in Russian)]
- Конопля Н.И., Курдюкова О.Н., Жердева Е.А. Циклахена дурнишниковидная – опасный сорняк. *Защита и карантин растений*. 2014;(12):13-14.
- [Konoplya N.I., Kurdyukova O.N., Zherdeva E.A. *Cyclachaena xanthiifolia* – a dangerous weed. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2014;(12):13-14. (in Russian)]
- Кузнецов А.А., Выприцкая А.А. Создание искусственного инфекционного фона фузариозной корневой гнили подсолнечника. Тамбов: Принт-Сервис, 2016.
- [Kuznetsov A.A., Vypritskaya A.A. Preparation of artificial sunflower Fusarium root blight background. Tambov: Print-Service Publ., 2016. (in Russian)]
- Кукин В.Ф. Болезни подсолнечника и меры борьбы с ними. М.: Колос, 1982.
- [Kukin V.F. Sunflower diseases and their control. Moscow: Kolos Publ., 1982. (in Russian)]
- Лукомец В.М., Пивень В.Т., Тишков Н.М., Бочкарев Н.И., Семеренко С.А. Соблюдение принятых технологий – основа высокой урожайности подсолнечника. *Защита и карантин растений*. 2016;(6):36-39.
- [Lukomets V.M., Piven' V.T., Tishkov N.M., Bochkarev N.I., Semerenko S.A. The adherence to approved protocols is the fundamental of high sunflower performance. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2016;(6):36-39. (in Russian)]
- Лукомец В.М., Пивень В.Т., Тишков Н.М., Шуляк И.И. Защита подсолнечника. *Защита и карантин растений. Приложение*. 2008;(2):2-32.
- [Lukomets V.M., Piven V.T., Tishkov N.M., Shulyak I.I. Sunflower protection. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine. Supplement*. 2008;(2):2-32. (in Russian)]
- Микроорганизмы – возбудители болезней растений. Киев: Наукова Думка, 1988.
- [Microbial agents of plant diseases. Kyiv: Naukova Dumka Publ., 1988. (in Russian)]
- Методы фитопатологии. М.: Колос, 1974.
- [Methods of Plant Pathology. Moscow: Kolos Publ., 1974. (in Russian)]

- Новотельнова Н.С. Ложная мучнистая роса подсолнечника. Таксономия и биология возбудителя, патогенез заболевания. М.-Л.: Наука, 1966.  
[Novotel'nova N.S. Sunflower downy mildew: the taxonomy and biology of the causative agent and disease pathogeny. Moscow – Leningrad: Nauka Publ., 1966. (in Russian)]
- Сибикеева Ю.Е., Борисов С.Ю. Сорняки – союзники грибов-фитопатогенов. *Защита и карантин растений*. 2013;(3):54-56.  
[Sibikeeva Yu.E., Borisov S.Yu. Weeds are co-allies of plant-pathogenic fungi. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2013;(3):54-56. (in Russian)]
- Тихонов О.И. Биологические особенности и пути снижения вредности возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника в Краснодарском крае. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Краснодар, 1969.  
[Tikhonov O.I. Biological features and ways to reduce the harmfulness of the sunflower downy mildew agent in the Krasnodar Kray. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Krasnodar, 1969. (in Russian)]
- Шипилова Н.П., Иващенко В.Г. Систематика и диагностика грибов рода *Fusarium* на зерновых культурах. Санкт-Петербург, 2008.  
[Shipilova N.P., Ivashchenko V.G. The taxonomy and identification of *Fusarium* fungi in grain crops. St.-Petersburg, 2008. (in Russian)]
- Кадлицко С. Data on the control against *Macrophomina phaseolina* in Hungari. *Med. Fac. Landboww. Univ. Centr.* 1992;57(2):153-160.

---

**Конфликт интересов.** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 12.11.2021. После доработки 12.10.2022. Принята к публикации 17.10.2022.

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-20

## Оригинальное исследование

## Семилетняя динамика количественных признаков сортов озимой мягкой пшеницы в условиях богары лесостепи Западной Сибири

В.Е. Козлов✉, В.И. Пономаренко, К.К. Мусинов, А.С. Сурначёв

**Аннотация:** Гибриды между инбредными клонами пырея сизого *Elytrigia intermedia* (3–5 поколений инбридинга) и сортами интенсивного типа озимой мягкой пшеницы послужили основой для выведения шести сортов озимой мягкой пшеницы в условиях богары лесостепной зоны Западной Сибири. У этих сортов на протяжении семи жизненных циклов исследована выраженность четырнадцати количественных признаков. Качественно с урожайностью теснее всего была связана плотность продуктивных стеблей и в несколько меньшей степени – плотность растений при уборке. Между урожайностью и признаками продуктивности индивидуальных растений отмечена отрицательная взаимосвязь. Одна из вероятных причин – ограниченность ресурсов (влаги и питательных веществ), приходившихся на одно растение/продуктивный стебель. В процессе выведения новых сортов этой группы зарегистрировано увеличение урожайности за счет сокращения плотности растений/стеблей при уборке и повышения продуктивности индивидуальных растений. То есть отбор на повышение урожайности сопровождался снижением вклада в нее плотности растений/стеблей при уборке и ростом роли продуктивности индивидуальных растений. Вероятно, в будущем селекция сортов, адаптированных к условиям региона, будет следовать этой тенденции. Лишь около трети растений, выживавших после зимовки, сохранялись к уборке. Остальные погибали, предположительно, на стадии весеннего кущения. На метаболизм утрачиваемых весной растений уходила часть ресурсов (влаги и питательных веществ), крайне необходимых для формирования урожая остальными растениями в условиях богары (особенно в засушливые годы). Сохранение этих ресурсов могло бы повысить урожайность и засухоустойчивость посевов новых сортов. Достичь этого, вероятно, можно путем снижения плотности высеваемых семян с повышенными всхожестью и зимостойкостью как в условиях засушливой, так и пасмурной дождливой осени (избыточного увлажнения). Это позволит сократить плотность растений, выживающих после зимовки, следовательно, снизить долю растений, утрачиваемых весной, и сэкономить ресурсы для растений, достигающих спелости. Этой же цели будут способствовать снижение высоты растений и повышение эффективности использования ими ресурсов (например, с помощью селекции на почвах с низким плодородием). Очевидно, что решение указанных задач возможно благодаря исследованию механизма, вызывающего гибель весной части перезимовывающих растений.

**Благодарности:** Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Министерства науки и высшего образования Российской Федерации FWNR-2022-0018.

**Ключевые слова:** зимостойкость; засухоустойчивость; богара.

**Для цитирования:** Козлов В.Е., Пономаренко В.И., Мусинов К.К., Сурначёв А.С. Семилетняя динамика количественных признаков сортов озимой мягкой пшеницы в условиях богары лесостепи Западной Сибири. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;8(4):332-343. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-20


## Original article

## Seven-year dynamics of quantitative characteristics of winter common wheat varieties in the rein-fed forest-steppe of Western Siberia environments

V.E. Kozlov✉, V.I. Ponomarenko, K.K. Musinov, A.S. Surnachev

**Abstract:** Hybrids between inbred clones of blue wheatgrass *Elytrigia intermedia* (3–5 inbreeding generations) and varieties of intensive winter common wheat served as the basis for the development of six varieties of common winter wheat in the conditions of the rein-fed forest-steppe zone of Western Siberia. In these varieties, the development of fourteen quantitative traits was studied over seven

Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия  
Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk region, Krasnoobsk, Russia

 kozlov@bionet.nsc.ru © Козлов В.Е., Пономаренко В.И., Мусинов К.К., Сурначёв А.С., 2022



life cycles. Qualitatively, the density of productive stems and, to a somewhat lesser extent, the density of plants during harvesting were most closely related with yield, while between the yield and the productivity of individual plants negative relationships were observed. One of the probable reasons for this is the limited resources (moisture and nutrients) per plant/productive stem. In the process of breeding new varieties of this group, there was an increase in yield due to a reduction in the density of plants/stems during harvesting and an increase in the productivity of individual plants. That is, the selection for increasing the yield was accompanied by a decrease in the contribution of the first group of traits to it and an increase in the contribution of the second. Probably, in the future, the selection of varieties adapted to the conditions of the region will follow this trend. Only about a third of the plants that survived the winter were preserved for harvesting. The rest died, presumably, at the stage of spring tillering. Part of the resources (moisture and nutrients), which are extremely necessary for the formation of the crop by the remaining plants in the conditions of rein-fed (especially in dry years), was spent on the metabolism of plants lost in the spring. The conservation of these resources could increase the yield and drought tolerance of new varieties. This can probably be achieved by reducing the density of sown seeds with increased germination and winter hardiness in both arid and cloudy rainy autumn (excessive moisture). This will reduce the density of plants that survive after wintering, and therefore reduce the proportion of plants lost in the spring, saving resources for plants that reach maturity. The same goal will also be promoted by reducing the height of plants and increasing the efficiency of their use of resources (for example, through breeding on soils with low fertility). It is obvious that the solution of these problems will contribute to the study of the mechanism that causes the death of some overwintering plants in the spring.

**Key words:** winter hardiness; drought resistance; rein-fed.

**For citation:** Kozlov V.E., Ponomarenko V.I., Musinov K.K., Surnachev A.S. Seven-year dynamics of quantitative characteristics of winter common wheat varieties in the rein-fed forest-steppe of Western Siberia environments. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;8(4):332-343. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-20 (in Russian)

## Введение

Пшеница, наряду с рисом и кукурузой, одна из важнейших продовольственных культур в мире. В настоящее время в глобальном масштабе производство продовольствия в мире в определенной степени соответствует численности населения, поэтому цены на него низкие (Vance, 2001). Во многом это достигнуто благодаря новым сортам сельскохозяйственных культур с высоким потенциалом урожайности, который в частности реализуется благодаря широкому применению минеральных удобрений, что привело к существенному снижению качества воздуха и воды. Причина этого в недостаточной эффективности использования растениями вносимых удобрений. По некоторым оценкам, для производства 5–9 тонн зерна на гектар вносится 100–200 кг азота (N). С увеличением дозы вносимых азотных удобрений падает эффективность их использования растениями. Так, кукуруза из первых 100 кг азотных удобрений потребляет 39 % и только 13 % – из вторых 100 кг. Такая высокая концентрация остаточного (N) в почве наносит огромный экологический вред здоровью людей, загрязняя источники воды. Кроме того, микробная нитрификация и денитрификация приводят к выделению окислов азота, загрязняющих атмосферу и вредящих растениям (Vance, 2001).

После солнечного света, воды и азота фосфор (P) – наиболее лимитирующий рост растений элемент. Во многих почвах его много, но он в основном не доступен для растений, так как быстро образует нерастворимые комплексы с катионами. При интенсивной технологии возделывания для получения 7 тонн зерна требуется 90–120 кг (P) на гектар. Однако в первый год из этого количества (P) не более 20 % потребляется растениями. Поэтому возрастает нагрузка почвы фосфором, из которой он постепенно вымывается, загрязняя поверхностные и подземные источники воды (Vance, 2001).

Негативные последствия современных интенсивных технологий еще больше усилятся, если масштабы их применения возрастут. В свою очередь это неизбежно из-за роста количества населения и, следовательно, необходимости на-

ращивания объемов производства продовольствия. Существуют оценки, по которым население Земли возрастет с 3.5 млрд в 2000 г. до 9–10 млрд в 2030–2040 гг. Соответственно, при существующих технологиях это потребует увеличения производства азотных удобрений с 88 млрд тонн в 2000 г. до 120 млрд тонн и фосфорных удобрений с 40 до 55–60. По существующим оценкам, дешевых рудных запасов для производства (P) хватит на 40–60 лет (Vance, 2001). Для производства (N) затрачивается большое количество энергии, извлекаемой из ископаемых источников, что приведет к росту цен на минеральные удобрения.

Для преодоления негативных последствий применения современных технологий в сельском хозяйстве в мире ведутся исследования в рамках так называемого экологически устойчивого сельского хозяйства (sustainable agriculture): удовлетворение текущих насущных потребностей без угрозы потребности будущего (Vance, 2001). То есть, усилия направлены на снижение потребления (N) и (P) на единицу урожая. Как показала практика, этому способствует в частности увеличение поверхности корневой системы, усиление симбиоза корней с грибами и азотфиксирующими бактериями и рост эффективности использования (N) и (P) растениями (Vance, 2001). У пшеницы, например, этому также способствует снижение высоты растений, введение севооборотов с бобовыми и сидератных посевов бобовых, увеличение доли посевов, занимаемых озимыми сортами. Последнее связано с более высокой урожайностью таких сортов.

В селекции сельскохозяйственных культур, в частности озимой пшеницы, одними из главных и сложных признаков служат величина урожая, его качество и стабильность в климатических условиях разных лет. В Институте цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (ИЦиГ СО РАН) на протяжении нескольких десятилетий ведется селекция озимой мягкой пшеницы для условий Сибири, в частности, на основе генетического разнообразия, полученного гибридизацией сортов пшеницы интенсивного типа отечественной селекции с инбредными (3–5 по-

колений инбридинга) линиями дикого сородича пшеницы пырея сизого (*Elytrigia intermedia* (Host) Nevski). Эти линии и гибриды получены в ИЦИГ под руководством В.М. Чекурова в качестве доноров высокой зимо- и морозостойкости, устойчивости к болезням и как исходный материал для выведения сортов (Чекуров и др., 1992). На их основе получена группа сортов, районированных в Западной Сибири. При их выведении в качестве доноров высокой выраженности других важных признаков привлекали сорта озимой мягкой пшеницы из других географических мест, уступавшие по зимостойкости в условиях Западной Сибири линиям на основе пырея сизого. На протяжении 7 лет у шести выведенных сортов исследована выраженность ряда хозяйственно важных признаков. Одной из целей работ является ответ на вопрос, как эти сорта формировали выраженность изученных признаков в климатических условиях резко континентального климата разных лет на выщелоченных суглинистых черноземах (Агрогидрологические свойства..., 1979) опытных полей СибНИИРС (Новосибирск, Западная Сибирь). Такая информация, по нашему мнению, полезна для планирования селекционной работы с целью выведения новых высокоурожайных сортов с улучшенной адаптационной способностью к условиям меняющегося климата в регионе.

## Материал и методы

В исследовании использованы сорта озимой пшеницы Новосибирская 32, Новосибирская 40, Новосибирская 51, Новосибирская 2, Новосибирская 3 и Обская озимая. Их родословную можно найти в «Госреестре селекционных достижений, допущенных к использованию». Осенний посев произведен семенами урожая того же года в конце августа по пару. Норма высева – 600 всхожих в лабораторных условиях семян на квадратный метр. Посев, полевые учеты, взятие выборок для измерения признаков у растений, обработка результатов произведены в соответствии с «Методикой государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур» (1989). Урожайность сортов измеряли в т/га, продуктивный стеблестой – числом продуктивных стеблей / м<sup>2</sup> при уборке, число растений к уборке – числом растений / м<sup>2</sup> при уборке, зимостойкость – % выживших весной растений от числа всходов осенью на квадратном метре, полевую всхожесть – % всходов от нормы высева на квадратном метре, числом продуктивных стеблей у одного растения, клейковину – % содержания клейковины в муке, массу 1000 зерен – весом 1000 зерен в граммах, вес и число зерен с растения – весом зерна с одного растения в граммах и их числом, число колосков в главном колосе – их числом в главном колосе, число зерен в главном колосе – их числом в главном колосе, натуру – массой зерна в одном литре в граммах, высоту растений – в сантиметрах.

В результате накоплен значительный объем данных: 14 признаков (3 повторения, 30 растений (измерений) в каждом), 6 сортов и 7 лет наблюдений. Для облегчения их анализа произведена редукция объема информации. Проанализированы средние значения каждого признака по всем 6 сортам за год (за один жизненный цикл). Поскольку в родословной всех сортов присутствовал вклад пырея сизого, они были выведены одной группой исследователей по од-

ной и той же схеме. Следовательно, можно ожидать близкой реакции сортов на почвенно-климатические условия одного и того же года. Такое предположение подтверждают, на наш взгляд, приведенные в статье данные таблиц средних значений величины урожайности, густоты продуктивного стеблестоя, числа растений к уборке на единицу площади, зимостойкости, полевой всхожести в годы наблюдений. Предположение выглядит справедливым и для остальных изученных признаков (они не приведены в статье для сокращения ее объема).

При анализе накопленных данных весь жизненный цикл озимых разделен на два естественных этапа: весна – осень (выживание от посева осенью и до возобновления вегетации весной) и весна – уборка (выживание от конца первого этапа до уборки). Такой подход позволил выделить для каждого этапа ключевые признаки, влияющие на величину урожая, и тем самым упростить анализ. Оценка средних значений каждого признака по 7 годам наблюдений для каждого сорта дала возможность сравнить степень адаптации сортов в этот период.

Данные измерений температуры воздуха и количества осадков в районе посева в период вегетации озимых растений взяты на сайте метеорологической станции Огурцово, расположенной в 1.5 км от экспериментальных посевов. На их основе построена схематическая динамика среднемесячной температуры воздуха и суммы осадков за месяц в процентах от нормы за месяц, представленная на рисунке.

## Результаты

### Дисперсионный анализ (сравнение между сортами средних значений признаков за 7 лет наблюдений)

Сорт получает статус по сумме выраженности значительного числа хозяйственно важных признаков, которая превышает такой же показатель для своего предшественника. Сравнение между сортами средних за годы наблюдений значений выраженности каждого признака позволяет проследить тенденции изменений в процессе выведения всей группы изучаемых сортов.

В табл. 1–5 приведены результаты пяти важнейших признаков: урожайности (см. табл. 1), продуктивного стеблестоя (см. табл. 2), числа растений на единицу площади к уборке (см. табл. 3), зимостойкости (см. табл. 4) и всхожести (см. табл. 5). Контрольным выбран самый ранний в изученной группе сорт – Новосибирская 32. В среднем за 7 лет все более поздние сорта превзошли его по урожайности (недостаточно: НСР (5 %) = 1.351; см. табл. 1, сорта приведены в порядке их регистрации). Более того, прослеживается тенденция ее увеличения в процессе выведения новых сортов.

Напротив, по продуктивному стеблестою новые сорта недостаточно уступали стандарту (кроме Новосибирской 3; НСР (5 %) = 117.49; см. табл. 2). Во время селекции этот показатель снижался. У нового сорта, Обская озимая, отмеченная тенденция проявилась в наибольшей степени. Число растений к уборке (на единицу площади) также недостаточно уступало Новосибирской 32 (НСР (5 %) = 20.69; см. табл. 3). В процессе выведения сортов и этот показатель продемонстрировал тенденцию к снижению.

**Таблица 1.** Урожайность (т/га). Дисперсионный анализ различия средних между сортами  
**Table 1.** Yield. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая						Средние	Разница	Значимость	
	2009	2010	2011	2012	2013	2014				2015
Новосибирская 32	4.93*	3.21	3.78*	2.44	3.57	4.79*	5.77*	4.070	Контроль	
Новосибирская 40	5.64	3.36	4.65	2.26	3.78	5.50	5.11	4.329	Нет	
Новосибирская 51	5.54	3.34	4.46	2.24	4.08*	5.37	4.87	4.271	Нет	
Новосибирская 2	5.66	3.42	5.49*	2.14*	3.14	5.49	4.99	4.333	Нет	
Новосибирская 3	5.86	3.74*	4.67	2.35	3.59	5.36	5.42	4.427	Нет	
Обская озимая	5.90	3.72*	4.72	2.49*	3.54*	5.56	5.14	4.439	Нет	
Средние (1) ± t*σ	5.588 ± 0.36	3.465 ± 0.21	4.628 ± 0.57	2.320 ± 0.13	3.617 ± 0.34	5.345 ± 0.31	5.217 ± 0.34	4.3114	0.241	Нет
Средние (2) ± t*σ	5.720 ± 0.18	3.333 ± 0.16	4.625 ± 0.15	2.322 ± 0.12	3.524 ± 0.27	5.456 ± 0.1	5.106 ± 0.26			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5%). *F*-критерий = 0.0813; ст. св. = 5, 36; *p* = 0.9947. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 0.4711 (10.9 % общего среднего). НСР (1 %) = 1.8117, НСР (5 %) = 1.3511, НСР (10 %) = 1.1247.

Здесь и в табл. 2–5: средние (1) ± t\*σ – средние за год значения исходных величин признака всех 6 сортов с доверительными интервалами; *t* = 2.576 (*p* = 0.99), σ – ошибка средней (Миллс, 1958). \* значение признака за пределами доверительного интервала. Средние (2) ± t\*σ – средние за год по сортам значения величин признака после исключения значений, отмеченных \*, с доверительными интервалами.

**Таблица 2.** Продуктивный стеблестой (число продуктивных стеблей / м<sup>2</sup>). Дисперсионный анализ различия средних между сортами

**Table 2.** Productive stablestoy. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая						Средние	Разница	Значимость	
	2009	2010	2011	2012	2013	2014				2015
Новосибирская 32	650	425	603	464	440	756*	556.0	556.3	Контроль	
Новосибирская 40	572	417	586	392	472	631*	563.0	519.0	-37.29	Нет
Новосибирская 51	571	428	539*	369	475	667	528.0	511.0	-45.29	Нет
Новосибирская 2	540	434	545	365	392*	662	580.0	502.6	-53.71	Нет
Новосибирская 3	752*	465	630*	460	421	706	689.0	689.0	32.71	Нет
Обская озимая	608	501*	582	506*	410	666	521.0	542.0	-14.29	Нет
Средние (1) ± t*σ	615.5 ± 80.7	445.0 ± 33.7	580.8 ± 36.4	426.0 ± 77.0	435.0 ± 35.4	681.3 ± 45.9	572.8 ± 64.2	536.64	-19.64	Нет
Средние (2) ± t*σ	588.2 ± 36.9	433.8 ± 21.3	579.0 ± 31.5	410.0 ± 49.7	437.8 ± 35.1	675.3 ± 26.3	549.6 ± 28.4			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5%). *F*-критерий = 0.6300; ст. св. = 5, 36; *p* = 0.6780. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 40.962 (7.63 от общего среднего). НСР (1 %) = 157.54, НСР (5 %) = 117.49, НСР (10 %) = 97.801.

Зимостойкость Новосибирской 40, Новосибирской 51 и (в большей степени) Новосибирской 3 превысила показатель стандарта, а Новосибирская 2 и Обская озимая, напротив, уступили ему по устойчивости; однако различия были недостоверными (НСР (5 %) = 9.48; см. табл. 4).

В целом зимостойкость поздних сортов, как правило, была выше, чем у стандарта. У всех сортов также наблюдалось недостоверное превышение значений над стандартом по полевой всхожести (НСР (5 %) = 5.05; см. табл. 5). В большей степени оно было выражено у Новосибирской 40, Новосибирской 2 и Новосибирской 3. Однако в целом признак показал отчетливую тенденцию к возрастанию в процессе выведения сортов.

Продуктивная кустистость продемонстрировала слабое снижение у Новосибирской 40 и Новосибирской 51 и слабое недостоверное превышение у остальных сортов. Недостоверные отличия от стандарта наблюдались и по содержанию клейковины: у Новосибирской 40, Новосибирской 51 и Новосибирской 2 отмечено превышение, у остальных сортов – снижение. По массе 1000 зерен все сорта превысили стандарт, Новосибирская 2 – достоверно. Также у всех сортов выявлено недостоверное увеличение веса зерна с растения, числа зерен с растения, числа колосков в главном колосе (достоверное лишь у Обской озимой), числа зерен в главном колосе (у Новосибирской 3, напротив, снижение). Такой признак, как натура, также слабо (недостоверно) пре-

**Таблица 3.** Число растений к уборке (число растений / м<sup>2</sup> при уборке). Дисперсионный анализ различия средних между сортами

**Table 3.** Number of plants to be harvested. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая							Средние	Разница	Значимость
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015			
Новосибирская 32	112*	114*	98	84	56	107	95	95.14	Контроль	
Новосибирская 40	98	93	107	80	61	111*	84	90.57	-4.57	Нет
Новосибирская 51	99	92	97	81	61	107	79	88.00	-7.143	Нет
Новосибирская 2	88*	91	105	63	45	98*	79	81.29	-13.86	Нет
Новосибирская 3	108	105	103	81	48	108	93*	92.29	-2.857	Нет
Обская озимая	92	101	95*	88	49	98*	76	85.57	-9.5	Нет
Средние (1) ± t*σ	99.50 ± 9.63	99.33 ± 9.56	100.8 ± 5.07	79.50 ± 9.04	53.33 ± 7.32	104.8 ± 5.77	84.33 ± 8.35	88.81	-6.333	Нет
Средние (2) ± t*σ	99.25 ± 8.5	96.4 ± 7.2	102.0 ± 5.0	79.5 ± 9.0	53.33 ± 7.3	107.3 ± 0.86	79.5 ± 4.3			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5 %). *F*-критерий = 0.4729; ст. св. = 5, 36; *p* = 0.7940. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 7.2142 (8.12 % общего среднего). НСР (1 %) = 27.745, НСР (5 %) = 20.691, НСР (10 %) = 17.225.

**Таблица 4.** Зимостойкость (% перезимовавших растений / м<sup>2</sup>). Дисперсионный анализ различия средних между сортами

**Table 4.** Winter hardiness. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая							Средние	Разница	Значимость
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015			
Новосибирская 32	65	61	67	70	54	75	55*	63.86	Контроль	
Новосибирская 40	65	64	70	54	75	58	65	65.29	1.429	Нет
Новосибирская 52	70	67	67	72	49	74	58	65.29	1.429	Нет
Новосибирская 2	68	66	72*	65*	46*	71*	56	63.43	-0.429	Нет
Новосибирская 3	80*	71*	69	68	50	74	58	67.14	3.286	Нет
Обская озимая	70	55*	65*	68	50	74	57	62.71	-1.143	Нет
Средние (1) ± t*σ	69.67 ± 5.82	64.00 ± 5.8	68.50 ± 2.81	68.83 ± 2.52	50.50 ± 3.25	73.83 ± 1.55	57.00 ± 1.34	64.62	0.762	Нет
Средние (2) ± t*σ	67.6 ± 2.89	64.5 ± 3.41	68.5 ± 2.47	69.0 ± 1.49	49.7 ± 0.86	74.4 ± 0.63	57.4 ± 1.03			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5 %). *F*-критерий = 0.2360; ст. св. = 5, 36; *p* = 0.9441. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 3.304 (5.11 % общего среднего). НСР (1 %) = 12.709, НСР (5 %) = 9.4777, НСР (10 %) = 7.8898.

высил показатель стандарта, а показатель высоты растений был несколько меньше, чем у сорта стандарта.

Результаты дисперсионного анализа продемонстрировали изменение уровней выраженности признаков у сортов в процессе их выведения. Так, зарегистрирована тенденция повышения средней за 7 лет урожайности. Этому сопутствовало снижение средней по годам плотности продуктивного стеблестоя у всех сортов кроме Новосибирской 3. Еще более отчетливо такая тенденция проявилась для плотности растений к уборке. Напротив, средняя по годам выраженность зимостойкости возросла за исключением Новосибирской 2. Полевая всхожесть также имела тенденцию к увеличению. Такой важный для селекции признак, как продуктивная кустиность, слабо изменился при переходе к новым сортам. Содержание клейковины в зерне проявило тенденцию к по-

вышению кроме двух последних сортов, Новосибирская 3 и Обская озимая, у которых оно снизилось. Масса 1000 зерен отчетливо возрастала при переходе к новым сортам, в частности для Новосибирской 2 и Новосибирской 3. У сортов слабо возрастал вес зерна с растения, но заметно повысилось их число, недостоверно увеличилось количество колосков в главном колосе, но более ощутимо возросло число зерен в нем. Выраженность такого признака, как натура, крайне слабо возросла в процессе селекции, в наибольшей степени – у Новосибирской 3. Средняя по годам высота растений в процессе селекции сортов снижалась устойчиво.

Резюмируя результаты дисперсионного анализа, можно прийти к следующему заключению. Селекция сортов, направленная в первую очередь на увеличение урожайности, сопровождалась снижением средней по годам плотности

**Таблица 5.** Полевая всхожесть (% всходов / м<sup>2</sup>, % числа высеванных / м<sup>2</sup> всхожих в лабораторных условиях семян). Дисперсионный анализ различия средних между сортами

**Table 5.** Field germination. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая							Средние	Разница	Значимость
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015			
Н-32	65.3	74.8	78.8*	71.0	79.0	80.6	74.9*	74.91	Контроль	
Новосибирская 40	73.3	74.0	94.3*	65.6*	78.7	85.1	77.7	78.44	3.531	Нет
Новосибирская 51	66.1	75.1	83.8	67.2	79.0	85.9	79.3	76.63	1.714	Нет
Новосибирская 2	75.3	77.0	88.8	73.1	80.4	83.9	79.6	79.73	4.814	Нет
Новосибирская 3	77.8*	80.3*	90.4	70.3	73.5*	83.9	80.7*	79.56	4.643	Нет
Обская озимая	70.1	68.5	83.5	74.2*	77.6	85.0	77.1	76.57	1.657	Нет
Средние (1) ± t*σ	71.32 ± 5.31	74.9 ± 4.1	86.60 ± 5.9	70.23 ± 3.5	78.03 ± 2.52	84.07 ± 1.96	78.22 ± 2.19	76.04	1.131	Нет
Средние (2) ± t*σ	70.02 ± 5.02	73.9 ± 3.68	86.5 ± 2.91	70.4 ± 3.14	78.9 ± 1.16	84.1 ± 1.96	78.4 ± 1.57			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5 %). *F*-критерий = 0.6564; ст. св. = 5, 36; *p* = 0.6586. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 4.9142 (6.46 % общего среднего). НСР (1 %) = 18.900, НСР (5 %) = 14.095, НСР (10 %) = 11.73.

продуктивного стеблестоя и плотности растений при уборке. Параллельно возрастала полевая всхожесть семян и зимостойкость: выраженность признаков, повышающих выживаемость посевов в период «посев – весна». То есть повышение средней по годам урожайности приводило к снижению выраженности продуктивного стеблестоя (и связанной с ней плотности растений к уборке, так как продуктивная кустистость слабо менялась). При этом повышение урожайности, очевидно, было вызвано увеличением массы 1000 зерен, числа и веса зерен с растения, а также числа зерен в главном колосе: увеличением выраженности продуктивности индивидуальных растений. Кроме того, устойчиво снижалась высота растений, что при повышении урожайности означало рост эффективности использования ими ресурсов на единицу урожая.

Процесс выведения сорта для условий Сибири может занимать более двух десятков лет и включает два этапа: селекцию на зимостойкость и селекцию на увеличение урожая, его качества и стабильности в условиях разных лет. Поэтому важна устойчивость по годам выраженности изученных признаков, которые вносят вклад в величину урожая. В то же время для региона характерен резко выраженный континентальный климат. Для определения влияния условий жизненного цикла у озимых на развитие признаков, оцениваемых селекционером на разных этапах цикла, и их взаимодействия в процессе формирования будущего урожая проведен анализ динамики выраженности группы из 14 признаков по годам у 6 сортов.

#### Динамика выраженности признаков по годам

На основании выраженности признаков, приведенной в табл. 1–5, можно заметить, что в условиях одного года сорта реагировали на условия среды сходно. Следовательно, средняя величина выраженности признака по всем сортам за год, вероятно, точно отражает реакцию признака у со-

ртов на условия конкретного года (жизненного цикла). Это предположение позволяет сократить объем анализируемой информации. В табл. 1–5 средние величины обозначены «средние (1)» с доверительными интервалами для *p* = 0.99. В пределы этих интервалов не всегда попадали все 6 значений конкретного признака в конкретном году. В табл. 1–5 такие «выпадающие» значения обозначены звездочкой. С вероятностью *p* = 0.99 можно предположить, что они не принадлежат одной и той же генеральной совокупности значений случайной величины (выраженности конкретного признака у изучаемых сортов). То есть в силу генетических особенностей конкретный сорт в условиях конкретного года среагировал формированием рассматриваемого признака достоверно сильнее остальных сортов. Такие значения были исключены из рассмотрения. Для скорректированных таким образом групп данных вычислены новые средние значения в табл. 1–5, которые обозначены как «средние (2)». На их основе составлена табл. 6, в которой схематически отражена динамика по годам средней по сортам выраженности 14 признаков. Для упрощения восприятия в ней приведены не средние величины, а их относительные символы.

Следует отметить, что такая же таблица составлена для средних (1) (*p* = 0.99). Оба варианта почти идентичны – за исключением семи случаев достоверности при переходе к следующему поколению. Это связано с тем, что в результате корректировки групп данных из рассмотрения исключены значения за пределами доверительных интервалов. Так, дисперсия в скорректированных группах снизилась, что уменьшило ширину доверительных интервалов для средних (2) (*p* = 0.99) и добавило в табл. 6 еще семь случаев достоверных различий при переходе к следующему поколению.

Табл. 6 качественно отражает динамику выраженности по годам всего комплекса изученных признаков, что по-

**Таблица 6.** Схематическая динамика и статистические показатели средних (2) по сортам величин выраженности признаков

**Table 6.** Schematic dynamics and statistical indicators of the average (2) values of the severity of signs for varieties

Признак	Уровень выраженности средних по сортам величин признаков в зависимости от года урожая							Статистические показатели ежегодных средних (2) по сортам величин признаков (p = 0.99)		
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	Максимум	Медиана	Минимум
Урожайность, т/га	Ш↓⊕	□?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	□?↑⊕	ш?↓⊕	ш?	5.72 ± 0.18	4.02	2.32 ± 0.12
Продуктивный стеблестой	ш?↓⊕	□?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	□?↑⊕	Ш↓⊕	ш?	675.25 ± 26.25	542.5	410.0 ± 49.7
Число растений к уборке	ш?↓⊕	ш?↑⊕	ш?↓⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?	107.33 ± 0.86	80.33	53.33 ± 7.32
Зимостойкость, %	ш?↓⊕	ш?↑⊕	ш?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?	74.4 ± 0.63	62.05	49.7 ± 0.85
Полевая всхожесть, %	□?↑⊕	□?↑⊕	Ш↓⊕	□↑⊕	ш?↑⊕	ш?↓⊕	ш?	86.5 ± 2.91	78.26	70.02 ± 5.02
Кустиность	□?↓⊕	□↑⊕	□?↓⊕	□?↑⊕	Ш↓⊕	ш?↑⊕	ш?	8.08 ± 0.49	6.37	4.66 ± 0.23
Клейковина, %	□?↑⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	ш?↑⊕	ш?↓⊕	ш?	31.54 ± 2.71	25.23	18.92 ± 2.03
Масса 1000 зерен	ш?↑⊕	ш?↑⊕	Ш↓⊕	□↑⊕	ш?↓⊕	□?↑⊕	ш?	38.93 ± 2.33	32.48	26.03 ± 0.98
Вес зерна с растения, г	□?↓⊕	□?↑⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?↑⊕	ш?	11.02 ± 0.85	7.43	3.84 ± 0.47
Число зерен с растения	□?↓⊕	□?↓⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?↑⊕	ш?	282 ± 12.0	213.5	145.4 ± 9.92
Число колосков (гл. колос)	□?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	□?↑⊕	Ш↓⊕	□?↑⊕	□?	20.2 ± 0.33	18.78	17.35 ± 0.58
Число зерен в гл. колосе	□?↑⊕	□?↓⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?↑⊕	□?	51.4 ± 3.11	44.2	37.0 ± 0.0
Натура	□?↑⊕	Ш↓⊕	ш?↓⊕	□?↓⊕	□↑⊕	□↑⊕	□?	812.4 ± 4.62	783.0	753.6 ± 9.41
Высота растений, см	Ш↓⊕	□?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	ш?↓⊕	□?↑⊕	ш?	126.0 ± 2.78	104.9	83.8 ± 4.64

Примечание. □ – минимальное (Ш – максимальное) за 7 лет значение среди ежегодных средних (2) по сортам величин выраженности признака; □? (ш?) – значение средней (2) по сортам за год величины выраженности признака, меньшее медианы (больше медианы); ⊕ – различия достоверны (⊖ – недостоверны) (p = 0.99) при переходе к следующему поколению; ↑ – возрастание (↓ – убывание) при переходе к следующему поколению.

зволюет, на наш взгляд, оценить уровень их взаимосвязи с урожайностью. Так, наиболее тесную связь на качественном уровне с урожайностью в разные годы продемонстрировал продуктивный стеблестой, в несколько меньшей степени эта связь проявилась с числом растений к уборке на квадратный метр.

Известно, что число семян, всхожих в лабораторных условиях и высеваемых в поле осенью на единицу площади, больше числа растений, убираемых с той же площади. В табл. 7 приведены показатели средней по сортам выживаемости в периоды «посев – весна» (начало вегетации) и «весна – уборка» за годы наблюдений. Можно заметить, что при уборке в 2009, 2010, 2011 и 2014 гг. средняя по сортам плотность растений составила ~100 растений на квадратный метр (см. табл. 3, 7). Каждый год она сопровождалась различными величинами выживаемости в обоих периодах жизни растений, но их произведение (выживаемость за весь жизненный цикл растений) было постоянным – 0.17. Повышенная выживаемость в одном периоде жизни растений сопровождалась пониженной величиной в другом, и наоборот (см. табл. 7). Эта закономерность проявилась че-

тыре раза за семь лет, то есть она не случайна. Тем более, что максимальный урожай зарегистрирован в 2009 г. Вероятно, поэтому величина общей выживаемости озимых сортов, равная 0.17, отражает их потенциальные возможности по этому показателю в рамках использованной технологии возделывания, в первую очередь при норме высева в опыте 600 семян, всхожих в лабораторных условиях, на квадратный метр.

Частичная гибель растений также отмечена после возобновления вегетации весной (выживаемость в период «весна – уборка» менее единицы; см. табл. 7). Вероятно, она ограничена стадией весеннего кущения (апрель – май), потому что при уборке практически не было растений, погибших на более поздних стадиях развития. Следовательно, можно предположить, что на стадии весеннего кущения, по крайней мере эти четыре года, действовал механизм, определявший плотность растений, способных приступить к формированию урожая. Конечно, он действовал во многом в зависимости от генотипа, физиологического состояния и плотности перезимовавших растений и от складывавшихся в то время гидротермических условий. Динамика условий

**Таблица 7.** Средняя по сортам выживаемость и продуктивность растений на разных этапах развития  
**Table 7.** Average plant survival and productivity by variety at different stages of development

Год урожая	Число растений весной / м <sup>2</sup>	Выживаемость «посев – весна»	Число растений при уборке / м <sup>2</sup>	Выживаемость		Число продуктивных стеблей / м <sup>2</sup>	Урожай, г/м <sup>2</sup>	Урожай, г/м <sup>2</sup>	
				«весна – уборка»	общая			растение	главный колос
2009	298	0.5	99.5	0.33	0.17	616	539	5.62	0.91
2010	288	0.48	99.3	0.35	0.17	445	347	3.49	0.78
2011	356	0.59	100.8	0.28	0.17	581	463	4.59	0.8
2012	290	0.48	79.5	0.27	0.13	426	232	2.92	0.55
2013	236	0.39	53.3	0.23	0.09	435	362	6.79	0.83
2014	372	0.62	104.8	0.28	0.17	681	535	5.1	0.79
2015	268	0.45	84.3	0.32	0.14	579	522	6.2	0.91

Примечание. Норма высева – 600 всхожих в лабораторных условиях семян / м<sup>2</sup>. Число растений весной = норма высева \* всхожесть \* зимостойкость. Выживаемость «посев – весна» = число растений весной, деленное на норму высева. Выживаемость «весна – уборка» = число растений при уборке, деленное на число растений весной. Выживаемость общая = число растений при уборке, деленное на норму посева.

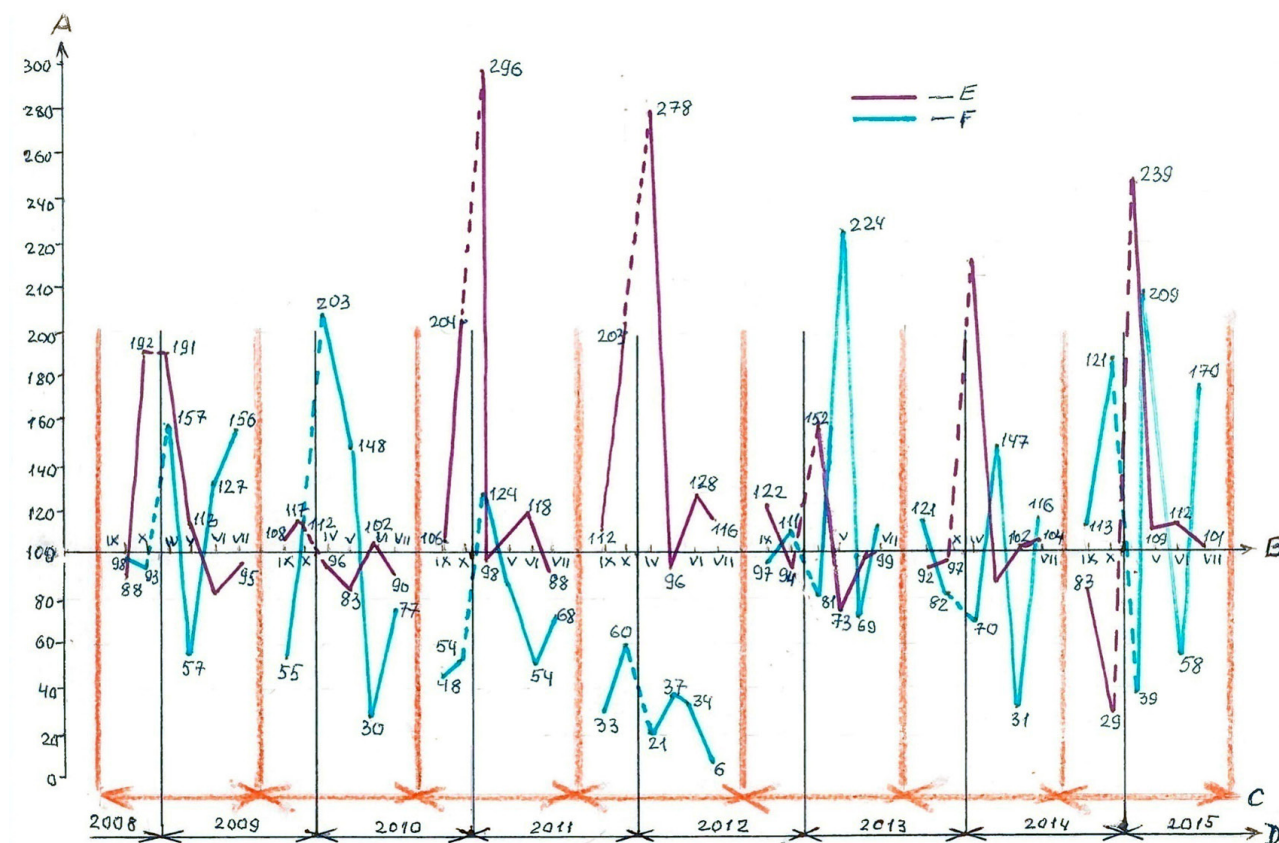
схематически представлена на рисунке. Это подтверждает, на наш взгляд, сравнение указанных условий в апреле и мае 2009 и 2010 гг. 2009 г.: слабые ночные заморозки в апреле не ниже –5 °С и несколько заморозков в начале мая не ниже –1.7 °С; основная часть осадков (27 из 39 мм) в апреле выпала в последние 5 дней, это сгладило их резкое сокращение в мае (21 мм, или 57 % месячной нормы; см. рисунок); среднемесячные температуры воздуха в апреле и мае составили 4,4 и 12,3 °С соответственно. 2010 г.: первые 5 дней апреля круглосуточно наблюдались отрицательные температуры – до –16 °С; основная часть осадков в апреле выпала во второй половине месяца (44 из 50 мм), в мае выпало 54 мм (148 % месячной нормы); среднемесячные температуры воздуха составили 2.2 и 9.1 °С соответственно. Несмотря на заметные различия в температурном режиме апреля 2009 г. и апреля 2010 г., общая выживаемость была одинаковой (см. табл. 7).

В то же время плотность растений в эти два года достоверно не различалась (см. табл. 6, 7), при этом плотность продуктивных стеблей и урожайность, напротив, имели достоверные различия. Очевидно, это было обусловлено различиями в гидротермических условиях в июне и июле. В 2009 г. наблюдалась повышенная влагообеспеченность, а в 2010 г. – резко сниженное количество осадков: 30 и 77 % соответствующих месячных норм (см. рисунок). Достоверное снижение урожайности в 2010 г. по сравнению с предыдущим годом отражает уровень засухоустойчивости сортов, что подчеркивает необходимость ее повышения у новых сортов.

Осенний пар в 2010 г. содержал достаточные запасы продуктивной влаги, и осенью посеги смогли развить высокую зимостойкость (см. табл. 6; 2011 г.). На основе зимних и апрельских осадков (см. рисунок) у них в 2011 г. сформировалась повышенная плотность растений к уборке. В условиях небольшого объема весенне-летних осадков сорта сформировали увеличенные величины продуктивного стеблестоя (при пониженной кустистости) и урожая (см. табл. 6). В целом условия апреля – мая в 2011 г. были качественно такими же, как в 2009 г.

Осеннее развитие посевов в 2011 г. проходило в условиях резко сниженного количества осадков в летние и осенние месяцы при крайне высоких температурах воздуха (см. рисунок). При этом запасов влаги в почве, вероятно, было достаточно для развития у посевов повышенной зимостойкости. В апреле – мае 2012 г. температурные условия качественно были такими же, как в предыдущем году, но на фоне уменьшенного количества осадков (21 и 37 % месячных норм соответственно; см. рисунок). Их также было гораздо меньше, чем в предыдущие годы, в оставшуюся часть вегетации. Под влиянием засухи у посевов сформировались минимальные за годы наблюдений показатели всех изученных признаков – кроме максимальных за эти годы величин зимостойкости и клейковины (см. табл. 6). Очевидно, под влиянием сильной весенней засухи у посевов не было условий для проявления в полной мере упомянутого выше механизма создания плотности растений, формировавших урожай (общая выживаемость составила 0.13; см. табл. 7).

Последствия засухи 2012 г., несомненно, стали главной причиной самой низкой за годы наблюдений общей выживаемости посевов на следующий год (0.09; см. табл. 7). Первые этапы развития растений в сентябре 2012 г. проходили при повышенной температуре воздуха и недостаточных запасах продуктивной влаги в почве (см. рисунок). Это, очевидно, угнетало развитие растений и их зимостойкости (она была минимальной за все годы) – как следствие, зарегистрирована минимальная выживаемость за период «посев – весна» (0.39; см. табл. 7). У таких максимально изреженных посевов ослабленные зимовкой выжившие растения весной 2013 г., вероятно, не смогли реализовать механизм компенсации плотности растений в весенний период. Об этом свидетельствует минимальная за все годы выживаемость в период «весна – уборка». В результате зарегистрированы минимальные за все годы показатели зимостойкости и числа растений к уборке и пониженные величины продуктивного стеблестоя (несмотря на повышенную кустистость) и урожая (см. табл. 6).



Схематическая динамика среднемесячных температур воздуха и суммы осадков за месяц в процентах от нормы за месяц

A – % нормы за месяц; B – месяцы вегетации растений в течение жизненных циклов; C – границы жизненных циклов; D – годы наблюдений; E – среднемесячная температура воздуха; F – сумма осадков за месяц.

Для осенних посевов в 2013 г. отмечены более благоприятные условия, чем в предыдущем году. Пар за счет зимних, весенних и летних осадков содержал достаточное количество продуктивной влаги, кроме того, в сентябре выпало 121 % месячной нормы, а в октябре, напротив, лишь 82 %. Для растений были созданы условия снижения оводненности тканей перед зимовкой, что благоприятствовало развитию их зимостойкости (максимальной за годы наблюдений; см. табл. 6). Выживаемость в период «всходы – весна» и плотность перезимовавших растений также были максимальными (0.62 и 372 растения / м<sup>2</sup> соответственно; см. табл. 7). И хотя выживаемость в период «весна – уборка» 2014 г. была низкой за счет действия механизма компенсации плотности растений весной (0.28; см. табл. 7), плотность растений при уборке и продуктивный стеблестой были максимальными, а урожай, в отличие от 2009 г., только повышенным, но не максимальным. Причина, на наш взгляд, связана с тем, что в 2009 г. число растений и число продуктивных стеблей на единицу площади были повышенными, а не максимальными, как в 2014 г. Следовательно, на каждое растение и каждый стебель в 2014 г. могло приходиться меньше ресурсов (влаги и питательных веществ). Так, масса 1000 зерен в 2009 г. была повышенной, а в 2014 г. – пониженной (см. табл. 6). Более того, минимум летних осадков в 2009 г. пришелся на май (57 % месячной нормы, см. рисунок), а в 2014 г. на июнь

(31 % месячной нормы), когда формируется продуктивность индивидуальных растений.

Сопоставление результатов 2013 и 2014 гг. свидетельствует о том, что отбор на засухоустойчивость посевов озимой пшеницы в осенний период и на высокую зимостойкость после осенней засухи может повысить выживаемость озимых сортов в условиях разных лет и, следовательно, стабильность урожаев по годам. Действительно, высокую зимостойкость в засушливую осень способны развивать лишь растения с высокой засухоустойчивостью. Поэтому отбор на повышение зимостойкости в условиях осенней засухи будет повышать устойчивость к обоим факторам (осенней засухе и зимовке).

В 2014 г. осенние посевы развивались в условиях, неблагоприятных для зимостойкого состояния растений: повышенное количество осадков в сентябре и октябре (113 и 181 % месячных норм соответственно; см. рисунок), вероятно, привело к повышенной оводненности тканей растений. Температура воздуха в эти месяцы была пониженной: 83 и 29 % месячных норм соответственно (см. рисунок). В результате достоверно снизились зимостойкость посевов по сравнению с прошлым годом (см. табл. 6; 2015 г.) и выживаемость в период «посев – весна» 2015 г. (0.45; см. табл. 7). Вероятно, из-за повышенных температур воздуха во второй половине апреля (239 от месячной нормы; см. рисунок) механизм компенсации плотности растений весной смог сформировать



лишь пониженную плотность растений к уборке (см. табл. 6). Несмотря на резкие колебания осадков после возобновления вегетации весной, у посевов, по-видимому, поддерживался достаточно благоприятный режим обеспечения влагой. Результатом стали повышенные продуктивный стеблестой (за счет увеличенной кустистости) и урожай, хотя и были достоверно ниже, чем в предыдущем году (см. табл. 6). Это обстоятельство указывает на необходимость увеличения зимостойкости новых сортов и в условиях избыточного осеннего увлажнения. Лишь дважды зимостойкость посевов была либо минимальной (в год урожая 2013 г.: из-за засухи 2012 г. не был накоплен необходимый уровень продуктивной влаги для осеннего развития растений), либо пониженной (в год урожая 2015 г.: из-за сильного переувлажнения осенью 2014 г.). В остальные 5 лет устойчивость посевов сортов к факторам зимовки была высокой (см. табл. 6).

Вес 1000 зерен пять раз был либо максимальным, либо повышенным. Лишь в 2012 г. из-за засухи он достиг минимума, а его пониженный уровень зарегистрирован в 2014 г. в условиях максимальной плотности растений продуктивных стеблей. Вероятно, это произошло из-за минимально доступного объема ресурсов (влаги и питательных веществ), приходившихся на одно растение/стебель. Можно предположить, что такая ситуация стала причиной минимальной или пониженной выраженности признаков продуктивности индивидуальных растений (числа и веса зерен с растения и числа колосков и зерен в главном колосе) в ряде случаев. Так, в 2009, 2011 и 2014 гг. это произошло из-за повышенной или максимальной плотности растений или продуктивных стеблей; в 2010 г. – из-за засухи в июне – июле; в 2012 г. – из-за засухи 2011–2012 гг. Напротив, максимально продуктивными растения были в 2013 г. – скорее всего, из-за минимальной плотности и пониженного продуктивного стеблестоя при уборке. Число колосков и зерен в главном колосе при этом было пониженным.

Таким образом, вероятно, объем ресурсов, приходившихся на одно растение/стебель в летний период, определял отрицательную зависимость между выраженностью признаков плотности растений/стеблей к уборке и выраженностью признаков продуктивности индивидуальных растений в динамике реагирования сортов на условия окружающей среды в разные годы. Это предположение, на наш взгляд, подтверждает сравнение урожайности (максимальной и повышенной) с количеством осадков, приходившихся на июнь – июль при среднемесячных температурах, близких к норме: 2009, 2011, 2014 и 2015 гг. (см. табл. 1, 7; см. рисунок).

## Обсуждение

В резко меняющихся год от года условиях среды (богара) сорта продемонстрировали пластичность, часто достоверно меняя выраженность признаков, обеспечивающих величину и качество урожая. Посевы сортов резко снизили урожайность в 2010 г. под влиянием длительных и сильных заморозков в апреле и засухи летом; в 2012 г. – из-за длительной засухи, начавшейся летом 2011 г. и продолжавшейся весь теплый период 2012 г.; в 2013 г. – из-за недостатка влаги в почве осенью 2012 г. (во многом вследствие засухи

2011–2012 гг.), вызвавшего развитие у посевов слабого уровня зимостойкости.

Селекцию на устойчивость к таким сочетаниям метеорологических факторов следует включить в процесс выведения новых сортов. Для сортов также необходимы устойчивость к пестрому почвенному составу региона, снижение высоты растений и повышение эффективности использования ими питательных веществ (например, отбор на высокую урожайность на почвах с низким плодородием). Это позволит наращивать и стабилизировать по годам урожайность новых сортов, снижая затраты ресурсов на единицу продукции, то есть действовать в рамках представлений об экологически устойчивом сельском хозяйстве (sustainable agriculture).

Три данных случая пониженной или минимальной урожайности за 7 лет наблюдений во многом обусловлены недостатком продуктивной влаги в периоды «посев – весна» (посев по пару) и/или «весна – уборка». Для снижения ущерба для посевов в такие годы у новых сортов следует повышать засухоустойчивость на обоих этапах жизненного цикла растений, добиваясь при этом максимального сбережения влаги в почве для фазы налива зерна. Такое сбережение влаги может существенно увеличить урожай зерна (Borrell et al., 2014).

Как отмечено выше, устойчивость к засухе на этапе «посев – весна» можно повысить путем отбора на высокую зимостойкость растений, проходящих осеннее развитие в условиях засухи, потому что неустойчивые к засухе и, следовательно, угнетенные растения не способны развивать высокую зимостойкость. Также ее повышение прослеживается среди изученных в работе сортов.

В исследованиях яровых культур принято различать засухоустойчивость до и после цветения (Varoquaux et al., 2019). В нашем опыте в посевах озимых происходило весеннее изреживание, так как лишь около трети перезимовавших растений сохранялось до уборки. На процессы жизнедеятельности утраченных в это время растений были затрачены ресурсы (влага, питательные вещества). Их можно было бы использовать для развития остальных растений на стадии цветения – налива зерна. Так как весеннее изреживание во многом зависит от плотности перезимовавших растений, бесполезно затрачиваемые в таких случаях ресурсы можно было бы сохранить путем сокращения плотности перезимовавших растений и внести тем самым вклад в засухоустойчивость этих растений в период «весна – уборка». В свою очередь такое сокращение плотности возможно путем снижения нормы высева и повышения выживаемости в период «посев – весна». Эту выживаемость обеспечивают полевая всхожесть и зимостойкость посевов. Следовательно, повышение выживаемости в период «посев – весна» (в процессе выведения изученных сортов) за счет увеличения зимостойкости и всхожести может внести вклад в рост засухоустойчивости растений как в осенний (отмечено выше), так и весенне-летний период при условии сокращения плотности перезимовывающих растений.

Признано, что сохранение зеленой окраски растений во время засухи после цветения, при наливе зерна, является критерием устойчивости в этом жизненном цикле

растений (Borrell et al., 2014). Такие генотипы называют stay green (оставайся зеленым). Показано, что они повышают урожай зерна у сорго, мягкой пшеницы, кукурузы и риса (Borrell et al., 2014). Это происходит в частности благодаря сокращению транспирационной поверхности листьев (их размеров), увеличению поглощения влаги из почвы из-за изменения архитектуры корневой системы, улучшению взаимодействия корней с арбускулярными микоризными грибами (например, Watts-Williams et al., 2019). Следовательно, необходимо вести селекцию на способность длительно сохранять зеленую окраску в условиях засухи и на снижение листовой поверхности у новых сортов.

Высокая зимостойкость посевов также требуется и в годы с избыточным осенним увлажнением и пониженными температурами (например, осень 2014-го). Такие условия, как и осенняя засуха, угнетают формирование высокой устойчивости.

Таким образом, проблема повышения засухоустойчивости озимых посевов, являясь центральной в вопросе повышения величины и стабильности урожаев, во многом зависит от уровня их зимостойкости в условиях разных лет. Очевидно, такой подход к сбережению ресурсов, способствующий повышению засухоустойчивости посевов, требует дополнительных исследований. Они необходимы еще и потому, что, как ожидается, изменения климата приведут к более частым и сильным засухам, затрагивающим основные полевые культуры (Tuagi et al., 2017). Однако необходимость таких исследований диктует еще одно обстоятельство.

Из результатов дисперсионного анализа следует, что урожайность сортов в среднем за 7 лет повышалась при переходе к новым сортам (в табл. 1–5 сорта приведены в порядке их регистрации). Ее рост сопровождался некоторым снижением выраженности признаков, которые качественно теснее всего связаны с урожайностью: плотность продуктивных стеблей и особенно растений к уборке. В то же время наблюдалось последовательное увеличение выраженности признаков продуктивности индивидуальных растений: числа и веса зерен как с растения, так и в главном колосе; возрастала и масса 1000 зерен. Таким образом, в условиях богары и при существующей технологии возделывания озимой пшеницы (в первую очередь при норме высева 6 млн всхожих в лабораторных условиях семян на гектар) отбор на повышение урожайности сопровождался снижением выраженности признаков, наиболее тесно связанных с ней, и возрастанием выраженности признаков продуктивности индивидуальных растений, проявивших обратную связь с урожайностью. То есть в процессе селекции снижение урожайности из-за уменьшения выраженности положительно связанных с ней признаков с превышением компенсировалось ростом выраженности признаков продуктивности индивидуальных растений. Можно предположить, что при выведении новых сортов увеличение их урожайности будет следовать этой тенденции. Эта гипотеза требует экспериментальной проверки в процессе выведения новых сортов при условии снижения нормы высева и повышения зимостойкости и засухоустойчивости.

Так, при указанном условии можно рекомендовать от-

бирать растения, во-первых, с ограниченным сроком весеннего кущения, что позволит выделять формы со стеблями, близкими по высоте и продуктивности, во-вторых, отбирать растения с повышенной продуктивностью: с увеличенной озерненностью колосьев и выровненной увеличенной крупностью зерен в них. В пользу предлагаемой рекомендации косвенно служит следующее наблюдение. Усредненные по всем сортам общая урожайность и урожайность одного растения (см. табл. 7) можно рассматривать как показатели популяции, состоящей из нескольких генотипов. Из табл. 7 следует, что в годы с высокой плотностью растений при уборке и плотностью продуктивных стеблей продуктивность среднего растения была тесно связана с урожайностью всей популяции. Следовательно, при отборе в таких условиях самых продуктивных растений можно рассчитывать на повышенную продуктивность посева их семенами в следующем поколении.

Для увеличения эффективности использования новыми сортами питательных веществ селекцию следует вести на снижение высоты растений на почвах с низким плодородием. Кроме того, по данным литературы, изученные признаки в значительной степени зависят от комплекса почвенных микроорганизмов (например, Vance, 2001). Поэтому в процессе выведения новых сортов необходимо учитывать быстро накапливающиеся данные о вкладе почвенной микробиоты в формирование урожайности сельскохозяйственных культур.

## Заключение

На протяжении семи лет изучена динамика четырнадцати количественных признаков у шести сортов озимой мягкой пшеницы. Посевы проведены в условиях богары лесостепной зоны Западной Сибири на выщелоченных суглинистых черноземах полей СибНИИРС (Новосибирск). Сорта выведены одной группой исследователей на основе генетического разнообразия, полученного скрещиванием инбредных клонов (3–5 поколений инбридинга) пырея сизого *Elytrigia intermedia* с сортами озимой пшеницы интенсивного типа. И хотя посевы озимых после возобновления вегетации весной ко времени посева яровых культур успевали пройти часть своего развития за счет зимних осадков, засуха остро ощущалась на стадии налива зерна. На наш взгляд, в условиях применяемой в регионе технологии возделывания озимой пшеницы возможны два направления снижения остроты проблемы, которые следует исследовать в процессе выведения новых сортов. Во-первых, прямая селекция фенотипов, длительно сохраняющих зеленую окраску в условиях засухи, так называемых фенотипов stay green. Во-вторых, сбережение ресурсов (влаги и питательных веществ) на стадиях до налива зерна. Ощутимый вклад в это, на наш взгляд, способно внести изменение технологии. Лишь около трети растений, перезимовывавших в посевах изученных сортов, доживали до уборки. Ресурсы, использованные утраченными растениями, могли быть задействованы оставшимися растениями для повышения их урожайности. Предлагается в дальнейшем вести селекцию, снижая норму высева семян и одновременно повышая их

выживаемость в период «посев – весна» (за счет повышения всхожести семян и зимостойкости посевов). Это позволит снизить плотность перезимовывающих растений и, вероятно, долю озимых растений, утрачиваемых после возобновления вегетации весной. Кроме того, селекцию следует вести на повышение использования растениями питательных веществ, действуя в рамках представлений sustainable agriculture с учетом накапливающихся данных о вкладе в урожайность сельскохозяйственных культур почвенной микробиоты.

### Список литературы / References

Агрогидрологические свойства почв Юго-Восточной части Западной Сибири. Л.: Гидрометеиздат, 1979.

[Agrohydrological properties of soils in the South-Eastern part of Western Siberia. Leningrad: Hydrometeoizdat Publ., 1979. (in Russian)]

Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Вып. 2. М.: Колос, 1989.

[Methods of state variety testing of agricultural crops. Edition two. Moscow: Kolos Publ., 1989. (in Russian)]

Миллс Ф. Статистические методы. М.: Госстатиздат, 1958.

[Mills F. Statistical methods. Moscow: Gosstatizdat Publ., 1958. (in Russian)]

Чекуров В.М., Козлов В.Е., Титков И.П., Митрофанов Н.Г. Проблемы и методические подходы к созданию сортов озимой пшеницы для условий Сибири. В: Генетические методы в селекции растений. Новосибирск, 1992;180-209.

[Chekurov V.M., Kozlov V.E., Titkov I.P., Mitrofanov N.G. Problems and methodological approaches in developing winter wheat cultivars in Siberia. In: Genetical methods in plant breeding. Novosibirsk, 1992;180-209. (in Russian)]

Borrell A.K., van Oosterom E.J., Mullet J.E., George-Jaeggli B., Jordan D.R., Klein P.E., Hammer G.L. Stay-green alleles individually enhance grain yield in sorghum under drought by modifying canopy development and water uptake patterns. *New Phytol.* 2014;203(3):817-830. DOI 10.1111/nph.12869.

Tyagi J., Sultan E., Mishra A., Kumari M., Pudake R.N. The Impact of AMF Symbiosis in Alleviating Drought Tolerance in Field Crops. In: Varma A., Prasad R., Tuteja N. (Eds.). *Mycorrhiza – Nutrient Uptake, Biocontrol, Ecorestoration*. Cham: Springer, 2017;211-234. DOI 10.1007/978-3-319-68867-1\_11.

Vance C.P. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. plant nutrition in a world of declining renewable resources. *Plant Physiol.* 2001;127(2):390-397. DOI 10.1104/pp.010331.

Varoquaux N., Cole B., Gao C., Pierroz G., Baker C.R., Patel D., Madera M., Jeffers T., Hollingsworth J., Sievert J., Yoshinaga Y., Owiti J.A., Singan V.A., DeGraaf S., Xu L., Blow M.J., Harrison M.J., Visel A., Jansson C., Niyogi K.K., Huttmacher R., Coleman-Derr D., O'Malley R.C., Taylor J.W., Dahlberg J., Vogel J.P., Lemaux P.G., Purdom E. Transcriptomic analysis of field-droughted sorghum from seedling to maturity reveals biotic and metabolic responses. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2019;116(52):27124-27132. DOI 10.1073/pnas.1907500116.

Watts-Williams S.J., Emmett B.D., Levesque-Tremblay V., MacLean A.M., Sun X., Satterlee J.W., Fei Z., Harrison M.J. Diverse *Sorghum bicolor* accessions show marked variation in growth and transcriptional responses to arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Cell Environ.* 2019;42(5):1758-1774. DOI 10.1111/pce.13509.

---

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 20.06.2022. После доработки 18.10.2022. Принята к публикации 02.11.2022.

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-21

Оригинальное исследование

## Клонирование и экспрессия гена маннаназы *Thermothielavioides terrestris* в *Komagataella phaffii*

А.В. Задорожный<sup>1, 2</sup>, Е.Ю. Павлова<sup>2</sup>, В.С. Ушаков<sup>2</sup>, Н.В. Богачева<sup>1, 2</sup>, В.Н. Шляхтун<sup>2</sup>, А.С. Розанов<sup>2</sup>, М.Е. Воскобоев<sup>2</sup>, А.В. Коржук<sup>1, 2</sup>, Д.С. Новикова<sup>3</sup>, С.В. Банникова<sup>1, 2</sup>, И.А. Мещерякова<sup>1, 2</sup>, А.Р. Васильева<sup>1, 2</sup>, А.В. Брянская<sup>1, 2</sup>, Д.В. Бочков<sup>2</sup>, А.А. Шипова<sup>2</sup>, Т.Н. Горячковская<sup>1, 2</sup>, С.Е. Пельтек<sup>1, 2</sup>

**Аннотация:** Для экспрессии в дрожжах *Komagataella phaffii* клонирован ген маннаназы *Thermothielavioides terrestris* в состав плазмиды pPZL. Проведены трансформация полученных конструкций в клетки *Escherichia coli* XLblue и ПЦР-скрининг клонов, несущих конструкции с геном маннаназы *Thermothielavioides terrestris*. Полученная конструкция секвенирована и ей трансформированы дрожжи штамма *K. phaffii* T07. Показано, что в четвертую хромосому генома специально отобранного клона № 42 в район АОХ1-промотора внедрена последовательность гена *mannanase\_Thermothielavioides\_terrestris*. Ген устойчивости к антибиотику зеоцину в отобранном клоне № 42 отсутствовал. Таким образом, клон № 42 может быть применен в промышленности в качестве штамма-продуцента фермента маннаназы. Произведена наработка фермента и изучены его свойства. Разработана методика очистки фермента для получения ферментных препаратов. Оптимум pH β-маннаназы составляет 2.5–6.0. Полученный ферментный препарат термостабилен, проявляет высокую активность до 80 °С. Температурный оптимум – 50 и 70 °С.

**Ключевые слова:** маннаназа; *Komagataella phaffii*; гетерологическая экспрессия; фермент; штамм-продуцент.

**Благодарности:** Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках реализации комплексного проекта по созданию высокотехнологичного производства по теме «Создание высокотехнологичного производства высококачественных растительных пищевых белков» (соглашение о предоставлении из федерального бюджета субсидии на развитие кооперации государственного научного учреждения и организации реального сектора экономики в целях реализации комплексного проекта по созданию высокотехнологичного производства № 075-11-2020-036 от 15.12.2020) в рамках Постановления Правительства РФ от 9 апреля 2010 г. № 218 на базе ИЦиГ СО РАН. Авторы выражают благодарность БРК «Коллекция микроорганизмов биотехнологического назначения в целях поиска новых перспективных микроорганизмов для целей биотехнологии и биоинженерии», финансируемой из средств проекта FWNR-2022-0022.

**Для цитирования:** Задорожный А.В., Павлова Е.Ю., Ушаков В.С., Богачева Н.В., Шляхтун В.Н., Розанов А.С., Воскобоев М.Е., Коржук А.В., Новикова Д.С., Банникова С.В., Мещерякова И.А., Васильева А.Р., Брянская А.В., Бочков Д.В., Шипова А.А., Горячковская Т.Н., Пельтек С.Е. Клонирование и экспрессия гена маннаназы *Thermothielavioides terrestris* в *Komagataella phaffii*. Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2022;8(4):344-351. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-21

Original article

## Heterologous expression of the *Thermothielavioides terrestris* mannanase gene in the *Komagataella phaffii* genome


A.V. Zadorozhny<sup>1, 2</sup>, E.Yu. Pavlova<sup>2</sup>, V.S. Ushakov<sup>2</sup>, N.V. Bogacheva<sup>1, 2</sup>, V.N. Shlyakhtun<sup>2</sup>, A.S. Rozanov<sup>2</sup>, M.E. Voskoboev<sup>2</sup>, A.V. Korzhuk<sup>1, 2</sup>, D.S. Novikova<sup>3</sup>, S.V. Bannikova<sup>1, 2</sup>, I.A. Mescheryakova<sup>1, 2</sup>, A.R. Vasilieva<sup>1</sup>, A.V. Bryanskaya<sup>1, 2</sup>, D.V. Bochkov<sup>2</sup>, A.A. Shipova<sup>2</sup>, T.N. Goryachkovskaya<sup>1, 2</sup>, S.E. Peltek<sup>1, 2</sup>

**Abstract:** For expression in the yeast *Komagataella phaffii*, the *Thermothielavioides terrestris* mannanase gene was cloned. This gene was cloned into the pPZL plasmid, the resulting constructs were transformed into *Escherichia coli* XLblue cells, and clones carrying constructs

<sup>1</sup> Курчатовский геномный центр Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия  
Kurchatov Genomic Center of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup> Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия  
Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>3</sup> Акционерное общество «Эфирное», Алексеевка, Белгородская область, Россия  
Efirnoe Joint-Stock Company, Alekseevka, Belgorod region, Russia

 alla@bionet.nsc.ru

© Задорожный А.В., Павлова Е.Ю., Ушаков В.С., Богачева Н.В., Шляхтун В.Н., Розанов А.С., Воскобоев М.Е., Коржук А.В., Новикова Д.С., Банникова С.В., Мещерякова И.А., Васильева А.Р., Брянская А.В., Бочков Д.В., Шипова А.А., Горячковская Т.Н., Пельтек С.Е., 2022

with the *Thermothielavioides terrestris* mannanase gene were screened by PCR. The resulting construct was sequenced and transformed into the *K. phaffii* T07. It was shown that we introduced the mannanase *Thermothielavioides terrestris* gene sequence into the AOX1 promoter region in the amount of one copy into the fourth chromosome of the genome of the specially selected clone No. 42. The ZeoR antibiotic resistance genes are absent in the selected clone No. 42. Thus, clone No. 42 can be used in industry as a strain producing the enzyme mannanase. The enzyme was produced and its properties were studied. An enzyme purification procedure was developed to obtain enzyme preparations. Samples of recombinant enzymes were developed. The study of the obtained preparation of  $\beta$ -mannanase showed that the optimum pH of  $\beta$ -mannanase is 2.5–6.0. The resulting enzyme preparation is thermostable, showing high activity up to 80 °C. The temperature optimum is 50 and 70 °C.

**Key words:** mannanase; *Komagataella phaffii*; heterologous expression; enzyme; producer strain.

**Acknowledgements:** The study was funded by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation as a part of the comprehensive project on high-tech industry "Creation of high-tech production of high-quality plant food proteins" (The agreement on the provision of subsidies from the federal budget for the development of cooperation of a state scientific institution and organization the real sector of the economy in order to implement a comprehensive project for the creation of high-tech industry No. 075-11-2020-036 from 15.12.2020) in the framework of the Decree of the Government of the Russian Federation of April 9, 2010 No. 218 on the basis of the ICG SB RAS. The authors are grateful to the BRC "Collection of Biotechnological Microorganisms as a Source of Novel Promising Objects for Biotechnology and Bioengineering" of the Federal Research Center ICG SB RAS, grant number FWNR-2022-0022.

**For citation:** Zadorozhny A.V., Pavlova E.Yu., Ushakov V.S., Bogacheva N.V., Shlyakhtun V.N., Rozanov A.S., Voskoboev M.E., Korzhuk A.V., Novikova D.S., Bannikova S.V., Mescheryakova I.A., Vasileva A.R., Bryanskaya A.V., Bochkov D.V., Shipova A.A., Goryachkovskaya T.N., Peltek S.E. Heterologous expression of the *Thermothielavioides terrestris* mannanase gene in the *Komagataella phaffii* genome. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;8(4):344-351. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-21 (in Russian)

## Введение

Среди гемицеллюлоз наибольший интерес для биотехнологии представляют  $\beta$ -маннаназы – ферменты, относящиеся к классу О-гликозид-гидролаз, и расщепляющие маннаны. Эти полисахариды широко распространены в семенах бобовых растений (Dhawan, Kaur, 2007), являются основными компонентами гемицеллюлозной фракции мягких пород древесины и широко присутствуют в тканях растений.  $\beta$ -маннаназы вырабатываются растениями, животными, актиномицетами, грибами и бактериями. Эти ферменты могут функционировать в условиях широкого диапазона pH и температуры. Так,  $\beta$ -маннаназы нашли применение в различных отраслях промышленности, таких как производство кормов для животных, пищевая промышленность, биопереработка, текстильная промышленность, производство моющих средств, бумаги и целлюлозы.

Данных о получении препаратов  $\beta$ -маннаназы достаточно много. Это высокоактивные  $\beta$ -маннаназы (Wang et al., 2015; Liu et al., 2018), которые в зависимости от источника обладают термоустойчивостью (Kern et al., 2020; Liu et al., 2020a) либо устойчивостью к щелочным (Luo et al., 2012; Zheng et al., 2016) или кислым (Luo et al., 2009) pH.

Природными источниками  $\beta$ -маннаназ являются преимущественно бактерии и грибы. Наибольшее число маннолитиков выявлено среди грамположительных бактерий – представителей рода *Bacillus* (David et al., 2018), но некоторые грамотрицательные бактерии, такие как *Klebsiella oxytoca*, также эффективно деградируют маннан (Tuntrakool, Keawsompong, 2018). Обширная группа маннолитиков среди грибов представлена представителями рода *Aspergillus* (Liu et al., 2020b),  $\beta$ -маннаназы также изолированы из *Trichoderma* sp. и *Penicillium* sp. (Agrawal et al., 2011; Blibech et al., 2011). Показано, что некоторые актиномицеты *Streptomyces* sp. и *Nocardioopsis* sp. также способны эффективно деградировать маннан (Gohel, Singh, 2015; Pradeep et al., 2016).

У большинства грибных  $\beta$ -маннаназ оптимум активности наблюдается при кислых значениях pH, в то время как у бактериальных – при нейтральных pH.  $\beta$ -маннаназы с оптимумом pH 9 и 10 выявлены у некоторых алкалофильных представителей *Bacillus* sp. Оптимальные температуры активности  $\beta$ -маннаназ варьируют от 30 до 90 °C – в зависимости от источника фермента. Бактериальные  $\beta$ -маннаназы характеризуются в массе своей более высокой удельной активностью и термостабильностью по сравнению с грибными  $\beta$ -маннаназами (Chauhan et al., 2012, 2014).

Биотехнологическое использование  $\beta$ -маннаназ зависит от свойств фермента. Так, кислые  $\beta$ -маннаназы совместно с целлюлазами, ксила- и глюканазами могут быть использованы для ферментативной обработки лигноцеллюлозной биомассы, продукты гидролиза которой применяют для биотехнологического производства биотоплива, что увеличивает эффективность утилизации возобновляемых ресурсов. Нейтральные  $\beta$ -маннаназы предпочтительны для биоконверсии  $\beta$ -маннаназ в маннанолигосахариды для здорового питания (пребиотики). Щелочные  $\beta$ -маннаназы применяют в бумажной и текстильной промышленности для отбеливания бумажной пульпы и тканей, а также используют как компонент детергентов в моющих средствах. Термостабильные  $\beta$ -маннаназы, активные в широком диапазоне pH, предпочтительны для получения ферментных препаратов для кормопроизводства.

Коммерческие ферментные препараты, в состав которых входит  $\beta$ -маннаназ, преимущественно получают на основе рекомбинантных штаммов грибов и дрожжей. Большое количество генов  $\beta$ -маннаназ экспрессировано в гетерологичных хозяевах. Гены  $\beta$ -маннаназ из бактериальных источников экспрессировали в *Escherichia coli*, *Bacillus megaterium*, *Brevibacillus brevis*, *Pichia pastoris*, *Kluyveromyces cicerisporous*; гены  $\beta$ -маннаназ из грибов экспрессировали в *Pichia pastoris*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Yarrowia lipolytica*,

*Aspergillus* sp., *Trichoderma reesei* (Van Zyl et al., 2010; Srivastava, Karoor, 2016). Наиболее перспективным является создание рекомбинантных штаммов продуцентов β-маннаназы на основе метилотрофных дрожжей *Komagataella phaffii* (*Pichia pastoris*) и дрожжей рода *Ogataea* (*Hansenula*). При использовании несбраживаемых источников углерода (глицерина, метанола и т. п.) метилотрофные дрожжи способны к росту с образованием биомассы высокой плотности, что позволяет получать значительные количества гетерологичного белка (Gellissen, 2000; Ahmad et al., 2014). При этом процесс культивирования метилотрофных дрожжей достаточно прост, поскольку их рост не блокируется продуктами метаболизма (Cereghino, Cregg, 2000; Stockmann et al., 2009).

Целью исследования являлась экспрессия в метилотрофных дрожжах *K. phaffii* гена β-маннаназы из гриба *Thermothielavioides terrestris*, оптимум активности фермента которого находится в кислой области.

## Материалы и методы

### Штаммы, плазмиды и среды

Сборка конструкций для манипуляции генетическим материалом, метод получения штамма продуцента и технология культивирования описаны в работе А.В. Задорожного и коллег (2022).

Штаммом для экспрессии выбран *K. phaffii* T07. Штамм T07 ранее обнаружен в Симферополе (Российская Федерация), охарактеризован в лаборатории молекулярных биотехнологий ИЦиГ СО РАН и депонирован во Всероссийской коллекции промышленных микроорганизмов (№ Y-4936). Для конструирования плазмид использован штамм *E. coli* XL1-blue (Merck Group, Германия). Ранее разработанная в лаборатории молекулярных биотехнологий плаزمида pPZL применена для конструирования интеграционного вектора и экспрессирующей конструкции. Питательные среды и компоненты – BD Difco (Нидерланды). Эндонуклеазы рестрикции, Taq-полимераза, T4 ДНК-лигаза и щелочная фосфатаза – ООО «СибЭнзим» (Российская Федерация). ДНК-полимераза Q5® High-Fidelity и набор реагентов NEBuilder HiFi – New England Biolabs (США). Праймеры синтезированы ООО «БиоСет» (Российская Федерация).

### Конструирование встраиваемого гена

При анализе баз данных, содержащих генетические последовательности микроорганизмов, выбрана последовательность ранее не изученной маннаназы *Thermothielavioides terrestris* NRRL 8126 (XP\_003658237.1).

Кодонный состав гена маннаназы *Thermothielavioides terrestris* оптимизирован с использованием алгоритма OPTIMIZER. Для получения последовательностей, адаптированных для экспрессии в *K. phaffii*, удалены сигнальные пептиды, обнаруженные в аминокислотных последовательностях при помощи алгоритма SignalP 5.0 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP/>). Генетические конструкции для встройки в штамм-продуцент синтезированы в Atg:biosynthetics (Германия) (Puigbo et al., 2007).

Для создания первичных конструкций применяли метод сборки Гибсона (Gibson et al., 2009). Амплификация гена маннаназы проведена в плазмиде pPIC9, в то время как ам-

плификация плазмидной части конструкции – в плазмиде pPZL.

### Оценка ферментативной активности полученных штаммов

Полученные колонии засеивали в 2 мл среды YPgM (BD Difco, Нидерланды) с 0.3 % глюкозы и 1 % метанола в 24-луночный планшет с глубокими лунками. В каждую ячейку помещали единственную колонию. В качестве отрицательного контроля использовали штамм *K. phaffii* T07 без встроенного гена маннаназы. Клетки инкубировали при 30 °С в термошейкере (480 об/мин). Через каждые 24 ч добавляли по 200 мкл 10 % метанола в каждую ячейку планшета. Через 72 ч отобрали по 500 мкл культуры из каждой ячейки планшета, переносили в 1.5 мл пробирки и осаждали клетки центрифугированием при 4000 г в течение 5 мин.

Активность β-маннаназы определяли по методу Миллера с динитросалициловой кислотой (ДНСК) (Miller, 1959). В качестве субстрата использовали камедь рожкового дерева. Оптическую плотность полученного окрашенного раствора измеряли при 546 нм по отношению к контролю. Анализ ферментов во всех случаях проводили в трех повторностях, результаты являются средними по трем определениям. Калибровка выполнена по маннозе.

Одну единицу ферментативной активности определяли как количество фермента, необходимое для высвобождения одного мкмоль маннозы в минуту в условиях анализа. Ферментативную реакцию проводили при температуре 60 °С и pH 3.0. Концентрацию белка в культуральной жидкости определяли по Брэдфорду с использованием набора Quick Start™ Bradford 1x Dye Reagent (Bio-Rad, США) согласно инструкции производителя (Bradford, 1976). При оценке активности в качестве положительного контроля использовали коммерческий препарат маннаназы, а в качестве отрицательного – супернатант из образца культуры *K. phaffii* T07 без встроенного целевого гена.

### Наработка фермента в биореакторе

Отдельную колонию с чашки инокулировали в колбу объемом 500 мл, содержащую 100 мл среды YPD с 2 % глюкозы. Культивировали в шейкере-инкубаторе 24 ± 2 ч при 30 ± 1 °С, 250 ± 10 об/мин. Через 24 ± 2 ч полученную культуру переливали в колбу объемом 1000 мл, содержащую 400 мл свежей среды YNB с 2 % глюкозы, и культивировали в шейкере-инкубаторе еще 24 ± 2 ч при 30 ± 1 °С, 250 ± 10 об/мин.

Ферментацию проводили в биореакторе с рабочим объемом 5 л (Sysbiotech, Франция). Четыре литра питательной среды, содержащей в одном литре: 45 мл глицерина, 9.375 г сульфата аммония, 1.875 г дигидрата сульфата кальция, 0.9375 г хлорида натрия, 3.75 г гептагидрата сульфата магния, 3.75 г дигидроортофосфата калия, 6.25 г сорбита. Среду предварительно стерилизовали при 121 °С в течение 60 мин. 10 мл микроэлементов и 10 мл витаминов стерилизовали фильтрованием и асептически добавляли в ферментер. Рост клеток отслеживали проверяя массу влажных клеток каждые 24 ч. Во время фазы наработки биомассы поддерживали следующие параметры: pH 5.8 ± 0.2, температура 30 ± 1 °С, скорость потока воздуха 3–5 л/мин, скорость

перемешивания 400–1200 об/мин. Растворенный кислород поддерживали на уровне 20–30 % за счет увеличения скорости перемешивания, потока воздуха и добавления чистого кислорода в среду.

Наработку биомассы продолжали до истощения глицерина в среде, о чем свидетельствовал резкий скачок содержания кислорода (до 50–70 %, приблизительно через 18–22 ч с момента начала культивирования). Затем начинали фазу индукции с добавления 40 мл метанола. Как только культура адаптировалась и переходила на новый источник углерода, о чем свидетельствовало снижение кислорода до 20 %, добавляли по 60 мл метанола при наблюдении пика растворенного кислорода, по 5 мл метанола каждые 60 мин, по 5 мл микроэлементов каждые 24 ч. Фазу индукции продолжали 84–96 ч. За час до завершения процесса культивирования охлаждали культуру до 5 °С.

#### **Очистка фермента из дрожжевой культуральной жидкости**

Все стадии фильтрации проводили при температуре  $6 \pm 4$  °С на установке тангенциальной фильтрации Sartocoon® Slice с насосом Sartojet (Sartorius Stedim Biotech, Германия). Культуральную жидкость отделяли с использованием кассет для микрофильтрации с размером пор 0.45 мкм («Владисарт», Россия). Клетки отмывали один раз 1 об/об холодной воды ( $5 \pm 2$  °С). Воду добавляли, когда объем концентрата клеток уменьшался вдвое. Полученную культуральную жидкость очищали от высокомолекулярных соединений при помощи кассет для ультрафильтрации с размером пор 300 кДа («Владисарт», Россия). Концентрат 300 кДа отмывали один раз 1 об/об холодной воды ( $5 \pm 2$  °С). Фильтрат 300 кДа концентрировали на каскетах с размером пор 10 кДа (Sartorius Stedim Biotech, Германия). Концентрат 10 кДа отмывали четыре раза 3 об/об холодной воды ( $5 \pm 2$  °С). Воду добавляли, когда объем концентрата уменьшался до минимума ( $375 \pm 50$  мл). Полученный концентрат немедленно перенесли в плоские поддоны с высотой стенок 3 см, заполняя их на 1/3 высоты стенок, и помещали в подготовленную лиофильную сушку.

#### **Определение температурного и pH-оптимума фермента**

Раствор фермента очищали от примесей охлажденной до 2 °С деионизованной водой, используя центрифужные концентраторы Vivaspin (Sartorius Stedim Biotech, Германия) с размером пор мембраны 10 кДа. Полученный концентрат фермента в воде разбавляли соответствующим выбором 50 мМ трис-глициновым буфером таким образом, что концентрация белка в растворе составила 0.06 мг/мл. Исследуемые и контрольные пробы инкубировали при необходимой температуре в течение 20 мин, а затем останавливали добавлением 300 мкл 1 % раствора ДНСК. Полученный раствор инкубировали на водяной бане при 98 °С в течение 10 мин. Оптическую плотность продуктов реакции гидролиза определяли при  $\lambda = 546$  нм.

Активность  $\beta$ -маннаназы определяли по методу Миллера с ДНСК (Miller, 1959). В качестве субстрата использовали камедь рожкового дерева. Для задания нужных значений pH использовали 50 мМ ацетатный буфер (pH 4.0–6.3) и водные

системы на основе уксусной кислоты (pH 2.5–3.5). Концентрацию белка определяли по методу Брэдфорда (Bradford, 1976). Исследуемые и контрольные пробы инкубировали при 55 °С в течение 20 мин, затем реакцию останавливали добавлением 1 мл 1.2 М ДНСК. Полученный раствор инкубировали в течение 10 мин на водяной бане при 98 °С. Оптическую плотность продуктов реакции гидролиза определяли при  $\lambda = 546$  нм.

После определения pH-оптимума выявляли температурный оптимум маннаназы. Раствор маннозы в оптимальном буферном растворе прогревали при соответствующей выборке температуре и добавляли в прогретый раствор субстрата необходимое количества раствора фермента в концентрации 0.06 мг/мл в том же буфере. Исследуемые и контрольные пробы инкубировали при необходимой температуре в течение 20 мин, затем останавливали реакцию добавлением 300 мкл 1 % раствора ДНСК. Полученный раствор инкубировали на водяной бане при 98 °С в течение 10 мин. Оптическую плотность продуктов реакции гидролиза определяли при  $\lambda = 546$  нм.

#### **Определение степени ингибирования фермента ионами металлов**

Для определения влияния ионов металлов на гидролитическую активность фермента 0.4 мл 2 % раствора субстрата в 25 мМ Трис-НСI буфере (pH 3.5), содержащего 2 и 2.5 мкМ соответствующей соли, нагревали до 60 °С и добавляли к нему 0.2 мл раствора фермента в том же буфере с концентрациями соли 3 или 15 мМ, при этом концентрация белка в реакционной смеси составляла 0.02 мг/мл. Реакционную смесь инкубировали при 60 °С в течение 20 мин, затем останавливали ферментативную реакцию добавлением 300 мкл 1 % раствора ДНСК. Контрольные пробы субстрата без фермента, содержащего необходимую концентрацию соответствующей соли, прогревали при той же температуре. Спустя 20 мин в контрольные образцы добавляли 1 мл 1.2 М ДНСК и 0.2 мл раствора фермента, содержащего ионы металлов. Полученный раствор инкубировали на водяной бане при 98 °С в течение 10 мин. Оптическую плотность продуктов реакции гидролиза определяли при  $\lambda = 546$  нм.

#### **Электрофоретический анализ**

Для проведения электрофоретического анализа препарата маннаназы T07 1x-A Vman-TrTe клон 42 образцы культуральной жидкости смешивали в соотношении 1:1 с буфером для нанесения (0.05 М Трис-НСI pH 6.8, 2 % ДСН, 0.002 % бромфеноловый синий, 10 % глицерин, 5 % меркаптоэтанол), затем кипятили в течение 5 мин. Белки концентрировали в 4 % ПААГ-ДСН (акриламид/бисакриламид в соотношении 37.5:1, 0.1 % ДСН, 0.125 мМ Трис-НСI pH 6.8, 0.1 % ТЕМЕД, 0.05 % ПСА) при силе тока 10 мА на гель и разделяли в 12 % ПААГ-ДСН (акриламид/бисакриламид в соотношении 37.5:1, 0.1 % ДСН, 0.375 мМ Трис-НСI pH 8.8, 0.05 % ТЕМЕД, 0.05 % ПСА) при силе тока 10 мА на гель в электрофоретической камере Mini-PROTEAN® Tetra Cell (Bio-Rad, США). Гели окрашивали SYPRO Ruby Protein Gel Stain (Invitrogen, США) и фотографировали при помощи гель-документирующей системы VersaDoc MP4000 (Bio-Rad, США).

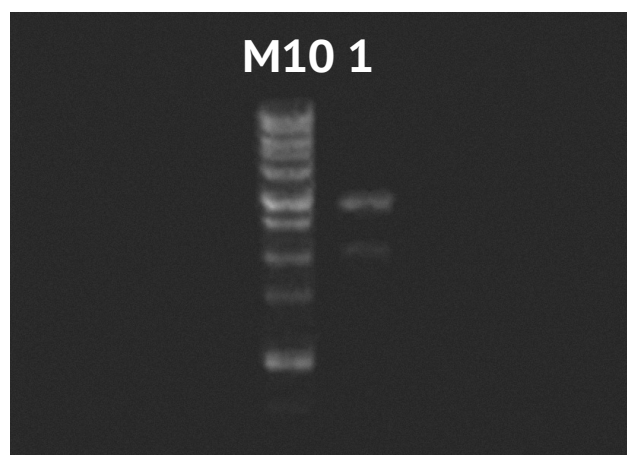
## Результаты и обсуждение

### Получение генетической конструкции для экспрессии в *K. phaffii* T07

*Komagataella phaffii* широко используют как в качестве модельного организма (Bernauer et al., 2021), так и продуцента биополимеров (Ata et al., 2021). Плазмида содержит оптимизированный ген маннаназы *Thermothielavioides terrestris*, слитый с сигнальным пептидом альфа-фактора *S. cerevisiae*, под контролем промотора и терминатора гена *AOX1* для индуктивной экспрессии в дрожжах *K. phaffii*, а также ориджин репликации плазмиды, ген устойчивости к зеоцину для экспрессии в *E. coli*.

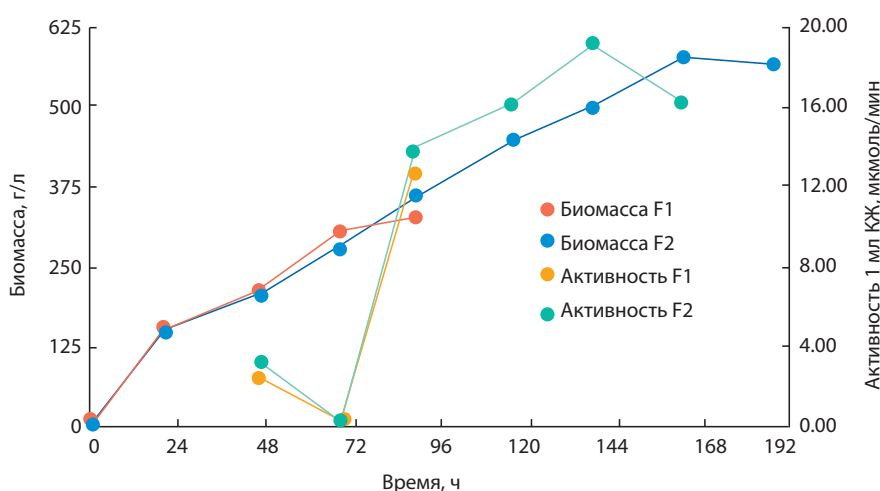
По результатам рестрикционного анализа клон плазмиды BMAN\_TrTe № 13 содержал фрагменты, соответствующие расчетам. Для выбора клона, несущего целевую генетическую конструкцию, проведен рестрикционный анализ с помощью эндонуклеаз рестрикции *Bgl* II и *Vam*H I. Результаты рестрикционного анализа оценены с помощью гелелектрофореза (рис. 1).

Последовательности генов данных плазмид и правильность сборки подтверждены секвенированием. Полученные плазмиды клонированы в штамм *K. phaffii* T07 при помощи электропорации. Выросшие колонии анализировали на способность вырабатывать и выделять в культуральную жидкость активную  $\beta$ -маннаназу. Полученные трансфор-

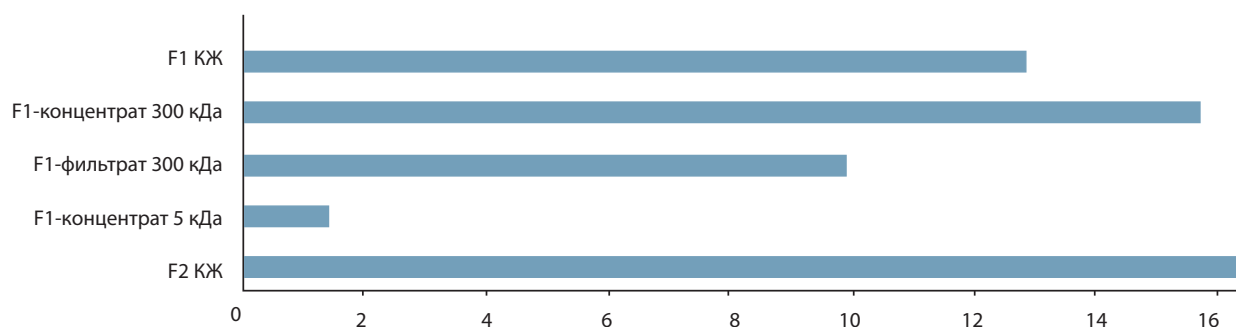


**Рис. 1.** Фотография гелелектрофореза с результатами рестрикционного анализа плазмид с генами маннаназ TrTe M10 – маркер молекулярного веса Sky-High S-8000 «Биолабмикс» (от 250 до 10,000 п.н.); 1 – клон плазмиды BMAN\_TrTe № 13

манты *K. phaffii* использованы для наработки целевого белка маннаназы *Thermothielavioides terrestris* в биореакторах. Препарат маннаназы получали методом тангенциальной ультрафильтрации с применением системы фильтров Vivaspin (Sartorius Stedim Biotech, Германия).



**Рис. 2.** Динамика активности фермента маннаназы в культуральной жидкости (КЖ) в биореакторах



**Рис. 3.** Активность маннаназы во фракциях после тангенциальной фильтрации, F1 и F2 (КЖ – культуральная жидкость)



### Оптимизация параметров наработки в биореакторе

Известно, что биомасса *K. phaffii* может составлять более 100 г/л при использовании в качестве субстрата метанола, а также других простых соединений, таких как глюкоза или глицерин (Heistingner et al., 2020). К индукции приступали после того, как помещенные в биореактор трансформанты достигли содержания 90 г клеточной массы на 1 л сырой массы, а также значительно повысился уровень растворенного кислорода, сигнализирующий об уменьшении концентрации глицерина в среде (Guangbo et al., 2021). Для этого в ферментер добавляли 10 мл микроэлементов и 10 г  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ . В качестве индуктора промотора AOX1 использовали 60 % раствор метанола. Начинали стадию индукции с добавления 30 мл индуктора и снижения температуры до 25 °С. При достижении адаптации к метанолу и уровня кислорода ниже 20 % запускали периодическую подачу метанола в реакционную колбу в первые 3 ч после индукции каждые 20 мин по 4 мл, затем по 6.7 мл индуктора до конца культивирования. При резком росте растворенного кислорода выше 23 % добавляли 40 мл индуктора. Культивирование проводили в течение 3 сут после начала индукции. При достижении содержания биомассы 145 г/л снижали температуру до 20 °С. Рост культуры наблюдали на протяжении всего процесса ферментации, при этом максимальное содержание биомассы составило более 500 г/л (рис. 2). Важно отметить, что для секретируемых продуктов биосинтеза содержание клеток-продуцентов в среде практически пропорционально количеству секретируемого белка (Duman-Özdamar, Binay, 2021).

Запущены два биореактора с клоном *Pichia pastoris*, несущим ген маннаназы *Tribulus terrestris*: T07-1x A-Bman-TrTe клон 42. Как видно из рис. 2, активность целевого фермента продолжала нарастать при дальнейшем культивировании штамма-продуцента и на 115-м часу была выше, чем на 68-м, в 1.5 раза (156 %). На 89-м часу культивирования снят реактор F1, отделена культуральная жидкость и проведено фракционирование при помощи системы тангенциальной фильтрации.

Результаты анализа активности маннаназы в полученных фракциях приведены на рис. 3. Показано, что увеличение времени культивирования штамма в два раза позволяет повысить активность маннаназы в культуральной жидкости в полтора раза. Основная активность оставалась в концентрате после фильтра 300 кДа.

### Активность и параметры работы фермента

Оптimum pH определяли при температуре 60 °С в аналогичных условиях, за исключением pH. Для задания нужных значений pH использовали ацетатный буфер (pH 4.0–6.3) и водные системы на основе уксусной кислоты (pH 2.5–3.5) (рис. 4, а). Таким образом, ферментный препарат маннаназы сохраняет более 80 % активности в диапазоне pH от 2.5 до 5.5. Температурный optimum составил 50–60 °С с самой высокой активностью при температуре 60 °С (см. рис. 4, б).

Продемонстрировано, что в основном ионы металлов в высокой концентрации в разной степени снижают активность рекомбинантной маннаназы (рис. 5). Активность фермента возрастает в присутствии солей кобальта, марганца и

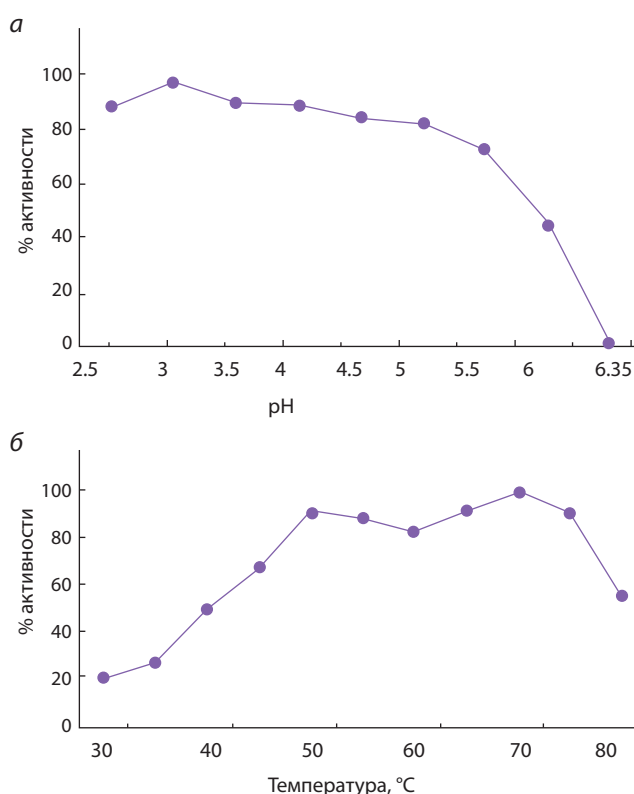


Рис. 4. Зависимость ферментативной активности маннаназы TrTe от pH среды (а) и температуры реакционной смеси (б)

магния. Соли железа, меди и свинца ингибируют активность фермента.

### Электрофоретический анализ

Расчетный молекулярный вес фермента составил 44.8 кДа, что не вполне соответствует фактической массе белка согласно электрофоретической подвижности (рис. 6). Дополнительный анализ электрофоретических данных проведен с применением пакета программ Quantity One (Bio-Rad, США). Сравнение плотности белковых фракций контрольного штамма и клона № 42 показало, что содержание дополнительных фракций в препарате культуральной жидкости клона № 42 составило 52.65 %. Следует отметить, что дополнительные электрофоретические фракции в препарате КЖ клона № 42 строго связаны с наличием маннаназной активности.

### Заключение

Выполнены клонирование и анализ свойств ранее не исследованного белка  $\beta$ -маннаназы из *Thermothielavioides terrestris*. Ген обнаружен в базе NCBI. Синтезирован ген с кодонной последовательностью, адаптированной для экспрессии в дрожжах *K. phaffii*. Получена плазмида pPZL-1x-A-BMAN\_TrTe, несущая одну копию конструкции, экспрессирующей ген маннаназы из *Thermothielavioides terrestris*. Плазмида клонирована в штамм дрожжей *K. phaffii* T07 под контролем промотора и терминатора гена AOX1. В результате получен штамм *K. phaffii* T07-BMAN\_TrTe, в геноме которого есть последовательность, кодирующая ген фермента

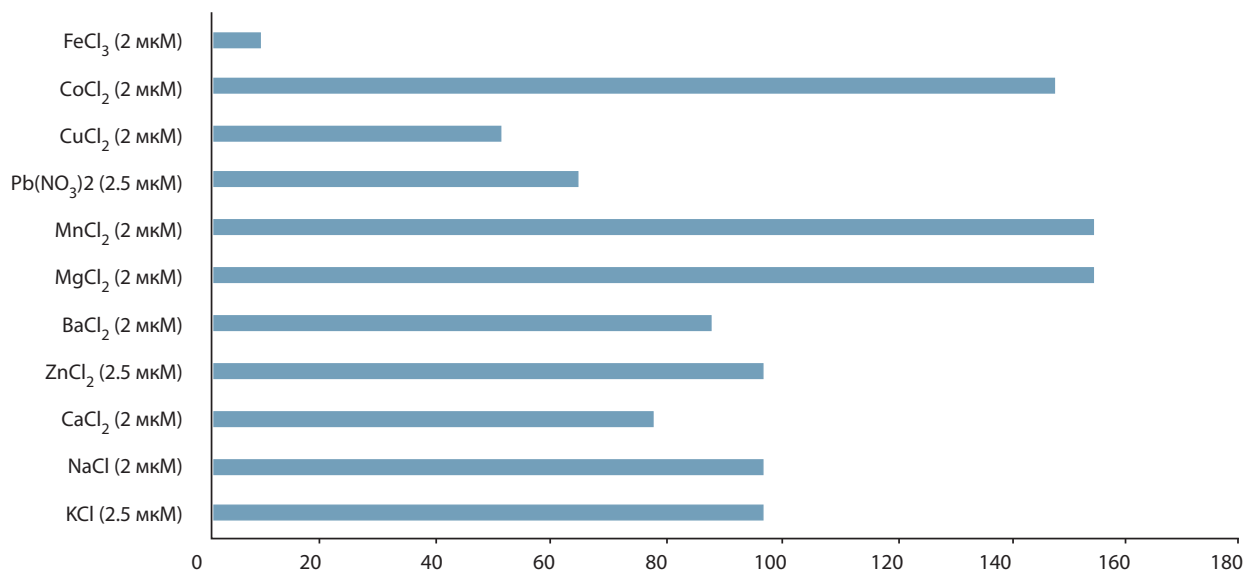


Рис. 5. Уровни ферментативной активности в присутствии солей различных металлов, %

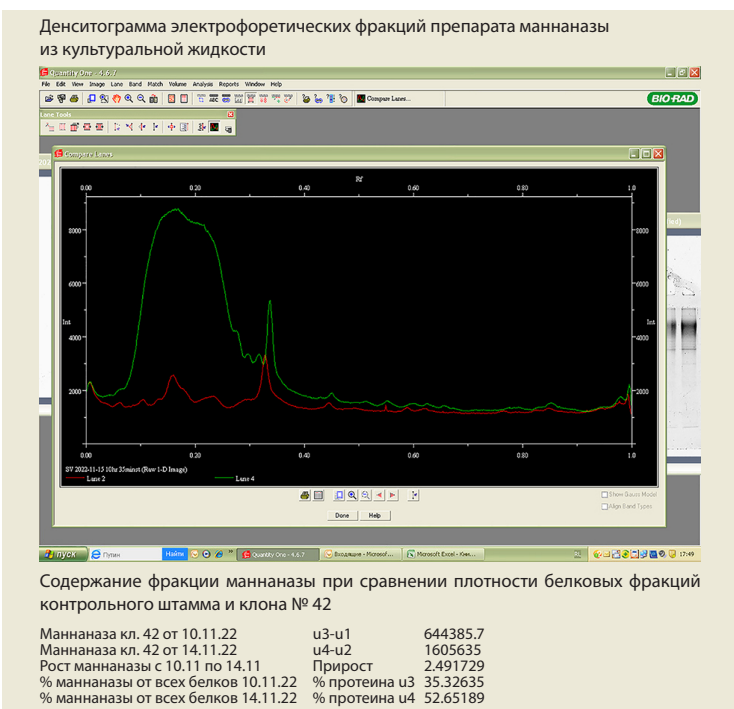
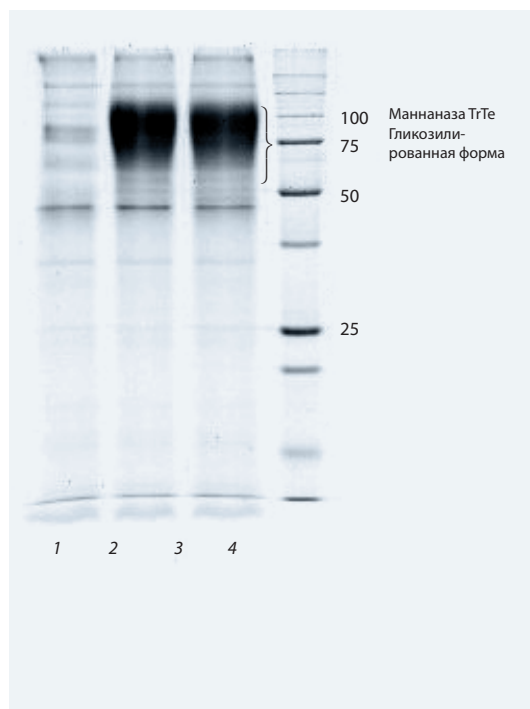


Рис. 6. Электрофореграмма препарата манназазы TtTe из культуральной жидкости клона 42 T07 1x-A Vman-TtTe, осветленной центрифугированием. Маркер молекулярного веса Precision Plus Protein Unstained Standards (Bio-Rad, США)

1 – исходный штамм T07; 2 – T07 1x-A Vman-TtTe клон 42 ферментер F1; 3 – T07 1x-A Vman-TtTe клон 42 ферментер F2; 4 – стандарт молекулярного веса 10–250.

Соотношение образца к буферу – 1:1 (нанесение: 1, 2, 3 – 10 мкл, 4 – 3 мкл) 12 % SDS PAGE, Sypro Ruby Protein Stain

манназазы, и отсутствует ген устойчивости к антибиотику ZeoR. Таким образом, клон № 42 может быть применен в промышленности в качестве штамма-производителя.

Согласно результатам гель-электрофореза, в составе белков культуральной жидкости наблюдается несколько характерных фракций примерно от 70 до 110 кДа, формирование которых свидетельствует о гликозилировании белка при экспрессии в *K. phaffii*. Содержание дополнительных

фракций в препарате культуральной жидкости клона 42 составляет 52.65 %. Анализ свойств фермента показал, что оптимум его активности наблюдался при 50 и 70 °C и pH 3. Фермент сохраняет высокую активность при pH 2.5–6.0 и температуре 30–80 °C. Установлено, что активность фермента возрастает в присутствии солей Co, Mg и Mn. Практически полностью подавляет активность фермента ион Fe<sup>3+</sup>.

## Список литературы / References

- Agrawal P, Verma D, Daniell H. Expression of *Trichoderma reesei*  $\beta$ -mannanase in tobacco chloroplasts and its utilization in lignocellulosic woody biomass hydrolysis. *PLoS One*. 2011;6(12):e29302. DOI 10.1371/journal.pone.0029302.
- Ahmad M., Hirz M., Pichler H., Schwab H. Protein expression in *Pichia pastoris*: recent achievements and perspectives for heterologous protein production. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2014;98(12):5301-5317. DOI 10.1007/s00253-014-5732-5.
- Ata Ö., Ergün B.G., Fickers P., Heisteringer L., Mattanovich D., Rebnegger C., Gasser B. What makes *Komagataella phaffii* non-conventional? *FEMS Yeast Res.* 2021;21(8):foab059. DOI 10.1093/femsyr/foab059.
- Bernauer L., Radkohl A., Lehmayr L.G.K., Emmerstorfer-Augustin A. *Komagataella phaffii* as emerging model organism in fundamental research. *Front. Microbiol.* 2021;11:607028. DOI 10.3389/fmicb.2020.607028.
- Blibech M., Ellouz Ghorbel R., Chaari F., Dammak I., Bhiri F., Neifar M., Ellouz Chaabouni S. Improved mannanase production from *Penicillium occitanis* by fed-batch fermentation using acacia seeds. *ISRN Microbiol.* 2011;2011:938347. DOI 10.5402/2011/938347.
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 1976;72(1-2):248-254. DOI 10.1006/abio.1976.9999.
- Cereghino J.L., Cregg J.M. Heterologous protein expression in the methylotrophic yeast *Pichia pastoris*. *FEMS Microbiol. Rev.* 2000;24(1):45-66. DOI 10.1111/j.1574-6976.2000.tb00532.x.
- Chauhan P.S., George N., Sondhi S., Puri N., Gupta N. An overview of purification strategies for microbial mannanases. *Int. J. Pharm. Bio Sci.* 2014;5(1):176-192.
- Chauhan P.S., Puri N., Sharma P., Gupta N. Mannanases: microbial sources, production, properties and potential biotechnological applications. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2012;93(5):1817-1830. DOI 10.1007/s00253-012-3887-5.
- David A., Singh Chauhan P., Kumar A., Angural S., Kumar D., Puri N., Gupta N. Coproduction of protease and mannanase from *Bacillus nealsonii* PN-11 in solid state fermentation and their combined application as detergent additives. *Int. J. Biol. Macromol.* 2018;108:1176-1184. DOI 10.1016/j.ijbiomac.2017.09.037.
- Dhawan S., Kaur J. Microbial mannanases: an overview of production and applications. *Crit. Rev. Biotechnol.* 2007;27(4):197-216. DOI 10.1080/07388550701775919.
- Duman-Özdamar Z.E., Binay B. Production of industrial enzymes via *Pichia pastoris* as a cell factory in bioreactor: Current status and future aspects. *Protein J.* 2021;40(3):367-376. DOI 10.1007/s10930-021-09968-7.
- Gellissen G. Heterologous protein production in methylotrophic yeasts. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2000;54(6):741-750. DOI 10.1007/s002530000464.
- Gibson D.G., Young L., Chuang R.Y., Venter J.C., Hutchison C.A., Smith H.O. Enzymatic assembly of DNA molecules up to several hundred kilobases. *Nat. Methods.* 2009;6(5):343-345. DOI 10.1038/nmeth.1318.
- Gohel S., Singh S. Thermodynamics of a Ca<sup>2+</sup>-dependent highly thermostable alkaline protease from a haloalkaliphilic actinomycete. *Int. J. Biol. Macromol.* 2015;72:421-429. DOI 10.1016/j.ijbiomac.2014.08.008.
- Guangbo Y., Min S., Wei S., Lixin M., Chao Z., Yaping W., Zunxi H. Heterologous expression of nattokinase from *B. subtilis* natto using *Pichia pastoris* GS115 and assessment of its thrombolytic activity. *BMC Biotechnol.* 2021;21(1):49. DOI 10.1186/s12896-021-00708-4.
- Heisteringer L., Gasser B., Mattanovich D. Microbe Profile: *Komagataella phaffii*: a methanol devouring biotech yeast formerly known as *Pichia pastoris*. *Microbiology.* 2020;166(7):614-616. DOI 10.1099/mic.0.000958.
- Kern A., Shanahan D., Buesen R., Geiger D. Safety evaluation of a  $\beta$ -mannanase enzyme preparation produced with *Thermothelomyces thermophilus* expressing a protein-engineered  $\beta$ -mannanase gene. *PLoS One.* 2020;15(12):e0243647. DOI 10.1371/journal.pone.0243647.
- Liu J., Basit A., Miao T., Zheng F., Yu H., Wang Y., Jiang W., Cao Y. Secretory expression of beta-mannanase in *Saccharomyces cerevisiae* and its high efficiency for hydrolysis of mannans to mannoooligosaccharides. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2018;102(23):10027-10041. DOI 10.1007/s00253-018-9355-0.
- Liu Z., Ning C., Yuan M., Fu X., Yang S., Wei X., Xiao M., Mou H., Zhu C. High-efficiency expression of a superior  $\beta$ -mannanase engineered by cooperative substitution method in *Pichia pastoris* and its application in preparation of prebiotic mannoooligosaccharides. *Bioresour. Technol.* 2020a;311:123482. DOI 10.1016/j.biortech.2020.123482.
- Liu Z., Ning C., Yuan M., Yang S., Wei X., Xiao M., Fu X., Zhu C., Mou H. High-level expression of a thermophilic and acidophilic  $\beta$ -mannanase from *Aspergillus kawachii* IFO 4308 with significant potential in mannoooligosaccharide preparation. *Bioresour. Technol.* 2020b;295:122257. DOI 10.1016/j.biortech.2019.122257.
- Luo H., Wang K., Huang H., Shi P., Yang P., Yao B. Gene cloning, expression, and biochemical characterization of an alkali-tolerant  $\beta$ -mannanase from *Humicola insolens* Y1. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 2012;39(4):547-555. DOI 10.1007/s10295-011-1067-8.
- Luo H., Wang Y., Wang H., Yang J., Yang Y., Huang H., Yang P., Bai Y., Shi P., Fan Y., Yao B. A novel highly acidic beta-mannanase from the acidophilic fungus *Bispora* sp. MEY-1: gene cloning and overexpression in *Pichia pastoris*. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2009;82(3):453-461. DOI 10.1007/s00253-008-1766-x.
- Miller G.L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. *Anal. Chem.* 1959;31(3):426-428. DOI 10.1021/ac60147a030.
- Pradeep G.C., Cho S.S., Choi Y.H., Choi Y.S., Jee J.P., Seong C.N., Yoo J.C. An extremely alkaline mannanase from *Streptomyces* sp. CS428 hydrolyzes galactomannan producing series of mannoooligosaccharides. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2016;32(5):84. DOI 10.1007/s11274-016-2040-5.
- Puigbo P., Guzman E., Romeu A., Garcia-Vallve S. OPTIMIZER: A web server for optimizing the codon usage of DNA sequences. *Nucleic Acids Res.* 2007;35:W126-W131. DOI 10.1093/nar/gkm219.
- Srivastava P.K., Kapoor M. Production, properties, and applications of endo- $\beta$ -mannanases. *Biotechnol. Adv.* 2017;35(1):1-19. DOI 10.1016/j.biotechadv.2016.11.001.
- Stockmann C., Scheidle M., Dittrich B., Merkelbach A., Hehmann G., Melmer G., Klee D., Buchs J., Kang H.A., Gellissen G. Process development in *Hansenula polymorpha* and *Arxula adenivorans*, a re-assessment. *Microb. Cell Fact.* 2009;8:22. DOI 10.1186/1475-2859-8-22.
- Tuntrakool P., Keawsompong S. Kinetic properties analysis of beta-mannanase from *Klebsiella oxytoca* KUB-CW2-3 expressed in *Escherichia coli*. *Protein. Exp. Purif.* 2018;146:23-26. DOI 10.1016/j.pep.2018.01.009.
- Van Zyl W.H., Rose S.H., Trollope K., Gorgens J.F. Fungal  $\beta$ -mannanases: mannan hydrolysis, heterologous production and biotechnological applications. *Process Biochem.* 2010;45(8):1203-1213. DOI 10.1016/j.procbio.2010.05.011.
- Wang C., Luo H., Niu C., Shi P., Huang H., Meng K., Bai Y., Wang K., Hua H., Yao B. Biochemical characterization of a thermophilic  $\beta$ -mannanase from *Talaromyces leycettanus* JCM12802 with high specific activity. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2015;99(3):1217-1228. DOI 10.1007/s00253-014-5979-x.
- Zadorozhny A.V., Ushakov V.S., Rozanov A.S., Bogacheva N.V., Shlyakhtun V.N., Voskoboev M.E., Korzhuk A.V., Romancev V.A., Bannikova S.V., Mescheryakova I.A., Antonov E.V., Vasilieva A.R., Pavlova E.I., Chesnokov D.O., Shedko E.D., Bryanskaya A.V., Bochkov D.V., Goryachkovskaya T.N., Peltek S.E. Heterologous expression of xylanase xAor from *Aspergillus oryzae* in *Komagataella phaffii* T07. *Int. J. Mol. Sci.* 2022;23(15):8741. DOI 10.3390/ijms23158741.
- Zheng H., Yu Z., Fu X., Li S., Xu J., Song H., Ma Y. High level extracellular production of a truncated alkaline beta-mannanase from alkaliphilic *Bacillus* sp. N16-5 in *Escherichia coli* by the optimization of induction condition and fed-batch fermentation. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 2016;43(7):977-987. DOI 10.1007/s10295-016-1773-3.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 23.11.2022. После доработки 28.11.2022. Принята к публикации 02.12.2022.

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-22

Обзор

## Выдающиеся ученые России. Профессор Лев Анатольевич Животовский

Т.И. Одинцова✉, В.А. Пухальский, Ю.А. Столповский, А.М. Кудрявцев

**Аннотация:** 22 ноября 2022 г. исполнилось 80 лет со дня рождения выдающегося ученого Льва Анатольевича Животовского – доктора биологических и кандидата физико-математических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РФ, лауреата Государственной премии РФ и премии им. И.И. Шмальгаузена по эволюционной биологии РАН. В обзоре анализируется его многогранная деятельность: все публикации сгруппированы в 16 крупных разделов, соответственно которым рассматривается биография, научная и научно-организационная деятельность ученого.

**Ключевые слова:** Л.А. Животовский; генетика популяций; математическая биология; эволюция; ДНК-идентификация; экогеографические единицы; животные; растения.

**Для цитирования:** Одинцова Т.И., Пухальский В.А., Столповский Ю.А., Кудрявцев А.М. Выдающиеся ученые России. Профессор Лев Анатольевич Животовский. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;8(4):352-371. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-22

Review

## Outstanding scientists of Russia. Professor Lev A. Zhivotovsky

T.I. Odintsova✉, V.A. Pukhalskiy, Yu.A. Stolpovsky, A.M. Kudryavtsev

**Abstract:** November 22, 2022 turns the 80<sup>th</sup> anniversary of the birth of an outstanding scientist Lev A. Zhivotovsky, Professor, Dr. Sci. (Biology), PhD of Physics and Mathematics, Honored Scientist of Russia, Laureate of the Federal Prize of the Russian Federation, Laureate of I.I. Schmalhausen Prize in evolutionary biology RAS. The review considers his multifaceted activities: all publications are grouped into 16 major sections. In each of them the details of the biography and scientific activities of the scientist are viewed.

**Key words:** Lev A. Zhivotovsky; population genetics; genetics; mathematical biology; evolution; DNA identification; ecogeographic units; animals; plants.

**For citation:** Odintsova T.I., Pukhalskiy V.A., Stolpovsky Yu.A., Kudryavtsev A.M. Outstanding scientists of Russia. Professor Lev A. Zhivotovsky. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;8(4):352-371. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-22 (in Russian)

### Введение

22 ноября 2022 г. исполнилось 80 лет доктору биологических наук и кандидату физико-математических наук, профессору Льву Анатольевичу Животовскому – выдающемуся российскому ученому, специалисту в области популяционной генетики, биологии и биометрии, заведующему лабораторией Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН (Москва). Лев Анатольевич Животовский – заслуженный

деятель науки РФ, лауреат Государственной премии РФ в области науки и техники, лауреат премии им. И.И. Шмальгаузена Российской академии наук, обладатель премий журналов «Известия РАН. Серия биологическая» и *The Lancet* за лучшие статьи года.

Автор более 250 научных статей, 8 монографий и учебников, десятков научно-популярных, мемориальных и полемических публикаций в журналах и газетах, Лев Анато-

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия  
N.I. Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

 odintsova2005@rambler.ru

 © Одинцова Т.И., Пухальский В.А., Столповский Ю.А., Кудрявцев А.М., 2022



Л.А. Животовский, 2021 г. Плавающий университет «Байкал-Эволюция» на судне «Академик Коптюг»

льевич не замыкается в стенах кабинета, а в течение многих лет организует и сам участвует в экспедициях по изучению природных популяций животных и растений на Южных Курильских островах, Сахалине, Камчатке и в других регионах Дальнего Востока, в Западной Сибири, на севере и юге европейской части России. Важная сфера научных интересов Л.А. Животовского – популяционная организация видов в природе. Работая в разные годы во Всесоюзном научно-исследовательском институте животноводства (ВИЖ, пос. Дубровицы, Московская область), Всероссийском НИИ рыболовства и океанографии (Москва), сотрудничая с крупнейшими специалистами из их региональных филиалов и других учреждений министерств сельского хозяйства и природных ресурсов, Лев Анатольевич внес существенный вклад в решение важных с практической точки зрения экологических и генетических проблем.

Прекрасно владея математическими методами, Л.А. Животовский исследует генетические закономерности адаптации природных популяций к среде обитания с помощью аналитических и компьютерных моделей, а также селекционно-генетические процессы в популяциях сельскохозяйственных животных и возделываемых растений. Разрабатывает методы математико-статистического анализа популяционно-биологических и генетических данных полевых наблюдений, лабораторных экспериментов, в том числе для исключительно прикладных задач, в частности судебно-медицинской генетической экспертизы. Большую известность получили предложенные Л.А. Животовским генетические методы ретроспективного изучения древних

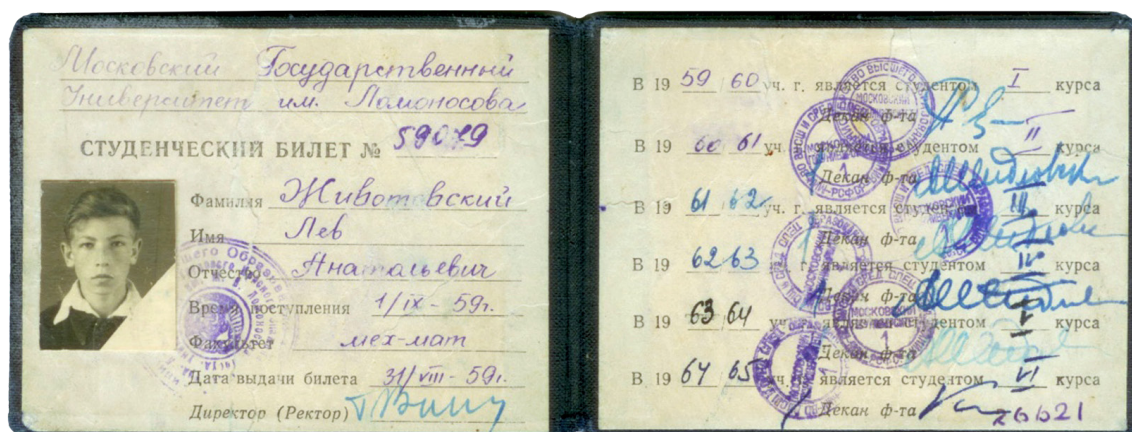
популяций человека, которые позволили оценить время и направление распространения человечества по планете. Развивает общую теорию популяционно-генетической структуры вида, им предложена концепция выделения эко-географических единиц как крупных популяционных группировок, наследственно адаптированных к экологическим условиям своих ареалов.

Л.А. Животовский – прекрасный лектор, высокоэрудированный преподаватель, его лекции отличает творческий подход, глубокое научное обоснование излагаемых проблем, связь с практикой, обращение к примерам из разных областей знания и живое общение со слушателями. Недавно выпущенный им учебник «Генетика природных популяций» (2021) прекрасно демонстрирует разностороннее профессиональное знание экологии, географии и генетики природных объектов и умение доходчиво разъяснять важный материал. В течение многих лет Л.А. Животовский читал лекции в крупнейших мировых учебно-научных центрах: в России – на кафедре генетики МГУ, на кафедре генетики и разведения животных Тимирязевской сельскохозяйственной академии, в Новосибирском, Марийском, Сахалинском государственных университетах и других учреждениях; за рубежом – в Стэнфордском университете (Калифорния, США), Университете штата Аляска, Орхусском университете (Дания), Университете Эдит Коуэн (Западная Австралия), Тартуском университете (Эстония), Университете Сан-Паулу (Бразилия) и др.

Опишем научный путь Льва Анатольевича (с его слов) с самого начала.

Лев Анатольевич окончил механико-математический факультет МГУ, защитил кандидатскую диссертацию по математике, и дальнейшая его жизненная дорога представлялась вполне ясной. Но человек предполагает, а судьба располагает. Предоставим слово самому Льву Анатольевичу, цитируя строки из его эссе «Вспышки из прошлого» (Животовский, 2016. С. 2):

*«Весна 1972 года. Четвертый год как после математической аспирантуры и защиты диссертации по теории дифференциальных уравнений я работаю в вычислительной лаборатории ВИЖа (Всесоюзного НИИ животноводства ВАСХНИЛ) в поселке Дубровицы Подольского района под Москвой. Лабораторией руководит Лев Константинович Эрнст, замечательный яркий человек, продвигающий вычислительные методы в селекцию животных, был он тогда еще зам. директора института. Попал я сюда случайно: до окончания аспирантуры и защиты оставалось несколько месяцев, и мой шеф, Лев Эрнстович Эльсгольц – изумительный человек, прекрасный математик, организатор, уже подобрал для меня место в Физтехе, что по тем временам было очень-очень круто, ибо в стране тогда было три ведущих физико-математических вуза: мехмат МГУ, Институт математики и Физтех. Лев Эрнстович уехал оппонентом в г. Фрунзе и там погиб в автомобильной катастрофе. Я не знал, с кем в Физтехе он договаривался о моем устройстве, оказался предоставленным самому себе; в связи с такими обстоятельствами мне продлили аспирантуру на полгода, но без стипендии, и я устроился на это время редактором*



Студенческий билет Л.А. Животовского

в издательство физ.-мат. литературы. Там я дописал диссертацию, защитился, и был в поисках работы. Но мне все время предлагали «ящички» – Черноголовку и другие подобные места. Ящик я тогда представлял себе в виде чуть ли не настоящего ящика, в котором меня закрывают, и я там безвылазно сижу; наверное, в чем-то так тогда и было. Меня это никак не прельщало, так как все аспирантские годы летом я уезжал в экспедиции с геологами, да и студентом летом что-то делал – то подрабатывал, то ездил куда-то, и возможность «поездки за туманами» была для меня превыше всего, потерять такую свободу не хотелось. И однажды, по безысходности, поехал я в Дубровицы – знакомые знакомых сказали, что там ищут математика, и был очарован местом. Дубровицы стоят на слиянии рек Пахры и Десны, поселок окружен с трех сторон лесом, прямо на стрелке – потрясающей красоты церковь (тогда она была в запущенном состоянии, сейчас отреставрирована и действующая). Подольск был еще далеко, не разросся как сейчас, от конечной остановки автобуса приходилось идти километра два по проселочной дороге (все это для меня было плюсом!). Чем я там буду заниматься – мне было неизвестно. Меня взяли, это был 1968 год, и вот ко мне стали приходить люди с вопросами по математической обработке их данных. А я и прикладной статистикой тогда не знал, мы ее не проходили на мехмате в общих курсах – только теорию вероятностей. А тут ко мне приходят (появился математик!), задают вопросы как им лучше проанализировать их данные, вопросы с терминами из физиологии, селекции, разведения, кормления – и хоть бы я что понимал. Года два я был как в тумане и только и сидел за книгами: стопка зоотехнической литературы – слева, книги по статистике – справа, и так изо дня в день. Но мне всегда везло с замечательными людьми. И всю жизнь я буду с благодарностью вспоминать Льва Константиновича Эрнста, который дал мне полную свободу во всем и направил мой интерес в сторону селекции и генетики, и заведующего лабораторией свиноводства Бориса Владимировича Александрова, который стал меня опекать по всем вопросам животноводства, опытно-дела и даже по житейским вопросам; водил по скотным дворам, опытным хозяйствам ВИЖа, объяснял, где он видит важность биометрии, говоря при этом: «Был такой английский статистик и генетик

Фишер, так он сам свиньям в зад уколы вкалывал, почему и знал что из биометрии нам на практике нужно», вместе с ним ездили на заседания МОИП, который был в ту пору центром научных выступлений и дискуссий, много времени проводили за дискуссиями. (Добавлю, что первые годы работы в ВИЖе я стыдился говорить сокурсникам, что я в институте животноводства – это после мехмата-то!, говорил что в ящике работаю – что всем было понятно и табу на расспросы. Только спустя годы я почувствовал, как много дали мне шесть лет работы в ВИЖе: без тех лет моих «сельскохозяйственных университетов» я бы многого не понимал в популяционной генетике).

Добавим к этому, что в 1972 г. Лев Анатольевич по предложению Николая Васильевича Глотова поступил на курсы повышения квалификации биофака МГУ. С удостоверением об окончании он получил серьезные возможности в дальнейшей работе, когда требовались документы о биологическом образовании и когда диплом механико-математического факультета и даже докторский и профессорский дипломы по специальности «генетика» не имели юридической силы.

В 1974 г. Лев Анатольевич перешел на работу в Институт общей генетики АН СССР (Москва), где его тяга к исследованию природных популяций полностью реализовалась и, по его словам, соединились три его ипостаси – математика, биолога и путешественника – и где Л.А. Животовский продолжает работать и поныне.

Ниже мы описываем научные пути Льва Анатольевича через анализ его статей и книг. В приведенный в конце обзора список публикаций вошли только полноценные статьи, лишь несколько публикаций – это тезисы в сборниках конференций, которые Лев Анатольевич отметил как знаковые.

Поразительна научная продуктивность Льва Анатольевича. Триста полновесных публикаций, из которых большинство полностью написано им самим (во многих статьях Л.А. Животовский – первый автор). Удивляет не только число публикаций, но и их качество: хороший язык и лежащая в каждой работе мысль, требующие немало времени. Чего стоит недавний учебник «Генетика природных популяций»: 600 страниц, обилие рисунков, фотографий и схем, прекрасный стиль изложения!



Свидетельство о прохождении Л.А. Животовским курса повышения квалификации на кафедре генетики и селекции МГУ

Научные интересы Льва Анато́льевича чрезвычайно широки, лежали и лежат в самых разных плоскостях научного знания, в разных его направлениях: в годы учебы на механико-математическом факультете МГУ и в последующие несколько лет – чистая математика (оптимальные задачи и теория дифференциальных уравнений); затем в сферу интересов ученого вошли методы математической статистики (биометрии) в применении к решению прикладных исследовательских задач в биологии, сельском хозяйстве и медицине; теория и методы анализа количественных признаков у животных, растений и человека; генетическая история человечества и его распространения по планете; вероятностные оценки в судебно-медицинской генетической экспертизе; популяционная структура вида в природе; эколого-географическая организация вида у лососёвых рыб; проблемы отбора и адаптивной эволюции популяций.

Список научных работ Л.А. Животовского сгруппирован в 16 разделов. По ним мы и анализируем его путь в науке, перемежая научное описание с фактами из жизни, которые мы узнали из общения со Львом Анато́льевичем в стенах ИОГен РАН в течение многих лет, из бесед с его коллегами и из предоставленных им материалов в устной и письменной формах. Редактирование данной статьи проведено совместно со Львом Анато́льевичем. По его предложению приведены фотографии людей (взяты из интернета), заметно повлиявших на его научную судьбу.

#### Монографии (раздел 1)

Начнем с книг Льва Анато́льевича. Им одним или в соав-

торстве написаны четыре научные монографии: по теории и методам анализа комплексов признаков (1984), методам анализа дискретной изменчивости в популяциях (1991), искусственному разведению лососей и охране биоразнообразия (2012), по популяционной биогеографии растений (2019); два учебника – один по биометрии (1982), второй – по генетике популяций (2021) и глава в американском учебнике для специалистов рыбного хозяйства (2003), а также книга по истории советской генетики (2014, 2016) (рис. 1). Эти книги широко используют в научной работе и лекционных курсах: у «Популяционной биометрии» свыше тысячи цитирований, у «Интеграции...» – около 250.

#### Научный редактор переводных монографий (раздел 2)

Большое значение Лев Анато́льевич придает распространению знаний через переводы лучших иностранных книг по генетике популяций и количественных признаков. Вместе с коллегами он инициировал перевод шести таких монографий на русский язык (рис. 2).

Среди них широко разошедшийся по стране классический труд Чинг Чанга Ли по математическим основам популяционной генетики; монография Дарвина XX века Мотоо Кимуры, создателя так называемой теории нейтральности – молекулярной эволюции с учетом мутаций и случайного генетического дрейфа, на которой зиждутся подходы к ретроспективным эволюционным оценкам по белковым и нуклеотидным последовательностям; широко известная книга Брюса Вейра по статистической оценке молекулярных полиморфизмов; труды Дугласа Фолконера и Кеннета Мазера с Джоном Джинксом по теории и методам анализа



Рис. 1. Монографии Л.А. Животовского



Рис. 2. Переводы монографий на русский язык



количественных признаков; революционное на тот момент времени исследование Эдварда Стила с соавторами о возможности наследования по Ламарку на примере эволюции иммунной системы позвоночных. История перевода последней книги, как и его исследования деятельности Т.Д. Лысенко (см. рис. 1), продемонстрировали прошедшую через всю его жизнь способность преодолевать каноны и сопротивление ради новых научных идей и путей.

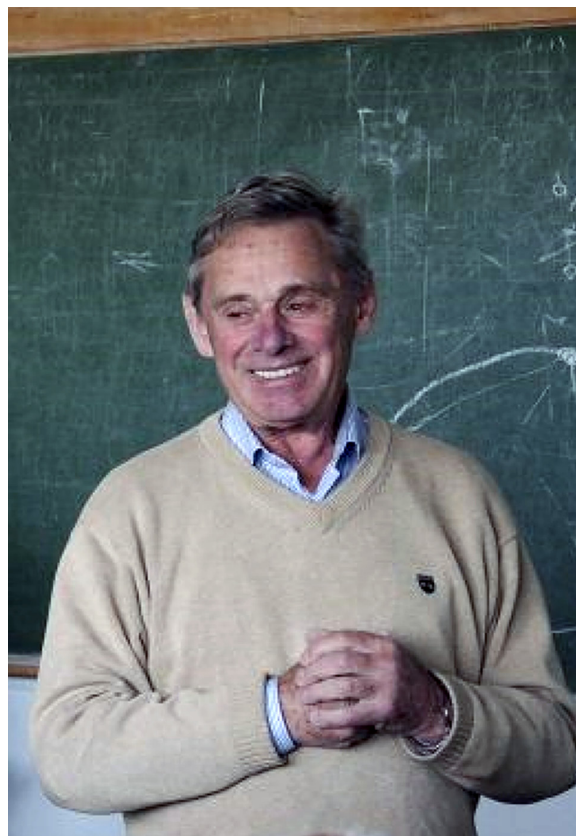
### Статьи по математике (раздел 3)

Лев Анатольевич окончил механико-математический факультет МГУ, став профессиональным математиком. Как и многие студенты, посещал научные семинары и брался за решение различных математических задач. Как-то попал на семинар яркого молодого ученого Бориса Теодоровича Поляка, занимавшегося новым тогда направлением – оптимизационными задачами и так называемым математическим программированием: алгоритмами поиска максимумов и минимумов функций при наличии ограничений – проблемой важной в плане их реализации на становящихся доступными вычислительных машинах. Заинтересовавшись и сформулировав алгоритм поиска, он провел исследование, ставшее дипломной работой. Позднее, уже в аспирантуре, с одобрения Бориса Теодоровича Лев Анатольевич оформил его и в 1967 г. опубликовал в университетском сборнике трудов Вычислительного центра МГУ. Это была его первая опубликованная научная работа (Животовский, 1967).

Но к этому времени интересы Льва Анатольевича сместились в сторону другой математической дисциплины – теории дифференциальных уравнений, которой он стал заниматься, поступив в аспирантуру к замечательному ученому Льву Эрнестовичу Эльсгольцу. По этой теме Лев Анатольевич защитился и опубликовал ряд статей, в том числе в ведущем по этой специальности журнале «Дифференциальные уравнения» (последние работы были опубликованы, когда он уже работал во ВНИИ животноводства, куда устроился после трагической гибели своего научного руководителя). По словам Льва Анатольевича, ему оставалось еще несколько лет до завершения докторской по математике, но взяла верх вспыхнувшая любовь к генетике. А спустя десять лет после публикации последней статьи по дифференциальным уравнениям (1972 г.) Лев Анатольевич успешно защитил докторскую диссертацию по специальности «генетика» (1982 г.). Справедливости ради добавим, что полученные им математические результаты не пропали: часть вошла в монографию Л.Э. Эльсгольца и С.Б. Норкина «Введение в теорию дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом» (Эльсголец, Норкин, 1971).

### Методы анализа данных (раздел 4)

Как видно из приведенных выше строк Льва Анатольевича, с первых дней работы в ВИЖ ему пришлось продираться сквозь «дебри» незнакомых ему биологии, животноводства, биометрии. Но шли месяцы и годы и Льву Анатольевичу становилась все ясней важность математических методов в решении практических задач животноводства и в первую очередь математической статистики, называемой «биоме-



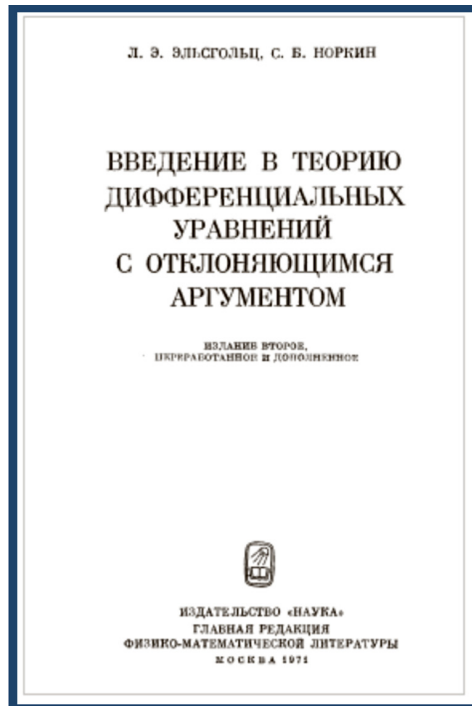
Борис Теодорович Поляк (р. 1935)

трией» в приложениях ее методов к сельскому хозяйству, биологии и медицине. Первым проявлением публикационной активности Льва Анатольевича на новом поприще стала публикация со Львом Константиновичем Эрнстом по оценке сходства животных по множеству размерных характеристик для подбора их в фенотипически однородные экспериментальные и контрольные группы (1971 г.).

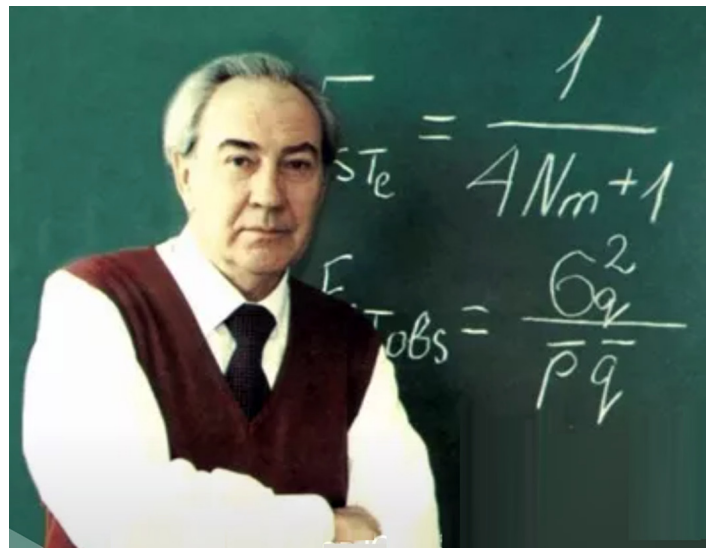
Вслед за проводимыми Львом Анатольевичем практическими семинарами в ВИЖ по методам биометрии появились публикации по оценке коэффициента корреляции и других статистик. Написаны статья и методические рекомендации по индексу генетического сходства по группам крови у крупного рогатого скота (1973, 1974 гг.), затем переросшие в общие статьи по показателям сходства и разнообразия по полиморфным признакам (опубликованы в «Журнале общей биологии» в 1979 и 1980 гг. и в сборниках за 1982 и 1983 гг.), широко используемые ранее и сейчас. Количество их цитирование определить трудно, так как они не зарегистрированы в РИНЦ. Однако, судя по высокому цитированию книги «Популяционная биометрия» (более тысячи упоминаний), оно не низкое. Другие высокочитруемые статьи из этого раздела – работа L.A. Zhivotovsky (1999), в которой представлен метод анализа доминантных молекулярных маркеров (более 800 упоминаний), и статья D.V. Zaykin и коллег (2002) по способу оценки комбинированного уровня значимости исследуемого фактора на основе множества данных (более 600 упоминаний). К этому разделу примыкают и другие работы по статистическим критериям, прове-



Лев Эрнестович Эльсгольц (1909–1967)



Лев Константинович Эрнст (1929–2012)



Юрий Петрович Алтухов (1936–2006)

денные совместно с прекрасным ученым Дмитрием Витальевичем Зайкиным.

#### Количественные признаки (разделы 5–7)

Еще со времен работы в ВИЖ Лев Анатольевич уделял большое внимание исследованию количественных признаков как наиболее важных в изменчивости организмов, тем более что адаптация к условиям среды обитания и приспособленность особей – это количественный признак, изменчивость которого определяют полигенная система и вариации условий среды и развития организма. Хозяйственно важные признаки продуктивности сельскохозяйственных растений

и животных практически все количественные; к ним также можно отнести устойчивость к болезням и подверженность им, адаптацию к механизации производства и неблагоприятным условиям среды.

Фронт работ Льва Анатольевича по количественным признакам широкий: от анализа конкретных данных и результатов экспериментов до математических моделей, поэтому список литературы по ним разделен на три части. Интерес к количественным признакам у Льва Анатольевича возник с консультаций по статистической обработке данных, в том числе облекшихся в форму статей (Животовский, 1971, 1972). Среди них работы по фенотипическому

сходству животных (Эрнст, Животовский, 1971), анализу селекционного процесса в свиноводстве (Животовский, Александров, 1973), наследованию устойчивости коров к лейкозу (Эрнст и др., 1973; Гринберг, Животовский, 1973), генетическим корреляциям между родственными особями по признакам молочной продуктивности у крупного рогатого скота (Гинзбург и др., 1973), другим прикладным вопросам сельскохозяйственной науки (Тарасов, Животовский, 1972–1974; Животовский, Машуров, 1974). Первые теоретические исследования начались с моделирования процессов отбора на простой модели количественного признака с помощью недавно установленной в ВИЖ электронно-вычислительной машины (ЭВМ) «Минск-22», за которой Лев Анатольевич ездил вместе с коллегами в Минск, где заодно и обучился работе на ней. Результатом стали его первые статьи в журнале «Генетика» (1972–1974, 1976).

Тему количественных признаков, которая была важнейшей в становлении популяционно-генетического и эволюционного мышления Льва Анатольевича в ВИЖ, он продолжил и разрабатывал в лаборатории популяционной генетики Института общей генетики, куда перешел в 1974 г. Недавно организованной лабораторией руководил молодой энергичный ихтиолог, популяционный и эволюционный генетик, полевик Юрий Петрович Алтухов – прекрасный человек и замечательный ученый, который способствовал внедрению в генетические исследования рыб и других организмов использования полиморфных белков как маркеров генов, стал лидером этого направления в стране и собрал вокруг себя (как в лаборатории, так и вовне) сильную команду, в которую Лев Анатольевич сразу вписался.

Познакомившись с работами по природным популяциям и начав ездить в научные экспедиции, Лев Анатольевич приступает к многолетней многоплановой работе в разных областях генетики популяций, в которых генетика количественных признаков продолжает играть важную роль. Ученый получает большой опыт работы с разными организмами: растениями (Алтухов и др., 1976; Животовский, Готов, 1976), крупным рогатым скотом (Машуров, Животовский, 1977), человеком (Гиндилис и др., 1978), а также с машинными моделями (Животовский, 1976; Животовский, Янушпольский, 1976). Затем Лев Анатольевич обращается к теоретическому исследованию комплексов признаков (Животовский, 1980, 1981; Животовский, Алтухов, 1980), которое впоследствии воплотится в докторскую диссертацию (1982 г.), соответствующую книгу «Интеграция полигенных систем в популяциях» (1984), статистические методы анализа комплексов коррелирующих признаков (Животовский, 1987; Zhivotovsky, 1988) и ряд практических работ, в том числе авторские свидетельства (раздел 15: Алтухов и др., 1985, 1988; Духарев, Животовский, 1987; Животовский, Трошин, 1988).

Логическим продолжением этих работ стала организация собственной структуры – *лаборатории генетики количественных признаков* (1984–1992 гг.). Лев Анатольевич инициирует длительную серию экспериментов по отбору у дрозофилы под руководством его бывшей студентки с кафедры генетики МГУ Александры Григорьевны Имашевой (1986–1994 гг.), вылившуюся в ряд интересных статей (раздел 5). Отметим, что такие работы как Imasheva et al. (1997,



Марк Фелдман (Marcus W. Feldman, р. 1942)

1998), имеют более ста цитирований каждая. Одновременно с этим Лев Анатольевич обдумывает подходы к более строгому математическому анализу отбора по количественным признакам. Проведя описанные выше машинные эксперименты по отбору и убедившись на этих моделях в эволюционной важности эпистаза, генетического сцепления и образуемых при отборе межлокусных ассоциаций в полигенной системе, вовлеченной в изменчивость количественных признаков, Л.А. Животовский обсуждает этот вопрос с поступившим в его лабораторию Сергеем Юрьевичем Гаврильцом. Сергей Юрьевич, будучи физиком по образованию, предложил используемый в анализе динамических систем так называемый метод малого параметра для аналитического исследования последствий слабого отбора на динамику мультилокусной системы, в том числе детерминированного этой системой количественного признака. Подход оказался плодотворным, и в течение 1989–1992 гг. они развили его (раздел 7), завершив публикацией (Zhivotovsky, Gavrilets, 1992). Хотя цитирование этой статьи и невысокое (около 70), она оказалась фундаментом для последующих работ Сергея Юрьевича и Льва Анатольевича. В частности, Лев Анатольевич опубликовал серию статей по динамике количественных признаков и эволюции мультилокусных систем с коллегами по Стэнфордскому университету (раздел 7), с которыми сотрудничал с конца 1990 до 2005 г. Там, в Институте популяционных исследований, которым руководил превосходный ученый и организатор Марк Фелдман, Лев Анатольевич получил возможность ездить по всему земному шару и заниматься разными научными исследованиями (по своему выбору) совместно с коллегами из университетов от Аляски и Швеции до Бразилии и Австралии.

### Генетическая дифференциация и популяционная структура вида у лососёвых рыб (разделы 8–10)

Начиная с 1975 г. одним из важнейших направлений в работе Льва Анатольевича стало изучение структуры природных популяций, в первую очередь тихоокеанских лососей. Начались в его жизни ежегодные экспедиции на Дальний Восток: вначале на биостанцию «Сокол» на Сахалине (владивостокского Института биологии моря), а затем Лев Анатольевич с Константином Ивановичем Афанасьевым и другими коллегами по лаборатории организовали научно-экспедиционную базу на Курильском рыболовном заводе (остров Итуруп), где собирали материал по популяциям горбуши, проводя как биологические анализы, так и генотипирование по полиморфным ферментам. Одновременно Лев Анатольевич завязал крепкие научные и дружественные связи с коллегами из Института биологии моря, Сахалинского НИИ рыболовства и океанографии, «Сахалинрыбвода» и других профильных организаций, с которыми тоже велись совместные работы.

Знаковой в этих исследованиях стала работа, инициированная Михаилом Константиновичем Глубоковским, по популяционной структуре одного из видов тихоокеанских лососей – горбуши. Проблема состояла в том, что горбуша не укладывалась в стандартную схему популяционной структуры вида, в рамках которой считали, что рыбы, размножающиеся на нерестилищах отдельной реки или притока большой реки, образуют свое, генетически независимое от других, локальное стадо, которое можно прогнозировать для целей промысла вне независимости от других локальных стад. В 1986 г. опубликована статья в журнале «Биология моря» (Глубоковский, Животовский, 1986), в которой авторы, используя свои и опубликованные другими исследователями данные по морфологической и генетической изменчивости горбуши на всем ее огромном многотысячакилометровом нерестовом ареале на азиатском и американском побережьях, высказали гипотезу флюктуирующих стад горбуши, согласно которой меняющиеся из года в год и от одного географического региона к другому межпопуляционные миграционные потоки непредсказуемо объединяют некоторые локальные стада во временно глобальные, из-за чего годовые прогнозы возврата рыбы дают сбои, а генетические различия между географически разными стадами горбуши эволюционно стали чрезвычайно малыми, с трудом распознаваемыми или вовсе не распознаваемыми с помощью молекулярных и морфологических маркеров. Эта статья вызвала бурную дискуссию и до сих пор служит предметом дебатов, хотя за это время накопилось немало данных в пользу концепции флюктуирующих стад этого вида тихоокеанских лососей. Работа в этом направлении продолжается (раздел 8).

Сворачивание научных работ в конце 1980-х гг. оставило работу на Дальнем Востоке. Исследования возобновились лишь в середине 2000-х. Лев Анатольевич вновь организовал исследовательский коллектив в созданной им лаборатории генетических проблем идентификации ИОГен РАН (с 2007 г. по наст. время) и вместе со своими давними коллегами по лаборатории и экспедициям Константином Ивановичем Афанасьевым, Галиной Алексеевной Рубцовой,



Анализ выборки кеты (о. Кунашир, 2011 г.)

а также бывшей его студенткой из Тимирязевской сельскохозяйственной академии Мариной Владимировной Шитовой и другими стал заниматься генетикой популяций тихоокеанских лососей в связи с начавшимися в Сахалинской области работами по искусственному воспроизводству, сертификации и идентификации этих видов. Генетические исследования начали проводить с помощью недавно открытого нового класса ДНК-маркеров – микросателлитов.

В течение следующих пятнадцати лет коллективом изучены популяции кеты на всем азиатском нерестовом ареале этого вида – от Чукотки до Приморья и Южных Курил: более полутора сотен выборок из сорока озерно-речных бассейнов (более шести тысяч рыб), выявлена локальная и глобальная структура популяций и их связь с эколого-географической вариабельностью ареала азиатской кеты. Только по кете за это время опубликовано 27 статей (раздел 9), не считая нескольких десятков подробных отчетов по хозяйственным договорам с дальневосточными рыбохозяйственными учреждениями и по грантам.

Параллельно с кетой проведены работы по популяционно-генетической структуре других видов тихоокеанских лососей и иных таксонов (раздел 10). Важно добавить, что на примере краснокнижного сахалинского тайменя и кеты Лев Анатольевич развил концепцию *экогеографических районов* (ЭГР) и *экогеографических единиц* (ЭГЕ) как важных уровней организации вида и его ареала и как единиц запаса и регулирования вида (его воспроизводства, промысла и охраны) на основе объединенного анализа географических, экологических и генетических переменных (Zhivotovsky et al., 2015; Животовский, 2016, 2017, 2022; Животовский и др., 2021, 2022).

### Генетика и популяционная биология растений (раздел 11)

Как специалист по популяционной генетике, Лев Анатольевич не мог обойти стороной растения. И он занимался ими тоже, уделив вначале большое внимание хвойным из-за их весьма важного свойства – гаплоидности эндосперма – вследствие которого по гаплотипу эндосперма и диплоидному генотипу зародыша можно определить гаплотип пыльцы (для кодоминантных маркеров). Совместно с Анатолием Владимировичем Шурхалом, Алексеем Владимировичем Подогасом и другими коллегами исследован аллозимный полиморфизм в популяциях нескольких видов сосен: обыкновенной (*Pinus sylvestris*), сибирской (*P. sibirica*), крымской (*P. pallasiana*), лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), а также проведен филогенетический анализ двух десятков видов обоих подродов – мягких (*Strobus*) и жестких (*Pinus*) сосен. Кроме того, изучены некоторые виды злаковых, рекомбинационный и мутационный процессы по совокупности локусов у сосны обыкновенной, а также виды и сорта винограда (раздел 15).

Помимо обсужденного выше подхода к выделению эко-географических единиц у тихоокеанских лососей на основании географических и экологических критериев Лев Анатольевич задался вопросом о возможности применения этого метода при изучении популяций растений. В сотрудничестве с Гюльнаррой Оруджевной Османовой предложено опираться на тематические географические карты (типов почв, влажности, растительности, рельефа, речных бассейнов и др.) с применением ГИС-технологий для качественного анализа картографической информации. Этот подход вошел в их книгу «Популяционная биогеография растений» (2019) под новым термином «популяционная биогеография». Кроме того, Лев Анатольевич расширил существовавшую классификацию ценопопуляций по онтогенетическим (возрастным) состояниям, введя классификацию «дельта – омега» в публикации 2001 г. в журнале «Экология». Эта работа стала широко цитироваться – более 700 упоминаний.

### Микросателлитная изменчивость у человека (разделы 12–13)

В середине 1990-х гг. Лев Анатольевич неожиданно оказался на переднем крае эволюционных исследований человека с применением нового тогда типа ДНК-маркеров – микросателлитов. А именно, в 1994 г. американские исследователи во главе с Лукой Кавалли-Сфорца (Luigi Luca Cavalli-Sforza) и Анной Баукок (Anne M. Bowcock) опубликовали статью, в которой, опираясь на аутосомные микросателлитные маркеры, подтвердили филогенетическое дерево человечества, уходящего корнями в Африку, до того реконструированное по фрагментам митохондриальной ДНК. Лев Анатольевич к тому времени уже несколько лет сотрудничал с Марком Фелдманом, с которым у него вышли упомянутые выше работы по математическим моделям отбора.

К 1995 г. было опубликовано всего несколько статей разных авторов по изменчивости микросателлитов у человека и основанным на них генетическим дистанциям, к которым подключился Марк Фелдман и его аспиранты. Льва Анатольевича сразу заинтересовала математическая сторона ми-

кросателлитной изменчивости, она напомнила ему количественные признаки, потому что микросателлитный аллель характеризуется длиной – числом повторов данного мотива (специфического сочетания нескольких нуклеотидов). В результате совместная с Марком Фелдманом статья была опубликована в «Докладах Американской академии наук» (1995). Эта статья до сих пор цитируется, но главное – Лев Анатольевич заинтересовался генетической дифференциацией этнических групп, выявляемой с помощью микросателлитных маркеров, и возможностью оценить время дифференциации, зная экспериментальные данные по темпам мутирования микросателлитных аллелей.

С этого начался цикл его работ по генетической истории человечества. Некоторые из них продолжают хорошо цитироваться, а одна – по дифференциации основных этнических групп разных континентов, опубликованная в 2002 г. в журнале *Science* (в соавторстве), удостоена премии журнала *The Lancet* как лучшая статья года среди публикаций биологических и медико-биологических журналов мира. На основе этих же данных написана до сих пор цитируемая статья по эволюции популяций человека (Zhivotovsky et al., 2003). Другим достижением Льва Анатольевича в этой области оказалось введенное им понятие эффективного темпа мутирования (effective mutation rate), затем цитируемого как эволюционный темп мутирования (evolutionary mutation rate), апробированного на данных по микросателлитам Y-хромосомы (Zhivotovsky et al., 2004) и широко используемого в эволюционных оценках. Он оказался почти в три раза ниже, чем темп мутирования, наблюдаемый в парах «отец – сын», ибо большинство мутаций теряются в самых первых поколениях вследствие генетического дрейфа. Это трехкратное несоответствие вызвало серьезные споры, но полногеномные (по Y-хромосоме) данные подтвердили «эволюционную» оценку Льва Анатольевича (Wei et al., 2013).

### Судебная генетика и популяционные базы данных по ДНК-маркерам человека (раздел 14)

Видимо судьбой было предназначено Льву Анатольевичу проходить сквозь бури и рифы. Как он удивляется: «Я делаю то, что мне кажется естественным и правильным, ничего не подтвержденного не пишу, а потом вдруг оказывается, что это кого-то сильно задает». Это он сказал нам про свою книгу о Т.Д. Лысенко, в которой спокойно с подтверждением каждого факта научными ссылками старался разобраться в сложных страницах истории генетики в нашей стране в 1930–1960-е гг.

Через бурю эмоций пришлось пройти авторам гипотезы флюктуирующих стад горбуши (М.К. Глубоковский и Л.А. Животовский, раздел 8), которая при своем появлении вызвала отчасти негативные эмоции, так как логичное следствие из нее – полностью перестраивать государственную систему прогнозов подхода рыбы. Даже через почти сорок лет после публикации эта статья все еще вызывает споры.

Не сомневаемся, что и недавняя статья Льва Анатольевича об экогеографическом районировании нерестового ареала лососевых рыб (раздел 10: Животовский, 2022) вызовет некоторое волнение – судите сами по ее заключению:

«Поэтому в целях рационального использования запасов лососёвых рыб и других гидробионтов существующая государственная система районирования и управления рыболовством должна перестроиться так, чтобы управлять водными биологическими ресурсами как природными биологическими объектами» (Там же. С. 494).

И даже в области эволюционной генетики много лет шли, правда спокойные, научные дебаты об эволюционных скоростях мутирования в Y-хромосоме, предложенные Львом Анатольевичем, о чем мы упомянули выше. Одно можно сказать с определенностью, зная много лет Льва Анатольевича: он всегда все говорил и делал искренне и главное – профессионально. В очередную катавасию Лев Анатольевич попал, занявшись судебно-медицинской генетической экспертизой. Но... все по порядку.

В середине 1990-х гг. Лев Анатольевич по предложению Дмитрия Витальевича Зайкина занялся вместе с ним и ведущим в мире генетиком-статистиком Брюсом Вейром вопросами оценки вероятности родства между родственниками в связи с запросами судебно-генетической теории и практики. Работа завершилась совместной статьей (Zaykin et al., 1995), которая с тех пор вошла в мировой арсенал методов судебно-медицинских генетических экспертиз.

Льву Анатольевичу понравилось новое поле деятельности, и он решил заняться судебно-генетической практикой. Прошел специальные курсы под руководством Брюса Вейра в Университете Северной Каролины и получил сертификат (1997 г.), зарегистрировался в Международном обществе судебных наук, участвовал в двух конференциях по судебной медицине в США и двух – в России (в Санкт-Петербурге в 2000 г., в Москве в 2004 г.) и даже организовал при Институте общей генетики РАН центр по судебной генетике, выступал в российских судах в качестве специалиста-генетика, в основном по делам об отцовстве. Однако все, в том числе центр, пошло кувырком, когда в 1998 г. ученый согласился заняться делом о так называемых екатеринбургских останках, предположительно принадлежащих семье последнего российского императора – Николая II. По словам Льва Анатольевича, к нему обратились с просьбой рассмотреть имеющиеся материалы и дать заключение, и он согласился. Заключение было безрадостным – дело сырое, доказательная база сомнительная, требуется дальнейшее расследование, но это резко противоречило мнению Правительственной комиссии, которую возглавляли разные люди – от В.С. Черномырдина до Б.Е. Немцова. Последний просто требовал от Комиссии признать останки царскими. Заключение Льва Анатольевича получило широкую огласку, было доложено в Государственной Думе РФ, опубликовано в газетах, документы переданы им лично в руки Патриарху Алексию II, за что Лев Анатольевич получил благодарность от Московской Патриархии.

Однако государственная машина пересилила: отечественные журналы отказались публиковать статью Льва Анатольевича, в результате чего она вышла в свет в английском издании с запретом указывать в публикации название института (Zhivotovsky, 1999). Впоследствии в сотрудничестве со стэнфордскими коллегами ученый опубликовал статью, усиливающую сомнения в правомерности отнесения

«екатеринбургских останков» к царской семье (Knight et al., 2004).

Работы по судебной генетике Лев Анатольевич не оставил: опубликовал ряд теоретических статей, более того, занялся созданием отечественной базы данных по ДНК-маркерам, наиболее часто применяемым в судебно-медицинских генетических исследованиях (список литературы раздела 14).

#### Методические рекомендации и авторские свидетельства (раздел 15)

Естественным результатом научных исследований Льва Анатольевича были его практические предложения. Часть их содержится в научных статьях, а часть оформлена в виде методических рекомендаций и авторских свидетельств документов, приведенных в этом разделе.

#### Научно-популярные статьи, полемика, воспоминания (раздел 16)

Лев Анатольевич уделяет большое внимание популяризации научных результатов, обсуждению острых проблем. Чрезвычайно важным считает сохранять память об уходящих ученых. Он автор ряда эссе об их жизни в науке, написанных прекрасным языком и с тонким юмором.

#### Заключение

Несколько лет назад, в годовщину ухода нашего замечательного эколога А.В. Яблокова, делая доклад в Институте биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (Москва) о вкладе Алексея Владимировича в популяционную биологию, Лев Анатольевич процитировал его слова, которые внутренне считает своими: «Я – счастливый человек, я всю жизнь занимался тем, чем хотел заниматься».

Как Льву Анатольевичу это удавалось и удается – трудно представить, мы бы и сами так не прочь, но не получается. И почему он попадает иногда в бури и штормы? Лев Анатольевич поделился с нами отрывком из нового эссе, чуть приоткрывшим завесу его тайны: «Я люблю перечитывать Робинзона Крузо, даже сейчас – на склоне лет. В некоторых из нас сидит бес перемен, странствий и приключений, который влечет нас, из-за которого порой попадаешь в гибельные ситуации, но которые тебя не отрезвляют, потому что ты не оглядываешься назад, просто забываешь их – а смотришь вперед, ведомый своим внутренним желанием перемен. Ну ладно, Робинзон Крузо – он все же вымышленное лицо, а я-то что?!»

Мы желаем Льву Анатольевичу быть, как всегда, в превосходной научной, лекционной и экспедиционной форме и поддерживать оптимизм и любовь к науке, которые ученый пронес через всю свою жизнь!

#### Публикации Л.А. Животовского (внутри разделов даны в хронологическом порядке)

##### 1. Монографии

Готов Н.В., Животовский Л.А., Хромов-Борисов Н.Н., Хованов Н.В. *Биометрия*. Л.: ЛГУ, 1982;264.  
Животовский Л.А. *Интеграция полигенных систем в популяциях*. М.: Наука, 1984;183.  
Животовский Л.А. *Популяционная биометрия*. М.: Наука, 1991;271.

Gharrett A.J., Zhivotovsky L.A. Migration. In: Population genetics: principles and applications for fisheries scientists. Bethesda (Maryland): American Fisheries Society, 2003;141-174.

Зиничев В.В., Леман В.Н., Животовский Л.А., Ставенко Г.А. Теория и практика сохранения биоразнообразия при разведении тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 2012;238. ISBN 978-5-85382-439-3.

Животовский Л.А. Неизвестный Лысенко. М.: КМК, 2014;118. ISBN: 978-5-9905832-2-1. (То же. 2-е изд. М.: КМК, 2016;119. ISBN 978-5-9907572-6-4).

Животовский Л.А., Османова Г.О. Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола: Вертикаль, 2019;128. ISBN 978-5-905314-53-7.

Животовский Л.А. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола: Вертикаль, 2021;600. ISBN 978-5-905314-61-2.

## 2. Научный редактор переводных монографий

Ли Ч.Ч. Введение в популяционную генетику / ред. Ю.П. Алтухов, Л.А. Животовский. М.: Мир, 1978;555.

Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика / ред. В.М. Гиндилис, Л.А. Животовский. М.: Мир, 1985;463.

Фолкнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков / ред. Л.А. Животовский. М.: Агропромиздат, 1985;486.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / ред. Ю.П. Алтухов, Л.А. Животовский. М.: Мир, 1985;394.

Вейр Б.С. Анализ генетических данных: дискретные генетические признаки / ред. Л.А. Животовский, А.И. Пудовкин. М.: Мир, 1995;399.

Стил Э., Линдли Р., Бландэн Р. Что, если Ламарк прав? Иммуногенетика и эволюция / ред. Л.А. Животовский. М.: Мир, 2002;237.

## 3. Статьи по математике

Животовский Л.А. Условия несовместности системы нелинейных неравенств, определение ее несовместимости и итеративное решение задачи выпуклого программирования. В: Сб. работ Вычислительного центра МГУ «Вычислительные методы и программирование». М.: МГУ, 1967;5:124-133.

Животовский Л.А. Некоторые вопросы теории дифференциальных уравнений с авторегулируемым запаздыванием. Дис. ... канд. физ.-мат. наук. 01.00.00. М., 1968;90.

Животовский Л.А. Оценка числа собственных частот дифференциального уравнения с несколькими запаздываниями. *Труды семинара по теории дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом*. 1969;(6):203-206.

Животовский Л.А. Абсолютная устойчивость решений дифференциальных уравнений с несколькими запаздываниями. *Труды семинара по теории дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом*. 1969;(7):82-91.

Животовский Л.А. О существовании и единственности решений дифференциальных уравнений с запаздыванием, зависящим от решения и его производной. *Дифференциальные уравнения*. 1969;5(5):880-889.

Животовский Л.А. Дифференциальные уравнения с отклоняющимся аргументом, зависящим от производной решения, рассматриваемые в банаховом пространстве с конусом. *Дифференциальные уравнения*. 1970;6(7):1247-1256.

Животовский Л.А., Норкин С.Б. Решения с лагунами и обобщенные решения дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом. *Украинский математический журнал*. 1970;22(4):542-549.

Животовский Л.А. Теоремы существования и классы единственности решений функциональных уравнений с наследственностью. *Дифференциальные уравнения*. 1971;7(8):1377-1384.

Животовский Л.А. К вопросу о существовании решений дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом нейтрального типа. *Дифференциальные уравнения*. 1972;8(11):1936-1942.

Животовский Л.А. Продолжимость решений функциональных уравнений с наследственностью. *Дифференциальные уравнения*. 1972;8(12):2163-2166.

## 4. Методы анализа данных

Эрнст Л.К., Животовский Л.А. Показатель фенотипического сходства животных и использование его при организации эксперимен-

тов. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1971;(6):63-65.

Животовский Л.А. Основные методы биометрии. 1. Оценка достоверности коэффициента корреляции. *Животноводство*. 1971;(9):80-81.

Животовский Л.А. Основные методы биометрии. 2. Нахождение доверительных границ для коэффициента корреляции. *Животноводство*. 1972;(2):47-49.

Животовский Л.А. Сороковой П.Ф., Машуров А.М. О вычислении индексов генетического сходства между популяциями животных по частотам генов, контролирующим полиморфные признаки. *Генетика*. 1973;9(4):126-131.

Животовский Л.А. Дисперсионный анализ. В: Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск: Наука, 1976;58-69.

Животовский Л.А. Оценка коэффициента внутриклассовой корреляции. *Генетика*. 1979;15(7):1235-1242.

Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. *Журнал общей биологии*. 1979;40(4):587-602.

Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия. *Журнал общей биологии*. 1980;41(6):828-836.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. В: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982;38-44.

Животовский Л.А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях. В: Итоги науки и техники. Серия: Общая генетика. Т. 8. Теоретическая популяционная генетика. М.: ВИНТИ, 1983;76-104.

Животовский Л.А., Лазебный О.Е., Имашева А.Г. Оценка параметров распределения по фотоактивности у дрозофилы. *Генетика*. 1989;25(1):75-86.

Животовский Л.А., Саввушкина Н.Е. Исследование устойчивости оценки коэффициента внутриклассовой корреляции при отсутствии нормальности распределения признаков. *Журнал общей биологии*. 1990;51(4):549-555.

Zhivotovsky L.A. A measure of fluctuating asymmetry for a set of characters. *Acta Zoologica Fennica*. 1992;191:73-77.

Zhivotovsky L.A. Estimating population structure in diploids with multilocus dominant DNA markers. *Molecular Ecology*. 1999;8(6):907-913. DOI 10.1046/j.1365-294x.1999.00620.x.

Zaykin D.V., Zhivotovsky L.A., Westfall P.H., Weir B.S. Truncated product method for combining p-values. *Genetic Epidemiology*. 2002;22(2):170-185. DOI 10.1002/gepi.0042.

Zaykin D.V., Zhivotovsky L.A. Ranks of genuine associations in whole-genome scans. *Genetics*. 2005;171(2):813-823. DOI 10.1534/genetics.105.044206.

Zaykin D.V., Zhivotovsky L.A., Czika W., Shao S., Wolfinger R.D. Combining p-values in large-scale genomics experiments. *Pharmaceutical Statistics*. 2007;6(3):217-226. DOI 10.1002/pst.304.

Zhivotovsky L.A. Relationships between Wright's  $F_{ST}$  and  $F_{IS}$  statistics in a context of Wahlund effect. *Journal of Heredity*. 2015;106(3):306-309. DOI 10.1093/jhered/esv019.

## 5. Количественные признаки: наблюдения и эксперименты

Животовский Л.А., Александров Б.В. Влияние массового отбора на изменчивость количественных признаков у свиней. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1973;(11):29-31.

Эрнст Л.К., Клабуков П.Г., Карликов Д.В., Животовский Л.А., Цалитис А.А., Гринберг Р.О., Приедник О.К., Аузиня А.К. Генетический анализ популяций бурого латвийского скота в связи с устойчивостью к лейкозу. В: Исследования по генетической устойчивости крупного рогатого скота к лейкозу. Бюллетень научных работ. Вып. 34. Дубровицы: ОНТИ, 1973;15-26.

Гинзбург Э.Х., Животовский Л.А., Эрнст Л.К., Никоро З.С. К вопросу о генетических корреляциях. III. Корреляция между молочной продуктивностью и процентом жира у крупного рогатого скота. *Генетика*. 1973;9(6):156-164.

Алтухов Ю.П., Животовский Л.А., Садыков С.С., Калабушкин Б.А. Эффекты модального и направленного отбора по совокупности признаков у хлопчатника *Gossypium hirsutum* L. *Доклады АН СССР*. 1976;227(1):212-215.

Машуров А.М., Животовский Л.А. Структура стада крупного рогатого скота по группам крови при селекции. *Сельскохозяйственная биология*. 1977;12(2):279-283.

- Гиндилис В.М., Финогенова С.А., Животовский Л.А. Некоторые аспекты генетического анализа полигенных признаков человека на основе семейных корреляций. В: Проблемы генетической психофизиологии человека / ред. Б.Ф. Ломов, И.В. Равич-Щербо. М.: Наука, 1978;196-221.
- Имашева А.Г., Холоденко Д.Б., Животовский Л.А. Уменьшение изменчивости по признакам крыла в лабораторных популяциях *Drosophila melanogaster*. *Генетика*. 1986;22(9):2291-2294.
- Imasheva A.G., Kholodenko D.B., Zhivotovsky L.A. The change in variation of metric wing characters in experimental lines of *Drosophila melanogaster*. *Drosophila Information Service*. 1987;66:76-77.
- Животовский Л.А., Имашева А.Г., Лазебный О.Е., Холоденко Д.Б. Взаимодействие направленного и стабилизирующего отбора в экспериментальных популяциях дрозофилы. *Доклады АН СССР*. 1987;297(4):982-985.
- Imasheva A.G., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. The effect of directional and stabilizing selection on size of experimental *Drosophila* populations. *Drosophila Information Service*. 1988;67:45.
- Имашева А.Г., Животовский Л.А., Лазебный О.Е., Холоденко Д.Б., Гунашвили Н.Ю. Стабилизация по признакам крыла и рост изменчивости фотоактивности под действием отбора у дрозофилы. *Генетика*. 1989;25(1):87-97.
- Имашева А.Г., Животовский Л.А. Отбор по количественным признакам в экспериментах на дрозофиле. В: Успехи современной генетики. Т. 16. М., 1989;82-106.
- Имашева А.Г. Животовский Л.А., Лазебный О.Е. Сопряженные эффекты направленного и стабилизирующего отбора у *Drosophila melanogaster*. *Доклады АН СССР*. 1989;309(1):215-219.
- Имашева А.Г., Животовский Л.А., Лазебный О.Е. Влияние направленного и стабилизирующего отбора на численность популяций *Drosophila melanogaster*. *Генетика*. 1989;25(8):1531-1533.
- Zhivotovsky L.A., Imasheva A.G., Lazebny O.E. Effect of directional and stabilizing selection on photoactivity variation in *Drosophila melanogaster*. *Biologisches Zentralblatt*. 1990;109(3):215-222.
- Лазебный О.Е., Имашева А.Г., Животовский Л.А. Взаимодействие направленного и стабилизирующего отбора по признакам крыла у *Drosophila melanogaster*. *Генетика*. 1990;26(11):1960-1968.
- Imasheva A.G., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. Effects of artificial stabilizing selection on *Drosophila* populations subject to directional selection for another trait. *Genetica*. 1991;83(3):247-256. DOI 10.1007/BF00126231.
- Лазебный О.Е., Имашева А.Г., Животовский Л.А. Приспособленность экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* при направленном и стабилизирующем отборе. *Генетика*. 1991;27(10):1726-1732.
- Имашева А.Г., Бублий О.А., Лазебный О.Е., Животовский Л.А. Географическая дифференциация формы крыла у *Drosophila melanogaster*. *Генетика*. 1995;96:303-306.
- Imasheva A.G., Bubli O.A., Lazebny O.E., Zhivotovsky L.A. Geographic differentiation in wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Genetica*. 1995;96(3):303-306. DOI 10.1007/BF01439584.
- Животовский Л.А., Имашева А.Г., Давид Ж.Р., Лазебный О.Е., Кариу М.-Л. Фенотипическая пластичность размера и формы крыла у *Drosophila melanogaster* и *D. simulans*. *Генетика*. 1996;32:447-452.
- Imasheva A.G., Loeschcke V., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. Effects of extreme temperatures on phenotypic variation and developmental stability in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila buzzatii*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1997;61(1):117-126. DOI 10.1006/bijl.1996.0125.
- Imasheva A.G., Loeschcke V., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. Stress temperatures and quantitative variation in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*. 1998;81(Pt. 3):246-253. DOI 10.1046/j.1365-2540.1998.00384.x.
- Zelentsova N., Poluektova N. Mnjoian L., Lyozin G., Veleikodvorskaja V., Zhivotovsky L.A., Kidwell M.G., Evgen'ev M.B. Distribution and evolution of mobile elements in the *virilis* species group of *Drosophila*. *Chromosoma*. 1999;108(7):443-456. DOI 10.1007/s004120050396.
- Evgen'ev M.B., Zelentsova N., Poluektova N., Lyozin G.T., Veleikodvorskaja V., Pyatkov K.I., Zhivotovsky L.A., Kidwell M.G. Mobile elements and chromosomal evolution in the *virilis* group of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000;97(21):11337-11342. DOI 10.1073/pnas.210386297.
- Bittles A.H., Sullivan S.G., Zhivotovsky L.A. Consanguinity, caste and deaf-mutism in Punjab, 1921. *Journal of Biosocial Science*. 2004;36(2):221-234. DOI 10.1017/s0021932003006230.

## 6. Количественные признаки: модели и методы

- Животовский Л.А. Машинные модели количественных признаков в генетике. 1. Влияние генетической структуры популяции на распределение признака. *Генетика*. 1972;8(4):154-159.
- Животовский Л.А. Машинные модели количественных признаков в генетике. 2. Динамика частот аллелей при различных формах отбора. *Генетика*. 1972;8(7):175-180.
- Животовский Л.А. Машинные модели количественных признаков в генетике. 3. Влияние сцепления на изменчивость признака в F<sub>2</sub>. *Генетика*. 1973;9(12):119-125.
- Животовский Л.А., Эрнст Л.К., Янушпольский И.И. Машинные модели количественных признаков в генетике. 4. Влияние направленного отбора и сцепления на динамику популяций и оценки показателя наследуемости. *Генетика*. 1974;10(6):163-169.
- Виноградова Е.В., Животовский Л.А. Влияние положительного асортативного скрещивания на распределение генотипов в популяциях. *Генетика*. 1974;10(7):138-142.
- Животовский Л.А. Абсолютная устойчивость генетического полиморфизма. В: Математические модели генетических систем / ред. В.А. Ратнер. Новосибирск: ИЦИГ, 1976;57-62.
- Животовский Л.А. Влияние скорости развития особей и изменения численности популяции на приспособленность. В: Математические модели генетических систем / ред. В.А. Ратнер. Новосибирск: ИЦИГ, 1976;63-68.
- Животовский Л.А. Машинные модели количественных признаков в генетике. 5. О возможности использования генетических маркеров для ранней оценки продуктивности животных. *Генетика*. 1976;12(1):147-152.
- Животовский Л.А., Янушпольский И.И. Динамика популяционно-генетических параметров и их статистических оценок при отборе по количественным признакам. 1. Аддитивная модель. Один признак. *Генетика*. 1976;12(1):139-146.
- Животовский Л.А., Глотов Н.В. Популяционно-генетическая интерпретация статистического анализа количественных признаков. В: Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск: Наука, 1976;81-93.
- Животовский Л.А. О теореме Фишера. *Генетика*. 1981;17(2):324-331.
- Алтухов Ю.П., Найдич В.А., Животовский Л.А. Машинное моделирование взаимодействия случайного дрейфа и миграции генов в системе частично изолированных популяций. *Генетика*. 1984;20(4):605-609.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Heterogeneous selection in subdivided populations. *Journal of Mathematical Biology*. 1993;31(7):747-759. DOI 10.1007/BF00160423.
- Zhivotovsky L.A., Bergman A., Feldman M.W. A model of individual adaptive behavior in a fluctuating environment. In: Belew R.K., Mitchell M. (Eds.). Adaptive Individuals in Evolving Populations. SFI Studies in the Science of Complexity. Santa Fe, NM: Addison-Wesley, 1996;131-153.

## 7. Количественные признаки: мультилокусный отбор и комплексы признаков

- Животовский Л.А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков. *Журнал общей биологии*. 1980;41(2):177-191.
- Животовский Л.А. Обобщенные показатели популяционной изменчивости по совокупности количественных признаков. *Доклады АН СССР*. 1980;250(6):1459-1462.
- Животовский Л.А., Алтухов Ю.П. Метод выделения морфологически «средних» и «крайних» фенотипов по совокупности количественных признаков. *Доклады АН СССР*. 1980;251(2):473-476.
- Животовский Л.А. Динамика полигенных систем под действием отбора. В: Математические модели в экологии и генетике. М.: Наука, 1981;120-148.
- Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях и проблемы анализа комплекса признаков. Дис. ... докт. биол. наук. 03.00.15. М., 1982. 211 с.
- Животовский Л.А. Проблема анализа комплекса признаков. В: Экологическая генетика и эволюция. Кишинев, 1987;117-134.
- Семериков Л.Ф., Глотов Н.В., Животовский Л.А. Пример эффективности обобщенной дисперсии признаков древесных растений. *Экология*. 1987;(3):22-26.



- Zhivotovsky L.A. Some methods of analysis of correlated characters. In: Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics: 2nd. 1987. Raleigh, N.C. USA. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 1988;423-432.
- Гаврилец С.Ю., Животовский Л.А. Влияние стабилизирующего отбора на генотипическую дисперсию и неравновесие по сцеплению. *Доклады АН СССР*. 1989;304(3):730-733.
- Zhivotovsky L.A., Gavrilets S.Yu. Selection models in quantitative genetics. In: Proceedings XV International Biomass Conference. Budapest, 1990;79-90.
- Животовский Л.А., Гаврилец С.Ю. Стабилизирующий отбор и неравновесие по сцеплению. *Генетика*. 1990;26(2):222-231.
- Zhivotovsky L.A., Gavrilets S. Quantitative variability and multilocus polymorphism under epistatic selection. *Theoretical Population Biology*. 1992;42(3):254-283. DOI 10.1016/0040-5809(92)90015-L.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. On the difference between mean and optimum of quantitative characters under selection. *Evolution*. 1992;46(5):1574-1578. DOI 10.2307/2409962.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. On models of quantitative genetic variability: a stabilizing selection-balance model. *Genetics*. 1992;130(4):947-955. DOI 10.1093/genetics/130.4.947.
- Feldman M.W., Zhivotovsky L.A. Gene-culture coevolution: toward a general theory of vertical transmission. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1992;89(24):11935-11938. DOI 10.1073/pnas.89.24.11935.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. On the probability of loss of new mutations in the presence of linkage disequilibrium. *Journal of Mathematical Biology*. 1993;31(2):177-188. DOI 10.1007/BF00171225.
- Feldman M.W., Cavalli-Sforza L.L., Zhivotovsky L.A. On the complexity of cultural transmission and evolution. In: Cowan G., Pines D., Meltzer D. (Eds.). Complexity: Metaphors, Models, and Reality. Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity. Santa Fe: Addison-Wesley, 1994;19:47-64.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Christiansen F.B. Evolution of recombination among multiple selected loci: a generalized reduction principle. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1994;91(3):1079-1083. DOI 10.1073/pnas.91.3.1079.
- Zhivotovsky L.A., Christiansen F.B. The selection barrier between populations subject to stabilizing selection. *Evolution*. 1995;49(3):490-501. DOI 10.1111/j.1558-5646.1995.tb02281.x.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. The reduction principle for recombination under density-dependent selection. *Theoretical Population Biology*. 1995;47(2):244-256. DOI 10.1006/tpbi.1995.1010.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Bergman A. Fitness patterns and phenotypic plasticity in a spatially heterogeneous environment. *Genetics Research*. 1996;68(3):241-248. DOI 10.1017/s0016672300034212.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Bergman A. On the evolution of phenotypic plasticity in a spatially heterogeneous environment. *Evolution*. 1996;50(2):547-558. DOI 10.2307/2410830.
- Zhivotovsky L.A. Environmental stress and evolution: A theoretical study. In: Bijlsma R., Loeschcke V. (Eds.). Environmental Stress, Adaptation, and Evolution. Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag, 1997;241-254.
- Животовский Л.А. Приспособленность и популяционный стресс. В: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. Йошкар-Ола: МарГУ, 1998;126-140.
- Zhivotovsky L.A., Pylkov K.V. A general multilocus two-allele model for epistatic selection. *Journal of Genetics*. 1998;77:115-121. DOI 10.1007/BF02966597.
- Pylkov K.V., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Migration versus mutation in the evolution of recombination under multilocus selection. *Genetics Research*. 1998;71(3):247-256. DOI 10.1017/s0016672398003243.
- Pylkov K.V., Zhivotovsky L.A., Christiansen F.B. The strength of the selection barrier between populations. *Genetics Research*. 2000;76(2):179-185. DOI 10.1017/s001667230000464x.
- 8. Популяционная биология горбуши**
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флюктуирующих стад. *Биология моря*. 1986;12(2):39-44.
- Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. Селективные процессы по ферментным локусам у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). *Генетика*. 1987;23(10):1876-1883.
- Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. Факторы изменчивости размера и веса личинок горбуши. В: Генетические методы селекции рыб: Материалы совещания, 9-11 сент. 1986 г., Тарту. (Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва Науч.-произв. об-ния по пром. и тепловод. рыб. водоводству. Вып. 261). Л.: ГосНИОРХ, 1987;66-76.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К. Дальневосточная горбуша: два взгляда – два решения. *Рыбное хозяйство*. 1989;7. <http://ribvodstvo.com/books/item/f00/s00/z0000011/st017.shtml>.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная организация горбуши: факты и модели. В: Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989;47-67.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная организация горбуши. В: Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989;34-51.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М., Броневский А.М., Афанасьев К.И., Ефремов В.В., Ермоленко Л.Н., Калабушкин Б.А., Ковалев В.Г., Макоедов А.Н., Малинина Т.В., Пустовойт С.П., Рубцова Г.А. Генетическая дифференциация горбуши. *Генетика*. 1989;25(7):1261-1274.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А., Викторовский Р.М., Броневский А.М., Афанасьев К.И., Ефремов В.В., Ермоленко Л.Н., Калабушкин Б.А., Ковалев В.Г., Макоедов А.Н., Малинина Т.В., Пустовойт С.П., Рубцова Г.А. Популяционная организация горбуши. *Генетика*. 1989;25(7):1275-1285.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К. Роль миграций и отбора в генетической дифференциации горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). *Доклады АН СССР*. 1989;308(5):1235-1240.
- Zhivotovsky L.A., Gharrett A.J., McGregor A.J., Glubokovsky M.K., Feldman M.W. Gene differentiation in Pacific Salmon (*Oncorhynchus* sp.): Facts and Models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1994;51(Suppl. 1): 223-232. DOI 10.1139/F94-308.
- Животовский Л.А., Храмов В.В., Глубоковский М.К. Модель динамики численности горбуши. *Вопросы ихтиологии*. 1996;36(2):1-17.
- Geiger H.J., Smoker W.W., Zhivotovsky L.A., Gharrett A.J. Variability of family size and marine survival in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) has implications for conservation biology and human use. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1997;54(11):2684-2690. DOI 10.1139/f97-154.
- McGregor A.J., Lane S., Thomason M.A., Zhivotovsky L.A., Smoker W.W., Gharrett A.J. Migration timing, a life history trait important in the genetic structure of pink salmon. *Bulletin North Pacific Anadromous Fish Commission*. 1998;1:262-273.
- Животовский Л.А., Ким Х.Ю. Морфологические маркеры пола у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae). *Вопросы ихтиологии*. 2015;55(1):107-109. DOI 10.7868/S0042875215010233.
- Каев А.М., Животовский Л.А. Новые данные к дискуссии о локальных и флюктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. *Известия ТИНРО*. 2016;187:122-144.
- Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад. *Вопросы ихтиологии*. 2017;57(3):264-274. DOI 10.7868/S0042875217030080.
- Зеленина Д.А., Животовский Л.А., Сошнина В.А., Вилкова О.Ю., Глубоковский М.К. Внутривидовая дифференциация азиатской горбуши по данным о последовательности митохондриального гена *cytb*. *Генетика*. 2022;58(11):1280-1291. DOI 10.31857/S0016675822110145.
- 9. Генетическая дифференциация и популяционная структура кеты**
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Салменкова Е.А., Омельченко Т.В., Животовский Л.А. Микросателлитная изменчивость и дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum), воспроизводимых сахалинскими рыболовными заводами. *Генетика*. 2006;42(12):1694-1702.
- Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Салменкова Е.А., Фёдоров Л.К., Борзов С.И., Погодин В.П. О создании базы ДНК-данных для решения проблем воспроизводства, идентификации и сертификации популяций тихоокеанских лососей на примере кеты о. Итуруп. *Вопросы рыболовства*. 2008;9(1):96-109.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Животовский Л.А. Межрегиональная дифференциация кеты Сахали-

- на и Южных Курил по микросателлитным локусам. *Генетика*. 2008;44(7):956-963.
- Каев А.М., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Шитова М.В., Борзов С.И., Фёдорова Л.К., Животовский Л.А. О генетической дифференциации кеты речного и озёрного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова). В: Современное состояние водных биоресурсов. Владивосток: ТИПРО-центр, 2008;372-374.
- Рубцова Г.И., Афанасьев К.И., Малинина Т.В., Шитова М.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Животовский Л.А. Дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) по микросателлитным и аллозимным маркерам: сравнительный анализ. *Генетика*. 2008;44(7):964-971.
- Шитова М.В., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Сидорова С.В., Животовский Л.А. Микросателлитная изменчивость заводских популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) о. Сахалин. *Вопросы рыболовства*. 2009;10(1):102-115.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.И., Шитова М.В., Шевляков Е.А., Фёдорова Л.К., Афанасьев К.И. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России. В: Бюллетень № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИПРО-центр, 2010;5:53-63.
- Животовский Л.А., Фёдорова Л.К., Шитова М.В., Воронова Л.А., Борзов С.И., Погодин В.П., Рубцова Г.И., Афанасьев К.И. Изменчивость цвета мяса у кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп. *Вопросы рыболовства*. 2010;11(2):313-326.
- Кордичева С.Ю., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Шайхаев Г.О., Афанасьев К.И., Животовский Л.А. Выявление нуль-аллелей в микросателлитном локусе кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum). *Генетика*. 2010;46(8):1143-1147.
- Животовский Л.А. О сохранении генофондов лососей в лососевых рыбохозяйственных заповедных зонах. В: Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. М.: ФГУП ВНИРО-ИПЭЭ РАН, 2010;83-93.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Шевляков Е.А., Заварина Л.О., Бачевская Л.Т., Черешнев И.А., Брыков В.А., Ковалёв М.Ю., Шевляков В.А., Сидорова С.В., Борзов С.И., Погодин В.П., Фёдорова Л.К., Животовский Л.А. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам. *Биология моря*. 2011;37(1):39-47.
- Афанасьев П.К., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А. Расширение набора микросателлитных маркеров с целью повышения точности идентификации кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum). *Генетика*. 2011;47(11):1473-1480.
- Zhivotovsky L.A., Fedorova L.K., Rubtsova G.A., Shitova M.V., Rakitskaya T.A., Prokhorovskaya V.D., Smirnov B.P., Kaev A.M., Chupakhin V.M., Samarsky V.G., Pogodin V.P., Borzov S.I., Afanasiev K.I. Rapid expansion of an enhanced stock of chum salmon and its impacts on wild population components. *Environmental Biology of Fishes*. 2012;94:249-258. DOI 10.1007/s10641-011-9873-4.
- Тетерина А.А., Малинина Т.В., Животовский Л.А. Филогенетический анализ популяций кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока по маркерам митохондриальной ДНК. В: Проблемы популяционной и общей генетики / ред. Д.В. Политов. СПб: Нестор-История, 2012;139-151.
- Лапшина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. Искусственное воспроизводство летней кеты при низких температурах воды в период выдерживания: перспективы замены горбуши летней кетой на холодноводных лососевых рыбозаводах. *Вопросы рыболовства*. 2014;15:238-249.
- Лапшина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. Летняя кета Сахалина: происхождение, биологические особенности и перспективы использования. В: Ученые записки Сахалинского государственного университета. Южно-Сахалинск: СахГУ, 2015;11-12:77-81.
- Zhivotovsky L.A., Kordicheva S.Yu., Shaikhaev E.G., Rubtsova G.A., Afanasiev K.I., Shitova M.V., Fuller S.A., Shaikhaev G.O., Gharrett A.J. Efficiency of the inbreeding coefficient  $f$  and other estimators in detecting null alleles, as revealed by empirical data of locus *Oke3* across 65 populations of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Journal of Fish Biology*. 2015;86:402-408. DOI 10.1111/jfb.12568.
- Животовский Л.А. Провизорное районирование единиц запаса кеты Дальнего Востока России. *Бюллетень изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. 2016;(11):193-198.
- Лапшина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. Летняя кета Сахалина: происхождение, биологические особенности, перспективы использования. В: Ученые записки Сахалинского государственного университета. Южно-Сахалинск: СахГУ, 2016;77-81.
- Животовский Л.А., Лапшина А.Е., Михеев П.Б., Подорожник Е.В., Пасечник О.И., Мамаева А.В., Ракицкая Т.А., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И., Шитова М.В. Дивергенция сезонных рас кеты (*Oncorhynchus keta*) рек Амур и Поронай: Экология, генетика, морфология. *Биология моря*. 2017;43(4):284-292.
- Шитова М.В., Марковцев В.Г., Животовский Л.А., Прохоровская В.Д., Кордичева С.Ю., Афанасьев П.К., Брыков В.А. Микросателлитная изменчивость кеты Приморья. *Генетика*. 2017;53(9):1071-1076. DOI 10.7868/S0016675817090120.
- Лапшина А.Е., Животовский Л.А., Самарский В.Г., Зеленников О.В. Перспективы и обоснование искусственного воспроизводства летней кеты в Сахалинской области. В: Современное состояние и перспективы развития лососевого хозяйства на Дальнем Востоке России. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2018;135-142.
- Лапшина А.Е., Игнатъев Ю.И., Животовский Л.А. Летняя кета р. Поронай (о. Сахалин): сохранение, охрана, воспроизводство. В: Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: VII научно-практическая конференция молодых учёных с международным участием. М., 2019;240-244.
- Шитова М.В., Хохлов Ю.Н., Никифоров А.И., Афанасьев П.К., Орлова С.Ю., Ельников А.Н., Бугаев А.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Малинина Т.В., Политов Д.В., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Животовский Л.А. Дифференциация северной азиатской кеты (*Oncorhynchus keta* W.) по микросателлитным маркерам. *Генетика*. 2020;56(6):677-689. DOI 10.31857/S0016675820060119.
- Животовский Л.А., Подорожник Е.В., Кульбачный С.Е., Шитова М.В., Ракицкая Т.А., Никифоров А.И., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. Экогеографические единицы и единицы запаса кеты *Oncorhynchus keta* Амурской зоогеографической провинции. *Вопросы ихтиологии*. 2021;61(4):432-440. DOI 10.31857/S0042875221040214.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Каев А.М., Шитова М.В., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г., Афанасьев К.И. Эколого-географическая и генетическая дифференциация – единицы запаса кеты (*Oncorhynchus keta*) южных Курильских островов. *Вопросы ихтиологии*. 2022;62(3):335-344. DOI 10.31857/S0042875222030249.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Прохоровская В.Д., Ракицкая Т.А., Афанасьев К.И. Популяционная структура кеты Дальнего Востока России: биогеографическая классификация, генетическая дифференциация и экогеографические единицы вида. *Генетика*. 2022;58(4):438-449. DOI 10.31857/S0016675822040154.

## 10. Другие виды лососёвых рыб и иных гидробионтов

- Пудовкин А.И., Животовский Л.А. Дефицит гетерозигот в популяциях морских донных беспозвоночных. *Биология моря*. 1980;6(5):57-61.
- Животовский Л.А. Эколого-генетические принципы разведения тихоокеанских лососей. В: Современные проблемы лососевых рыбозаводов Дальнего Востока: Материалы международного научно-практического семинара (30 ноября – 1 декабря 2006 г., Петропавловск-Камчатский) в рамках VII научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2006;153-159.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Афанасьев К.И. Генетические принципы экологической сертификации промысла тихоокеанских лососей. В: Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей» / ред. В.П. Шунтов. Владивосток: ТИПРО-центр, 2009;4:117-125.
- Животовский Л.А., Фёдорова Л.К., Смирнов Б.П., Чупахин В.М. Статистические проблемы анализа данных «скат-возврат» при оценке работы лососевых рыбозаводов (на примере Курильского ЛРЗ, о. Итуруп). В: Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей» / ред. В.П. Шунтов. Владивосток: ТИПРО-центр, 2009;4:140-147.
- Багров А.М., Животовский Л.А., Гамыгин Е.А., Рекубретский А.В., Ананьев В.И. Проблемы создания и использования инновационных технологий аквакультуры России. *Рыбное хозяйство*. 2010;(2):

- 18-22.
- Rand P.S., Berezikian B.A., Bidlack A., Bottom D., Gardner J., Kaeriyama M., Lincoln R., Nagata M., Pearsons T.N., Schmidt M., Smoker W.W., Weitkamp L.A., Zhivotovskiy L.A. Ecological interactions between wild and hatchery salmonids and key recommendations for research and management actions in selected regions of the North Pacific. *Environmental Biology of Fishes*. 2012;94:343-358. DOI 10.1007/s10641-012-9988-2.
- Шитова М.В., Юрченко А.А., Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А. Панель микросателлитных локусов для популяционных исследований сахалинского тайменя *Parahucho perryi* (Brevoort). *Генетика*. 2012;48(8):976-982.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А. Микросателлитная изменчивость кунджи *Salvelinus leucomaenis* Сахалинской области. *Генетика*. 2013;49(9):1088-1092. DOI 10.7868/S0016675813090026.
- Строганов А.Н., Мухина Н.В., Афанасьев К.И., Коткин К.С., Никифоров А.И., Рубцова Г.А., Тетерина А.А., Животовский Л.А. О комплексных экспедициях на озеро Могильное (остров Кильдин, Баренцево море) в 2011, 2012 годах. *Вестник Астраханского государственного университета. Серия: Рыбное хозяйство*. 2013;(3):86-90.
- Животовский Л.А., Шайхаев Е.Г., Шитова М.В. Метод идентификации биологических образцов лососевых рыб по микросателлитным маркерам с использованием идентичного набора ПЦР-праймеров. *Биология моря*. 2013;39(6):459-466.
- Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А. Эволюция микросателлитных локусов лососевых рыб. *Генетика*. 2014;50(8):967-974. DOI 10.7868/S0016675814080074.
- Животовский Л.А. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus*. *Генетика*. 2015;51(5):584-599. DOI 10.7868/S0016675815050100.
- Животовский Л.А. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей. *Труды ВНИРО*. 2015;157(2):4-23.
- Zhivotovskiy L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D., Safronov S.N., Shitova M.V., Zolotukhin S.F., Makeev S.S., Weiss S., Rand P.S., Semenchenko A.Yu. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi*. *Conservation Genetics*. 2015;16:431-441. DOI 10.1007/s10592-014-0670-4.
- Zhivotovskiy L.A., Tochilina T.G., Shaikhaev E.G., Pogodin V.P., Malinina T.V., Gharrett A.J. Hybrids between chum salmon (*Oncorhynchus keta*) and pink salmon (*O. gorbuscha*): High growth rate, intermediate age, intermediate color pattern, different scale shape, and potential negative effects on pink and chum salmon production. *Journal of Fish Biology*. 2016;89:2098-2106. DOI 10.1111/jfb.13118.
- Животовский Л.А. Популяционная структура вида: Эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций. *Биология моря*. 2016;42(5):323-333.
- Животовский Л.А., Шайхаев Е.Г., Павлов С.Д., Пивоваров Е.А. К вопросу о статусе белого гольца *Salvelinus albus* и его идентичности из разных мест описания. *Биология моря*. 2016;42(2):159-161.
- Рубцова Г.А., Пономарёва Е.В., Афанасьев К.И., Шайхаев Е.Г., Холодова М.В., Павлов С.Д., Животовский Л.А. Выявление аллельных вариантов микросателлитных маркеров методами капиллярного и традиционного электрофорезов. *Генетика*. 2016;52(4):482-487.
- Teterina A.A., Zhivotovskiy L.A. Genomic testing of landlocked Kildin cod (*Gadus morhua kildinensis*) for its ancestral state: stationary or migratory ecotype? *PeerJ Preprints*. 2016;4:e2497v1. DOI 10.7287/peerj.preprints.2497v1.
- Zhivotovskiy L.A., Teterina A.A., Mukhina N.V., Stroganov A.N., Rubtsova G.A., Afanasiev K.I. Effects of genetic drift in a small population of Atlantic cod (*Gadus morhua kildinensis* Derjugin) landlocked in a meromictic lake: Genetic variation and conservation measures. *Conservation Genetics*. 2016;17:229-238. DOI 10.1007/s10592-015-0774-5.
- Животовский Л.А. Две ветви исследований популяционной структуры вида – экологическая и генетическая: история, проблемы, решения. *Генетика*. 2017;53:1244-1253.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Никитин В.Д., Прохоров А.П., Шайхаев Е.Г., Коткин К.С., Гво Д.Ч., Афанасьев К.И. Генетическая дифференциация и вопросы сохранения популяций сими *Oncorhynchus masou* Brevoort, 1856 (Pisces: Salmonidae). *Биология моря*. 2017;43(1):70-78.
- Строганов А.Н., Афанасьев К.И., Бурменский В.А., Животовский Л.А., Зуйкова Н.В., Криксунов Е.А., Мухина Н.В., Поляков М.П., Рубцова Г.А., Семенова А.В., Шадрин А.М., Фролов О.Ю. Механизмы адаптации кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920 (Pisces: Gadidae) к специфическим условиям озера Могильное. *Биология моря*. 2017;43(2):102-109.
- Тетерина А.А., Животовский Л.А. ДНК-маркеры для идентификации стационарного и мигрирующего экотипов атлантической трески *Gadus morhua*. *Генетика*. 2017;53(7):872-876. DOI 10.7868/S0016675817070128.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Абдуразакова З.Ш., Семенова А.В., Ракицкая Т.А., Афанасьев К.И. Генетическая дивергенция кумжи *Salmo trutta* Каспийского и Белого морей по микросателлитным локусам. *Генетика*. 2018;54(13):46-49. DOI 10.1134/S0016675818130234.
- Животовский Л.А., Смирнов Б.П. Стратегия воспроизводства тихоокеанских лососей в Сахалинской области. *Вопросы рыболовства*. 2018;19(3):285-299.
- Животовский Л.А., Смирнов Б.П. Стратегия воспроизводства лососевых рыб в Сахалинской области. В: Современное состояние и перспективы развития лососевого хозяйства на Дальнем Востоке России. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2018;84-103.
- Животовский Л.А., Павлов С.Д., Афанасьев К.И., Ракицкая Т.А., Пономарёва Е.В., Ковалёв М.Ю., Рубцова Г.А. Генетическая дифференциация популяций жилой и проходной нерки п-ва Камчатка: эволюционный статус жилой нерки Кроноцкого озера. *Биология моря*. 2019;45(6):412-421. DOI 10.1134/S0134347519060111.
- Животовский Л.А. Промысловое районирование и выделение районов воспроизводства дальневосточных лососей. *Успехи современной биологии*. 2022;142(5):487-497. DOI 10.31857/S004213242205012X.

## 11. Генетика и популяционная биология растений

- Духарев В.А., Животовский Л.А. Адаптивность биохимического полиморфизма популяций сосны обыкновенной. В: Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1981;31-33.
- Правдин Л.Ф., Алтухов Ю.П., Духарев В.А., Животовский Л.А., Полозова Л.Я. Полиморфизм популяций сосны обыкновенной по сцепленным локусам эстераз. *Доклады АН СССР*. 1982;262(4):998-1000.
- Алтухов Ю.П., Духарев В.А., Животовский Л.А. Отбор против редких электрофоретических вариантов белка и темпы спонтанного мутационного процесса в популяциях. *Генетика*. 1983;19(2):264-276.
- Гриценко В.В., Глотов Н.В., Животовский Л.А. Изменчивость природных популяций овсяницы Воронова *Festuca voronowii* Hack в Дагестане. *Экология*. 1984;(1):8-14.
- Животовский Л.А., Духарев В.А. «Сжатие» генотипической изменчивости при стабилизирующем отборе и ее проявление на ранних стадиях онтогенеза. *Журнал общей биологии*. 1985;46(1):32-40.
- Духарев В.А., Животовский Л.А. Генетическая интеграция и отбор по локусам эстераз в панмиктических популяциях сосны обыкновенной. *Генетика*. 1985;21(1):138-146.
- Животовский Л.А., Духарев В.А. Гаметическая интеграция у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). В: Молекулярные механизмы генетических процессов: молекулярная генетика, эволюция, молекулярно-генетические основы селекции. М., 1985;203-212.
- Животовский Л.А., Бияшев Р., Зильберман С.А., Поморцев А.А., Малинина Т.В., Алтухов Ю.П. Изучение взаимосвязей между количественными и полиморфными признаками на основе метода главных компонент (на примере двух сортовых популяций ярового ячменя Черниговский 5). *Генетика*. 1986;22(3):481-492.
- Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А., Подгорный Ю.К. Изучение генетической изменчивости крымской сосны (*Pinus pallasiana* Asch., Graebn.). *Генетика*. 1988;24(2):311-315.
- Шурхал А.В., Подогас А.В., Семерилов В.Л., Животовский Л.А. Аллозимный полиморфизм лиственницы сибирской *Larix sibirica* Генетика. 1989;25(10):1899-1901.
- Подогас А.В., Шурхал А.В., Семерилов В.Л., Животовский Л.А. Оценка генетической дифференциации между двумя видами сосен *Pinus sibirica* (подрод *Strobus*) и *P. sylvestris* (подрод *Pinus*) в выборках из ботанического сада и из природных популяций. *Генетика*.

- 1991;27(4):758-762.
- Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А. Генетическая дифференциация 18 видов сосен по аллозимным локусам; род *Pinus*: подрод *Strobus*, подрод *Pinus*. Доклады АН СССР. 1991;316(2):484-488.
- Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А. Филогенетический анализ рода *Pinus* по аллозимным локусам: генетическая дифференциация подродов. *Генетика*. 1991;27(7):1193-1205.
- Shurkhal A.V., Podogas A.V., Zhivotovsky L.A. Allozyme differentiation in the genus *Pinus*. *Silvae Genetica*. 1992;41(2):105-109.
- Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А. Уровни генетической дифференциации жестких сосен (род *Pinus*, подрод *Pinus*) по аллозимным данным. *Генетика*. 1993;29(1):77-90.
- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. *Экология*. 2001;32(1):3-7.
- Поморцев А.А., Лялина Е.В., Животовский Л.А., Калабушкин Б.А., Пухальский В.А. Электрофорез запасных белков как метод сортового контроля у ярового ячменя. *Селекция и семеноводство*. 2004;(3):20-28.
- Животовский Л.А. Поморцев А.А., Лялина Е.В., Калабушкин Б.А., Пухальский В.А. Оценка максимальной частоты «чужих» биотипов в популяции с учётом априорных данных. *Экология*. 2005;36(2):106-109.
- Животовский Л.А., Османова Г.О. Эколого-географический подход к выявлению популяционной структуры вида у растений. В: *Экология и география растений и растительных сообществ: Материалы IV Международной научной конференции*. Екатеринбург, 2018;282-285.
- Османова Г.О., Богданов Г.А., Животовский Л.А. Выделение многовидовых экогеографических агрегаций редких видов растений в целях организации охраняемых природных территорий (на примере флоры Республики Марий Эл). *Экология*. 2019;50(5):373-377. DOI 10.1134/S0367059719050093.
- Животовский Л.А., Османова Г.О. Экологогеографические единицы и охрана внутривидового разнообразия. *Известия РАН. Серия Биологическая*. 2020;(2):124-136. DOI 10.31857/S0002332920020149.
- Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений. *Известия РАН. Серия Биологическая*. 2020;(2):144-152. DOI 10.31857/S0002332920020058.
- Животовский Л.А., Османова Г.О. Фитоиндикационный индекс разнообразия условий среды. *Известия РАН. Серия Биологическая*. 2021;(2):193-199. DOI 10.31857/S0002332921020156.
- ## 12. Микросателлитная изменчивость и дивергенция популяций человека
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Microsatellite variability and genetic distances. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1995;92(25):11549-11552. DOI 10.1073/pnas.92.25.11549.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Grishechkin S.A. Biased mutations and microsatellite variation. *Molecular Biology and Evolution*. 1997;14(9):926-933. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025835.
- Zhivotovsky L.A. A new genetic distance with application to constrained variation at microsatellite loci. *Molecular Biology and Evolution*. 1999;16(4):467-471. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026128.
- Jin L., Baskett M.L., Cavalli-Sforza L.L., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Rosenberg N.A. Microsatellite evolution in modern humans: a comparison of two data sets from the same populations. *Annals of Human Genetics*. 2000;64(Pt. 2):117-134. DOI 10.1017/S000348000008034.
- Wang W., Sullivan S., Suhaib A., Chandler D., Zhivotovsky L.A., Bittles A. A genome-based study of consanguinity in three endogamous Pakistan communities using autosomal microsatellite analysis. *Annals of Human Genetics*. 2000;64(Pt. 1):41-49. DOI 10.1017/S000348000007946.
- Zhivotovsky L.A., Bennett L., Bowcock A.M., Feldman M.W. Human population expansion and microsatellite variation. *Molecular Biology and Evolution*. 2000;17(5):757-767. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026354.
- Zhivotovsky L.A. Estimating divergence time with use of microsatellite genetic distances: impacts of population growth and gene flow. *Molecular Biology and Evolution*. 2001;18(5):700-709. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a003852.
- Zhivotovsky L.A., Goldstein D.B., Feldman M.W. Genetic sampling error of distance ( $\delta\mu$ )<sup>2</sup> and variation in mutation rate among microsatellite loci. *Molecular Biology and Evolution*. 2001;18(12):2141-2145. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a003759.
- Rosenberg N.A., Pritchard J.K., Weber J.L., Cann H.M., Kidd K.K., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Genetic structure of human populations. *Science*. 2002;298(5602):2381-2385. DOI 10.1126/science.1078311.
- Rosenberg N.A., Pritchard J.K., Weber J.L., Cann H.M., Kidd K.K., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Response to comment on «Genetic Structure of Human Populations». *Science*. 2003;300(5627):1877-1877. DOI 10.1126/science.1084688.
- Zhivotovsky L.A., Rosenberg N.A., Feldman M.W. Features of evolution and expansion of modern humans inferred from genome-wide microsatellite markers. *American Journal of Human Genetics*. 2003;72(5):1171-1186. DOI 10.1086/375120.
- Ramachandran S., Rosenberg N.A., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Robustness of the inference of human population structure: A comparison of X-chromosomal and autosomal microsatellites. *Human Genomics*. 2004;1(2):87-97. DOI 10.1186/1479-7364-1-2-87.
- Животовский Л.А. Исследование генетической структуры и эволюции популяций человека по данным об аутосомных микросателлитных локусах. В: *Методы популяционной биологии. VII Всероссийский популяционный семинар*. Сыктывкар: Ин-т биологии УрО РАН, 2004;22-38.
- Животовский Л.А. ДНК-датирование древних популяционных событий. В: *Этология человека и смежные дисциплины: современные методы исследования* / ред. М.Л. Бутовская. М., 2004;161-165.
- Животовский Л.А. ДНК-различия между этническими группами и их эволюционное становление. В: *Этология человека и смежные дисциплины: современные методы исследования* / ред. М.Л. Бутовская. М., 2004;166-174.
- Животовский Л.А. Микросателлитная изменчивость в популяциях человека и методы ее изучения. *Информационный вестник ВОГус*. 2006;10(1):74-96.
- Животовский Л.А., Хуснутдинова Э.К. Этногеномика: генетическая история человечества, записанная в аутосомных ДНК-маркерах. В: *Молекулярный полиморфизм человека. Т. II* / ред. С.Д. Варфоломеев. М., 2007;742-781.
- ## 13. Генетическая история человечества по данным о ДНК-маркерах Y-хромосомы
- Goldstein D.B., Zhivotovsky L.A., Nayar K., Linares A.R., Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W. Statistical properties of the variation at linked microsatellite loci: implications for the history of human Y chromosomes. *Molecular Biology and Evolution*. 1996;13(9):1213-1218. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025686.
- Knight A., Underhill P.A., Mortensen H.M., Zhivotovsky L.A., Lin A.A., Henn B.M., Louis D., Ruhlen M., Mountain J.L. African Y chromosome and mtDNA divergence provides insights into the history of click languages. *Current Biology*. 2003;13(6):464-473. DOI 10.1016/s0960-9822(03)00130-1.
- Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Cinnioğlu C., Kayser M., Morar B., Kivisild T., Scozzari R., Cruciani F., Destro-Bisoli G., Spedini G., Chambers G.K., Herrera R.J., Yong K.K., Gresham D., Tournev I., Feldman M.W., Kalaydjieva L. The effective mutation rate at Y chromosome short tandem repeats, with application to human population-divergence time. *American Journal of Human Genetics*. 2004;74(1):50-61. DOI 10.1086/380911.
- Zegura S.L., Karafet T.M., Zhivotovsky L.A., Hammer M.F. High resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of native American Y chromosomes into the Americas. *Molecular Biology and Evolution*. 2004;21(1):164-175. DOI 10.1093/molbev/msh009.
- Semino O., Magri Ch., Benuzzi G., Lin A.A., Al-Zahery N., Battaglia V., Maccioni L., Triantaphyllidis C., Shen P., Oefner P.J., Zhivotovsky L.A., King R., Torroni A., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A., Santachiara-Benerecetti A.S. Origin, diffusion, and differentiation of Y-chromosome haplogroups E and J: Inferences on the Neolithization of Europe and later migratory events in the Mediterranean area. *American Journal of Human Genetics*. 2004;74(5):1023-1034. DOI

- 10.1086/386295.
- Roots S., Magri Ch., Kivisild T., Benuzzi G., Help H., Bermisheva M., Kutuev I., Barac L., Pericic M., Balanovsky O., Pshenichnov A., Dion D., Grobei M., Zhivotovsky L.A., Battaglia V., Achilli A., Al-Zahery N., Parik J., King R., Cinnioğlu C., Khusnutdinova E., et al. Phylogeography of Y-chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe. *American Journal of Human Genetics*. 2004;75(1):128-137. DOI 10.1086/422196.
- Zhivotovsky L.A., Underhill P.A. On the evolutionary mutation rate at Y-chromosome STRs: Comments on paper by Di Giacomo et al. (2004). *Human Genetics*. 2005;116(6):529-532. DOI 10.1007/s00439-005-1281-4.
- Gonçalves R., Freitas A., Branco M., Rosa A., Fernandes A.T., Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Kivisild T., Brehm A. Y-chromosome lineages from Portugal, Madeira and Açores record elements of Shepardim and Berber ancestry. *Annals of Human Genetics*. 2005;69(Pt. 4):443-454. DOI 10.1111/j.1529-8817.2005.00161.x.
- Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Feldman M.W. Difference between evolutionarily effective and germ-line mutation rate due to stochastically varying haplogroup size. *Molecular Biology and Evolution*. 2006;23(12):2268-2270. DOI 10.1093/molbev/msl105.
- Sengupta S., Zhivotovsky L.A., King R., Mehdi S.Q., Edmonds C.A., Chow C.-E.T., Lin A.A., Mitra M., Sil S.K., Ramesh A., Rani M.V.U., Thakur C.M., Cavalli-Sforza L.L., Majumder P.P., Underhill P.A. Polarity and temporality of high-resolution Y-chromosome distributions in India identify both indigenous and exogenous expansions and reveal minor genetic influence of Central Asian pastoralists. *American Journal of Human Genetics*. 2006;78(2):202-221. DOI 10.1086/499411.
- Kayser M., Brauer S., Cordaux R., Casto A., Lao O., Zhivotovsky L.A., Moise-Faurie C., Rutledge R.B., Schiefenhoefel W., Gil D., Lin A.A., Underhill P.A., Oefner P.J., Trent R.J., Stoneking M. *Melanesian and Asian origins of Polynesians: mtDNA and Y-chromosome gradients across the Pacific*. *Molecular Biology and Evolution*. 2006;23(11):2234-2244. DOI 10.1093/molbev/msl093.
- Gayden T., Cadenas A.M., Regueiro M., Singh N.B., Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Cavalli-Sforza L.L., Herrera R.J. The Himalayas as a directional barrier to gene flow. *American Journal of Human Genetics*. 2007;80(5):884-894. DOI 10.1086/516757.
- Martinez L., Underhill P.A., Zhivotovsky L.A., Gayden T., Moschonas N.K., Chow Ch.-E.T., Conti S., Mamolini E., Cavalli-Sforza L.L., Herrera R.J. Paleolithic Y-haplogroup heritage predominates in a Cretan highland plateau. *European Journal of Human Genetics*. 2007;15(4):485-493. DOI 10.1038/sj.ejhg.5201769.
- Roots S., Zhivotovsky L.A., Baldovici M., Kayser M., Kutuev I.A., Khusainova R., Bermisheva M.A., Gubina M., Fedorova S.A., Ilumäe A.M., Khusnutdinova E.K., Voevoda M.I., Osipova L.P., Stoneking M., Lin A.A., Ferak V., Parik J., Kivisild T., Underhill P.A., Villems R. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *European Journal of Human Genetics*. 2007;15(2):204-211. DOI 10.1038/sj.ejhg.5201748.
- Underhill P.A., Myers N.M., Roots S., Chow C.-E.T., Lin A.A., Otilar R.P., King R., Zhivotovsky L.A., Balanovsky O., Pshenichnov A., Ritchie K.H., Cavalli-Sforza L.L., Kivisild T., Villems R., Woodward S.R. New phylogenetic relationships for Y-chromosome haplogroup I. Reapprising its phylogeography and prehistory. In: *Rethinking the Human Revolution*. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research, 2007;33-42.
- Cadenas A.M., Zhivotovsky L.A., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A., Herrera R.J. Y-chromosome diversity characterizes the Gulf of Oman. *European Journal of Human Genetics*. 2008;16(3):374-386. DOI 10.1038/sj.ejhg.5201934.
- King R.J., Özcan S.S., Carter T., Kalfoğlu E., Atasoy S., Triantaphyllidis C., Kouvatsi A., Lin A.A., Chow C.-E.T., Zhivotovsky L.A., Michalodimitrakis M., Underhill P.A. Differential Y-chromosome Anatolian influence on the Greek and Cretan Neolithic. *Annals of Human Genetics*. 2008;72(Pt. 2):205-214. DOI: 10.1111/j.1469-1809.2007.00414.x.
- Hammer M.F., Behar D.M., Karafet T.M., Mendez F.L., Hallmark B., Erez T., Zhivotovsky L.A., Rosset S., Skorecki K. Extended Y chromosome haplotypes resolve multiple and unique lineages of the Jewish priesthood. *Human Genetics*. 2009;126(5):707-717. DOI 10.1007/s00439-009-0727-5.
- Järve M., Zhivotovsky L.A., Roots S., Help H., Rogaev E.I., Khusnutdinova E.K., Kivisild T., Sanchez J.J. Decreased rate of evolution in Y chromosome STR loci of increased size of the repeat unit. *PLoS One*. 2009;4(9):e7276. DOI 10.1371/journal.pone.0007276.
- Underhill P.A., Myres N.M., Roots S., Metspalu M., Zhivotovsky L.A., King R., Lin A., Chow Ch.-E.T., Semino O. et al. Separating the post-glacial coancestry of European and Asian Y chromosomes within haplogroup R1a. *European Journal of Human Genetics*. 2010;18(4):479-484. DOI 10.1038/ejhg.2009.194.
- Klarić I.M., Salihović M.P., Lauc L.B., Zhivotovsky L.A., Roots S., Janičević B. Dissecting molecular architecture and origin of Bayash Romani patrilineages: Genetic influences from South-Asia and the Balkans. *American Journal of Physical Anthropology*. 2009;138(3):333-342. DOI 10.1002/ajpa.20933.

#### 14. Судебная генетика и популяционные базы данных по ДНК-маркерам человека

- Zaykin D., Zhivotovsky L.A., Weir B.S. Exact tests for association between alleles at arbitrary numbers of loci. In: *Human Identification: The Use of DNA Markers*. London: Kluwer Acad. Publ., 1995;169-178 (reprinted from *Genetica*. 1995;96:169-178).
- Zhivotovsky L.A. Recognition of the remains of Tsar Nicholas II and his Family: a case of premature identification? *Annals of Human Biology*. 1999;26(6):569-577. DOI 10.1080/030144699282480.
- Orekhov V., Poltoraus A., Zhivotovsky L.A., Spitsyn V., Ivanov P., Yankovsky N. Mitochondrial DNA sequence diversity in Russians. *FEBS Letters*. 1999;445(1):197-201. DOI 10.1016/s0014-5793(99)00115-5.
- Zhivotovsky L.A., Ahmed S., Wang W., Bittles A.H. The forensic DNA implications of genetic differentiation between endogamous communities. *Forensic Science International*. 2001;119(3):269-272. DOI 10.1016/s0379-0738(00)00442-4.
- Животовский Л.А. Критические замечания на Методические указания П.Л. Иванова «Использование индивидуализирующих систем на основе полиморфизма длины амплифицированных фрагментов (ПДАФ) ДНК в судебно-медицинской экспертизе идентификации личности и установления родства». *Сибирский медицинский журнал*. 2002;(2):85-86.
- Животовский Л.А. Митохондриальная ДНК в судебно-медицинских исследованиях: основные положения теории ДНК-идентификации и критический анализ «Методических указаний» П.Л. Иванова. *Медицинская генетика*. 2003;2(3):106-114.
- Животовский Л.А., Хуснутдинова Э.К. Референтная популяция и судебно-медицинская ДНК-экспертиза: меж- и внутриэтнические различия по ДНК-маркерам и оценка вероятности идентификации. *Медицинская генетика*. 2003;2(5):201-206.
- Животовский Л.А. Рецензия на «Методические указания» П.Л. Иванова по анализу митохондриальной ДНК в судебно-медицинских исследованиях. *Сибирский медицинский журнал*. 2003;(1-2):42-46.
- Knight A., Zhivotovsky L.A., Kass D.H., Litwin D.E., Green L.D., White P.S., Mountain J.L. Molecular, forensic and haplotypic inconsistencies regarding the identity of the Ekaterinburg remains. *Annals of Human Biology*. 2004;31:129-138. DOI 10.1080/03014460310001652257.
- Животовский Л.А. ДНК-маркеры в судебно-медицинской экспертизе: как сказывается выбор референтной популяции на вероятностных величинах. В: *Криминалистические средства и методы в раскрытии и расследовании преступлений*. М.: ЭКЦ МВД России, 2004;(3):12-15.
- Перепечина И.О., Животовский Л.А. Оценка идентификационно-го значения генетических данных при судебно-медицинском установлении отцовства (материнства). В: *Криминалистические средства и методы в раскрытии и расследовании преступлений*. М.: ЭКЦ МВД России, 2004;(3):23-26.
- Животовский Л.А. ДНК-маркеры в судебно-медицинской экспертизе: необходимость создания российской базы популяционных данных по «судебным» ДНК-маркерам. *Медицинская генетика*. 2005;4(4):131.
- Zhivotovsky L.A., Veremeichyk V.M., Mikulich A.I., Udina I.G., Atramentova L.A., Kotova S.A., Kartel N.A., Tsybovsky I.S. A comprehensive population survey on the distribution of STR frequencies in Belarus. *Forensic Science International*. 2007;172(2-3):156-160. DOI 10.1016/

- j.forsciint.2007.01.009.
- Cadenas A.M., Regueiro M., Gayden T., Singh N., Zhivotovskiy L.A., Underhill P.A., Herrera R.J. Male amelogenin dropouts: phylogenetic context, errors and implications. *Forensic Science International*. 2007;166(2-3):155-163. DOI 10.1016/j.forsciint.2006.05.002.
- Животовский Л.А. Микросателлиты и популяционные аспекты судебной генетики. В: Молекулярный полиморфизм человека: структурное и функциональное индивидуальное разнообразие биомакромолекул. Т. II. М.: Российский ун-т дружбы народов, 2007;676-698.
- Цыбовский И.С., Веремейчик В.М., Крицкая С.В., Евмененко С.А., Лобацевич С.М., Павлюченко А.В., Картель Н.А., Животовский Л.А. Референтная база данных аутосомных ДНК-маркеров: возможности анализа больших массивов генотипов современного населения Беларуси. *Доклады НАН Беларуси*. 2009;53:94-99.
- Цыбовский И.С., Веремейчик В.М., Крицкая С.В., Евмененко С.А., Лобацевич С.М., Павлюченко А.В., Картель Н.А., Животовский Л.А. Оценка принципиальной возможности использования больших массивов генотипов населения для создания референтной базы данных аутосомных ДНК-маркеров в Республике Беларусь. *Молекулярная и прикладная генетика*. 2009;9:103-113.
- Zhivotovsky L.A., Veremeichyk V.M., Kuzub N.N., Atramantova L.A., Udina I.G., Kartel N.A., Tsybovsky I.S. A reference data base on STR allele frequencies in the Belarus population developed from paternity cases. *Forensic Science International. Genetics*. 2009;3:e107-e109. DOI 10.1016/j.fsigen.2008.10.003.
- Zhivotovsky L.A., Malyarchuk V.A., Derenko M.V., Wozniak M., Grzybowski T. Developing STR databases on structured populations: The native South Siberian population versus the Russian population. *Forensic Science International. Genetics*. 2009;3(4):e111-e116. DOI 10.1016/j.fsigen.2008.08.001.
- Zhivotovsky L.A., Akhmetova V.L., Fedorova S.A., Zhirkova V.V., Khusnutdinova E.K. An STR database on the Volga-Ural population. *Forensic Science International. Genetics*. 2009;3(4):e133-e136. DOI 10.1016/j.fsigen.2008.11.001.
- Жиркова В.В., Федорова С.А., Ахметова В.Л., Животовский Л.А., Хуснутдинова Э.К. Аллельный полиморфизм шести микросателлитных локусов ДНК в популяциях республики Саха (Якутии). *Молекулярная биология*. 2011;45:249-257.
- Pereira L., Alshamali F., Andreassen R., Ballard R., Chantratita W., Cho N.S., Coudray C., Dugoujon J.-M., Espinoza M., González-Andrade F., Hadi S., Immel U.-D., Marian C., Gonzalez-Martin A., Mertens G., Parson W., Perone C., Prieto L., Takeshita H., Villalobos H.R., Zeng Zh., Zhivotovsky L., Camacho R., Fonseca N.A. PopAffiliator: Online calculator for individual affiliation to a major population group based on 17 autosomal STR genotype profile. *International Journal of Legal Medicine*. 2011;125(5):629-636. DOI 10.1007/s00414-010-0472-2.
- 15. Методические рекомендации и авторские свидетельства**
- Тарасов В.Н., Животовский Л.А. Разработка и экспериментальная проверка методики решения комплексных задач животноводства с применением вычислительной техники. В: Сб. научных трудов ВИЖ. Дубровицы, 1972.
- Тарасов В.Н., Животовский Л.А. Составление рационов с помощью метода линейного программирования. *Сельское хозяйство за рубежом*. 1972;4.
- Гринберг Р.О., Животовский Л.А. К методике оценки наследуемости заболевания лейкозом крупного рогатого скота. В: Исследования по генетической устойчивости крупного рогатого скота к лейкозу. Бюллетень научных работ. Вып. 34. Дубровицы. 1973;61-63.
- Тарасов В.Н., Животовский Л.А. Автоматическая обработка результатов балансовых опытов на свиньях. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1973;(1):35.
- Тарасов В.Н., Животовский Л.А. Использование ЭВМ «Минск-22» при оценке свиней индикаторным методом по степени перевариваемости кормов. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1974;(4):4.
- Животовский Л.А., Машуров А.М. Методические рекомендации по статистическому анализу иммуногенетических данных для использования в селекции животных. Дубровицы: ВИЖ, 1974;29.
- Алтухов Ю.П., Дубинин Н.П., Сусков И.И., Животовский Л.А., Курбатова О.Л., Ботвиньев О.К. Способ обнаружения редких генотипов в популяциях высших организмов. Авт. свидетельство № 1169364. 1985.
- Духарев В.А., Животовский Л.А. Способ отбора семян хвойных растений. Патент № 1281216 СССР. № 3884832/30-15, заявл. 31.01.85, опубл. 07.01.87. Бюл. № 1. 3 с.
- Животовский Л.А., Трошин Л.П. Способ клонового отбора винограда по комплексу признаков. Патент № 1417842 СССР. № 3998394/30-15, заявл. 27.12.85, опубл. 23.08.88. Бюл. Ф 31. 2 с.
- Алтухов Ю.П., Животовский А.И., Гундаев А.И. Способ селекции и семеноводства. Патент № 1445645 СССР. № 4237196/31-13, заявл. 06.05.87, опубл. 23.12.88. Бюл. № 47. 3 с.
- Ключева В.И., Шурхал А.В., Трошин Л.П., Ракитская Т.В., Животовский Л.А. Идентификация видов, сортов и клонов винограда по белкам как маркерам генов: методические указания. М., 1990;35.
- 16. Научно-популярные статьи, полемика, воспоминания**
- Животовский Л.А. Полимерия. В: Большая советская энциклопедия. Т. 20: Плата-Проб. Гл. ред. А.М. Прохоров. 3-е изд. М., 1975;203.
- Животовский Л.А. Фишер Р. В: Большая советская энциклопедия. Т. 27: Ульяновск-Франкфурт. Гл. ред. А.М. Прохоров. 3-е изд. М., 1977;482-483.
- Животовский Л.А. Харди-Вайнберга закон. В: Большая советская энциклопедия. Т. 28: Франкфурт-Чага. Гл. ред. А.М. Прохоров. 3-е изд. М., 1978;199.
- Животовский Л.А. Рецензия на книгу Яблокова А.В. и Лариной Н.И. Введение в фенетику популяций (новый подход к изучению природных популяций). *Биологические науки*. 1987;(2):107-108.
- Алтухов Ю., Животовский Л. Памяти Мотоо Кимура. *Генетика*. 1995;31:732.
- Животовский Л.А. ДНК в суде. *Химия и жизнь*. 2001;(12):23-27.
- Животовский Л.А. О наследовании приобретенных признаков. В: Материалы научной генетической конференции. 26-27 февраля 2002 г. М., 2002;110-119.
- Животовский Л.А. Правнуки и пращурь. *Химия и жизнь*. 2002;(6):16-19.
- Zhivotovsky L.A. A model of the early evolution of soma-to-germline feedback. *Journal of Theoretical Biology*. 2002;216(1):51-57. DOI 10.1006/jtbi.2002.2533.
- Животовский Л.А. Наследование приобретенных признаков: Ламарк был прав. *Химия и жизнь*. 2003;(4):22-26.
- Животовский Л. Генетический аспект вопроса (комментарии к статье С. Лерман «Размышляя о расах»). *В мире науки*. 2003;(6):24-25.
- Животовский Л.А. Стабилизирующий отбор и приспособленность популяции ГМО. В: ГМО – скрытая угроза России. М.: Центр экол. политики России, 2004;93-104.
- Животовский Л.А. Гены и расы: все мы одного роду-племени. *Наука в России*. 2004;(4):33-38.
- Животовский Л.А. Место красит человека. *Природа*. 2006;(2):54-59.
- Животовский Л.А. Мы не только различны, но и удивительно схожи. *Наука и Жизнь*. 2006;(4):9-13.
- Животовский Л.А. Популяционные проблемы ДНК-идентификации. *Генетика*. 2006;42(10):1426-1436.
- Животовский Л.А. Популяционные и эволюционные исследования Николая Петровича Дубинина. В: К столетию академика Н.П. Дубинина. М.: Наука, 2009;49-84.
- Животовский Л.А. Лосось и генетика. *Советский Сахалин* (от 26.05.2009).
- Животовский Л.А., Имашева А.Г. Одиссея мужской хромосомы. *Природа*. 2009;(2):48-55.
- Животовский Л., Хуснутдинова Э. Генетическая история человечества. *В мире науки*. 2003;(7):82-91.
- Zhivotovsky L.A., Krutovsky K.V. Self-citation can inflate h-index. *Scientometrics*. 2008;77(2):373-375. DOI 10.1007/s11192-006-1716-2.
- Zhivotovsky L.A. Studies in genetic structure of Pacific salmon populations in the Russian Far East with use of microsatellite markers. *Bulletins North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC)*. Doc. 1274. 2010. <https://npafc.org/wp-content/uploads/PublicDocuments/2010/1274Russia.pdf>
- Животовский Л.А., Самарский В.Г., Диденко С.Ю. Заводскому и диному лососю – дружить и умножаться! *Рыба Камчатского края*.

2010. [http://fishkamchatka.ru/wild\\_salmon\\_of\\_the\\_north\\_pacific/details/2862/12774\\_zavodskomu\\_i\\_dikomu\\_lososyu\\_druzhit\\_i\\_umnozhatysya/](http://fishkamchatka.ru/wild_salmon_of_the_north_pacific/details/2862/12774_zavodskomu_i_dikomu_lososyu_druzhit_i_umnozhatysya/)
- Животовский Л.А. Хороший рыболовный завод – хорошо, плохой – плохо. *Сахалин.Инфо*. 2012. <http://yuzhno.sakh.ru/news/ys/75132/>
- Животовский Л.А. Ученье – свет, а неученье – тьма. *Сахалин.Инфо*. 2012. <http://www.sakhalin.info/weekly/77206/>
- Животовский Л.А. Генетические ресурсы лососевых рыб Сахалина и Южных Курил. В: Сахалинская область: История, Современность, Перспективы. Южно-Сахалинск: СахГУ, 2013;230–236.
- Животовский Л.А. Несчастье лучше катастрофы? *Троицкий вариант*. 2013;8(137):14.
- Животовский Л.А. Сохранение природных популяций – основа устойчивого воспроизводства биоресурсов (на примере лососевых рыб Сахалинской области). В: Глобализация, региональное развитие и проблемы окружающей среды. Южно-Сахалинск: СахГУ, 2013;36–41.
- Животовский Л.А. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*). *Вопросы ихтиологии*. 2013;53(3):371–376. DOI 10.7868/S0042875213030144.
- Животовский Л.А. Как прокормить рыбой всю Россию и сберечь естественные популяции лососевых. *Наука в мире*. 2014;4(1);8–10.
- Животовский Л.А. А.В. Яблоков и популяционная биология: доклад. *Яблоковские чтения*. <https://www.youtube.com/watch?v=4KjrX7tRTHU>
- Животовский Л.А. Природный памятник Магомедмирзе Мусаевичу Магомедмирзаеву – Горный ботанический сад в Гунибе. В: Магомедмирза Мусаевич Магомедмирзаев. Махачкала: Алеф, 2018;20–30. [http://gorbotsad.ru/files/Magomedmirzaev\\_publications.pdf](http://gorbotsad.ru/files/Magomedmirzaev_publications.pdf)
- Животовский Л.А. Две ветви исследований популяционной структуры вида – экологическая и генетическая: история, проблемы, решения. *Генетика*. 2017;53(11):1244–1253. DOI 10.7868/S0016675817110133.
- Животовский Л.А. Вспышки из прошлого: в память о Н.В. Глодове. [https://ipae.uran.ru/sites/default/files/gallery/files/Животовский\\_Вспышки\\_из\\_прошлого\).pdf](https://ipae.uran.ru/sites/default/files/gallery/files/Животовский_Вспышки_из_прошлого).pdf)

#### Список литературы / References

- Эльсгольц Л.Э., Норкин С.Б. Введение в теорию дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом. М.: Физматгиз, 1971. [Elsgolts L.E., Norkin S.B. Introduction to the theory of differential equations with a divergent argument. Moscow: Fizmatgiz Publ., 1971. (in Russian)]
- Wei W., Ayub Q., Xue Y., Tyler-Smith C. A comparison of Y-chromosomal lineage dating using either resequencing or Y-SNP plus Y-STR genotyping. *Forensic Sci. Int. Genet.* 2013;7(6):568–572.

---

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 28.09.2022. После доработки 10.11.2022. Принята к публикации 10.11.2022.

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-23

Обзор

## Правовое регулирование семеноводства

М.Н. Исламов<sup>1</sup>, Л.А. Смирнова<sup>2</sup>✉, А.Н. Березкин<sup>3</sup>, А.М. Малько<sup>4</sup>

**Аннотация:** Фундаментальная наука (генетика, генная инженерия, биотехнология и др.) сама по себе имеет мало шансов выйти непосредственно к потребителю. Связующим звеном между фундаментальной наукой и сельскохозяйственным производством выступают прикладные разработки, в том числе селекционные достижения – сорта (гибриды) и технологии их возделывания. Только с помощью сорта (гибрида) возможно успешно выйти на рынок сельскохозяйственного производства. По данным ученых, сорт и технология обеспечивает до 40–50 % прибавки урожая. В то же время успехи селекции возможны благодаря четко налаженной системе семеноводства, построенной на правовой основе, включая соблюдение прав патентообладателя. Любое лицо перед началом деятельности по семеноводству охраняемого сорта должно получить от обладателя патента лицензию на осуществление с семенами охраняемого селекционного достижения следующих действий: производство, доведение до полевых кондиций для последующего размножения, предложение к продаже, продаже и иные виды сбыта, вывоз с территории Российской Федерации, ввоз на территорию Российской Федерации, хранение в перечисленных выше целях. Введению в оборот семян сельскохозяйственных растений новых сортов (гибридов) должно предшествовать испытание по хозяйственно полезным признакам и свойствам и включение информации о них в Государственный реестр сортов и гибридов, допущенных к использованию, а также определение показателей сортовых и полевых (посадочных) качеств этих семян. При этом при производстве семян сельскохозяйственных растений должны соблюдаться запреты и ограничения, установленные законодательством в области семеноводства. Такие запреты касаются семян, содержащих генно-инженерно-модифицированные организмы, зараженных и (или) засоренных карантинными объектами; сортов (гибридов), родов и видов сельскохозяйственных растений, производство и выращивание которых направлено на обеспечение продовольственной безопасности Российской Федерации.

**Ключевые слова:** сорт; семена; семеноводство; закон; законодательство; испытания; Государственный реестр; оборот; обязательные требования; запреты и ограничения; контроль (надзор).

**Для цитирования:** Исламов М.Н., Смирнова Л.А., Березкин А.Н., Малько А.М. Правовое регулирование семеноводства. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;8(4):372-378. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-23

Review

## Legal regulation of seed production

M.N. Islamov<sup>1</sup>, L.A. Smirnova<sup>2</sup>✉, A.N. Berezkin<sup>3</sup>, A.M. Malko<sup>4</sup>

**Abstract:** Basic science (genetics, genetic engineering, biotechnology, etc.) in itself has little chance of becoming significant for the consumer. The connecting link between fundamental science and agricultural industry is applied developments, including selection achievements – varieties (hybrids) and technologies for their cultivation. Only with the help of a variety (hybrid) is it possible to successfully enter the agricultural production market. According to scientists, variety and technology provide up to 40–50 % yield increase. At the same time, the success of breeding is realized only through a well-established system of seed production, built on a legal basis, including the observance of the rights of the patent holder. Any person, before starting activity on seed production of a protected variety, must obtain from the patent holder a license to carry out the following actions with seeds of a protected selection achievement: production, bringing to sowing conditions for subsequent propagation, sale offer, sale and other types of marketing, export from the territory of the Russian Federation, import into the territory of the Russian Federation, storage for the purposes listed above. The

<sup>1</sup> Научно-производственный агрохолдинг «Кургансемена», Курган, Россия

<sup>2</sup> Федеральный исследовательский центр картофеля имени А.Г. Лорха, Люберцы, д.п. Красково, Россия

<sup>3</sup> Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Россия

<sup>4</sup> Российский сельскохозяйственный центр, Москва, Россия

<sup>1</sup> Research and Production Agricultural Holding “Kurgansemena”, Kurgan, Russia

<sup>2</sup> Russian Potato Research Centre, Lyubertsy, Kraskovo, Russia

<sup>3</sup> Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

<sup>4</sup> Russian Agricultural Center, Moscow, Russia

 ismirnova2211@yandex.ru

© Исламов М.Н., Смирнова Л.А., Березкин А.Н., Малько А.М., 2022



introduction into circulation of seeds of agricultural plants of new varieties (hybrids) should be preceded by a test for economically useful traits and properties and the inclusion of information about them in the State Register of Varieties and Hybrids approved for use (hereinafter referred to as the State Register), as well as the determination of indicators of varietal and sowing (planting) qualities of these seeds. At the same time, in the production of seeds of agricultural plants, the prohibitions and restrictions established by the legislation in the field of seed production must be observed, including in terms of the use in the production of seeds of agricultural plants of seeds containing genetically modified organisms, infected and (or) contaminated with quarantine objects, varieties (hybrids) included in the list of genera and species of agricultural plants approved by the Government of the Russian Federation, the production and cultivation of which is aimed at ensuring the food security of the Russian Federation, the varieties and hybrids of which are subject to inclusion in the State Register (hereinafter referred to as the List of Genera and Species), and indicators of varietal and sowing (planting) qualities of which do not meet the requirements established by the requirements.

**Key words:** variety; seeds; seed production; law, legislation; tests; State Register; turnover; mandatory requirements; prohibitions and restrictions; control (supervision).

**For citation:** Islamov M.N., Smirnova L.A., Berezkin A.N., Malko A.M. Legal regulation of seed production. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;8(4):372-378. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-23 (in Russian)

## Введение

Успехи отечественной селекции по большинству культур достигнуты до недавнего времени благодаря приоритетному государственному финансированию, таланту и энтузиазму селекционеров. По ряду культур (озимая пшеница, подсолнечник и др.) достижения селекции находятся на мировом уровне. В настоящее время выдающимся результатом являются сорта озимой пшеницы Скипетр, Гром, Юка, Таня, Московская 56, Ермак и другие.

В Российской Федерации созданы необходимые предпосылки для представления достижений отечественной селекции растений на мировом рынке. Как отметил В.А. Багиров, директор Департамента координации деятельности организаций в сфере сельскохозяйственных наук Минобрнауки России, в своем выступлении в Комитете Совета Федерации по агропродовольственной политике и природопользованию на заседании круглого стола на тему «О совершенствовании законодательного обеспечения развития селекции и семеноводства в Российской Федерации»: «нам не интересна продуктивность 100 центнеров, обозначенная французскими коллегами при обсуждении вопроса о создании совместного сорта, мы предлагаем сегодня на рынке 140 центнеров. В Турции уже зарегистрировали пять наших сортов. И реальный сектор экономики должен нам помочь выйти на мировой рынок» (стенограмма заседания круглого стола в Комитете Совета Федерации по агропродовольственной политике и природопользованию на тему «О совершенствовании законодательного обеспечения развития селекции и семеноводства в Российской Федерации» 21 сентября 2021 г.). Научные и образовательные учреждения, осуществляющие научные исследования и прикладные разработки в области селекции и семеноводства, располагают земельными ресурсами для организации ведения семеноводства. В их пользовании находится свыше миллиона гектаров земли, в том числе около миллиона пашни, что позволит вести активное семеноводство новых сортов и гибридов и обеспечивать сельхозтоваропроизводителей качественными семенами высших репродукций с заданными продуктивными признаками и свойствами.

При реализации нацпроекта «Наука и университеты» Минобрнауки России в селекционных центрах обновляет-

ся приборная база и парк специализированной техники. Одним из инструментов взаимодействия науки с реальным сектором экономики является Федеральная научно-техническая программа (ФНТП), в рамках которой уже работают две подпрограммы по картофелю и сахарной свекле.

В Российской Федерации функционируют около 300 государственных участков по испытанию сортов (гибридов) в целях выявления их хозяйственно полезных признаков и свойств для внесения информации в Государственный реестр. В 78 субъектах Российской Федерации оказывают услуги в области семеноводства, в том числе по определению сортовых и посевных (посадочных) показателей качества семян, свыше тысячи районных и межрайонных отделов ФГБУ «Россельхозцентр». Имеется опыт организации промышленного семеноводства. На рынке семян функционирует ряд коммерческих компаний с замкнутым циклом от селекции до семеноводства, особенно в секторе овощных культур: агрофирмы «СеДек» и «Поиск», фирмы «Аэлита» и «Русский огород НК»; создает и поставляет на рынок гибриды подсолнечника, кукурузы, сорта и гибриды сорговых культур селекционно-семеноводческая компания «Агроплазма», кукурузы – инновационно-производственная агрофирма «Отбор», зерновых культур – научно-производственный агрохолдинг «Кургансемена» и другие.

Совершенствуются научные основы семеноводства, над разработкой которых трудились такие известные ученые, как Н.И. Вавилов, П.И. Лисицын, П.Н. Константинов, П.П. Лукьяненко, Г.В. Гуляев, а также законодательная и нормативная правовая база в области селекции и семеноводства (действующий федеральный закон № 149-ФЗ «О семеноводстве», IV часть Гражданского кодекса, нормативные правовые акты). Усилить позиции российской селекции и семеноводства должен новый Федеральный закон от 30 декабря 2021 г. № 454-ФЗ «О семеноводстве».

## Материал и методы

В данной работе проведено исследование федерального законодательства в области селекции и семеноводства. Исследование выполнено на основе анализа следующих документов:

Закон Российской Федерации от 6 августа 1993 г. № 5606-1 «О селекционных достижениях»;

Гражданский кодекс Российской Федерации, часть четвертая от 18.12.2006 № 230-ФЗ (ред. от 14.07.2022);

Федеральный закон от 17 декабря 1997 г. № 149-ФЗ «О семеноводстве», Федеральный закон от 30 декабря 2021 г. № 454-ФЗ «О семеноводстве»;

Федеральный закон от 27 декабря 2002 г. № 184-ФЗ «О техническом регулировании»;

Федеральный закон от 10 января 2003 г. № 15-ФЗ «О лицензировании»;

Постановление Правительства Российской Федерации от 14 декабря 2006 г. № 767 «Об изменении и признании утратившими силу некоторых актов Правительства Российской Федерации по вопросам лицензирования отдельных видов деятельности»;

Постановление Правительства Российской Федерации от 25 июня 2021 г. № 994 «Об утверждении Положения о федеральном государственном контроле (надзоре) в области семеноводства в отношении семян сельскохозяйственных растений».

Анализ осуществлен на основе системного и ситуационного подходов к регулированию отношений в области семеноводства, а также применения таких методов, как абстрактно-логический (при постановке цели и задач исследования) и метод моделирования (при составлении прогноза развития отношений субъектов рынка семян).

## Результаты и обсуждение

Правовые основы функционирования системы селекции и семеноводства в Российской Федерации, сформированные еще в 1993 г. в Законе Российской Федерации «О селекционных достижениях», получили развитие в части четвертой Гражданского кодекса Российской Федерации, в отраслевом Федеральном законе «О семеноводстве» от 17 декабря 1997 г. № 149-ФЗ и от 30 декабря 2021 г. № 454-ФЗ, а также в системообразующих Федеральных законах от 27 декабря 2002 г. № 184-ФЗ «О техническом регулировании» и от 10 января 2003 г. № 15-ФЗ «О лицензировании», Постановлении Правительства Российской Федерации от 14 декабря 2006 г. № 767, согласно которому лицензирование деятельности по производству элитных семян прекращено с 1 января 2007 г.

Следует отметить, что принятие ряда законов и нормативных правовых актов, снижающих государственное вмешательство в хозяйственную деятельность, одновременно привело к ряду правовых пробелов и противоречий, связанных с регулированием отношений в области селекции и семеноводства. В первую очередь, вследствие принятия федерального закона «О техническом регулировании», была разрушена стройная система обязательной сертификации семян, основанная на подтверждении их соответствия обязательным требованиям, установленным государственными и отраслевыми стандартами (законодательство о техническом регулировании). Во-вторых, система формирования и ведения Государственного реестра селекционных достижений, допущенных к использованию (Государственный реестр..., 2022), в связи с признанием утратившим силу закона «О селекционных достижениях», которым регулиро-

валось введение в оборот новых сортов и гибридов (ст. 32). В-третьих, осуществление контроля (надзора) в области семеноводства при отсутствии обязательных требований и нарушении принципа несомещения в одном федеральном органе исполнительной власти функций по контролю (надзору) и оказанию услуг. Заниматься семеноводством сельскохозяйственных растений получили возможность любые юридические или физические лица, в том числе индивидуальные предприниматели.

Председатель Комитета Государственной Думы по аграрным вопросам академик РАН В.И. Кашин на заседании Государственной Думы 22 декабря 2021 г. в своем докладе отметил: «Новый закон «О семеноводстве», который был принят 30 декабря 2021 г. № 454-ФЗ разработан в целях коренного улучшения законодательного регулирования в области семеноводства и в частности создания благоприятных условий развития рынка семян на территории Российской Федерации, развития семеноводства, как одной из ключевых отраслей, повышения информированности отечественных производителей и потребителей семян о наличии на рынке качественного посевного материала с заданными характеристиками, необходимыми для воспроизводства в конкретных условиях и получения гарантированного урожая, повышения качества семенного материала, а также устранения избыточных административных барьеров в указанной сфере».

Законом № 454-ФЗ введено новое определение понятия «семеноводство», согласно которому семеноводство – это определенная на основании общероссийского классификатора видов деятельности совокупность видов деятельности, относящихся к производству (выращиванию), хранению, транспортировке, реализации и использованию семян сельскохозяйственных растений, включая оказание услуг в указанной области. Отношения, возникающие при осуществлении указанных в определении видов деятельности, регулирует данный закон.

Положения закона № 454-ФЗ не применяются к отношениям, связанным с использованием физическими лицами семян сельскохозяйственных растений для собственных нужд (личных, семейных, домашних или иных не связанных с осуществлением предпринимательской деятельности).

Законом № 454-ФЗ урегулирован порядок формирования и ведения Государственного реестра. В целях снижения административных барьеров предусмотрен новый подход к вводу в оборот семян сельскохозяйственных растений через ограничение родов и видов сельскохозяйственных растений, сорта и гибриды которых подлежат обязательному включению в Государственный реестр по результатам испытаний на хозяйственно полезные признаки и свойства перечнем родов и видов, обеспечивающим продовольственную безопасность (рис. 1).

Семена сортов и гибридов родов и видов сельскохозяйственных растений, не вошедших в перечень, могут оборачиваться без внесения сведений о них в Государственный реестр, или сведения о них рекомендовано включать в Государственный реестр на добровольной основе.

Второй новацией закона № 454-ФЗ является введение положений об установлении обязательных требований к показателям сортовых и посевных (посадочных) качеств се-



Рис. 1. Условия введения в оборот новых сортов и гибридов  
Fig. 1. Conditions for introducing new varieties and hybrids into seed circulation

мян, относящихся к родам и видам сельскохозяйственных растений, входящих в утвержденный перечень. Также в целях повышения качества семян предусмотрена разработка порядка хранения, производства и использования семян сельскохозяйственных растений. Одновременно с обязательными требованиями к семенам, их хранению, производству и использованию установлен ряд запретов и ограничений относительно использования при производстве семян сельскохозяйственных растений семян, зараженных и (или) засоренных карантинными объектами; сортов и гибридов, входящих в перечень родов и видов сельскохозяйственных растений, показатели сортовых и посевных (посадочных) качеств которых не соответствуют установленным требованиям; содержащих генно-инженерно-модифицированные организмы.

Введение обязательных требований к семенам, запретов и ограничений при производстве семян ликвидирует противоречие, связанное с установлением предмета контроля (надзора), то есть вышеназванных обязательных требований, запретов и ограничений. Также предусмотрено закрепление за Федеральной службой по ветеринарному и фитосанитарному контролю (Россельхознадзор) функции по контролю (надзору) в области семеноводства в отношении посевов и семян сельскохозяйственных растений, которая до настоящего времени не была определена.

Положением о федеральном государственном контроле (надзоре) в области семеноводства в отношении семян сельскохозяйственных растений, утвержденным Постановлением Правительства Российской Федерации от 25 июня 2021 г. № 994, которое вступило в силу с 1 июля 2021 г., установлен порядок госконтроля за соблюдением требований: к сортовым и посевным качествам семян сельскохозяйствен-

ных растений; к производству, транспортировке и реализации семян; запретов и ограничений, связанных с ввозом и выращиванием генетически модифицированных семян (посадочного материала) (рис. 2).

Согласно указанному положению, организация и осуществление контроля (надзора) осуществляются с применением риск-ориентированного подхода, а периодичность плановых проверок зависит от присвоенной объекту категории риска причинения вреда (ущерба) и индикаторов риска нарушения обязательных требований.

К категории *значительного риска* относятся:

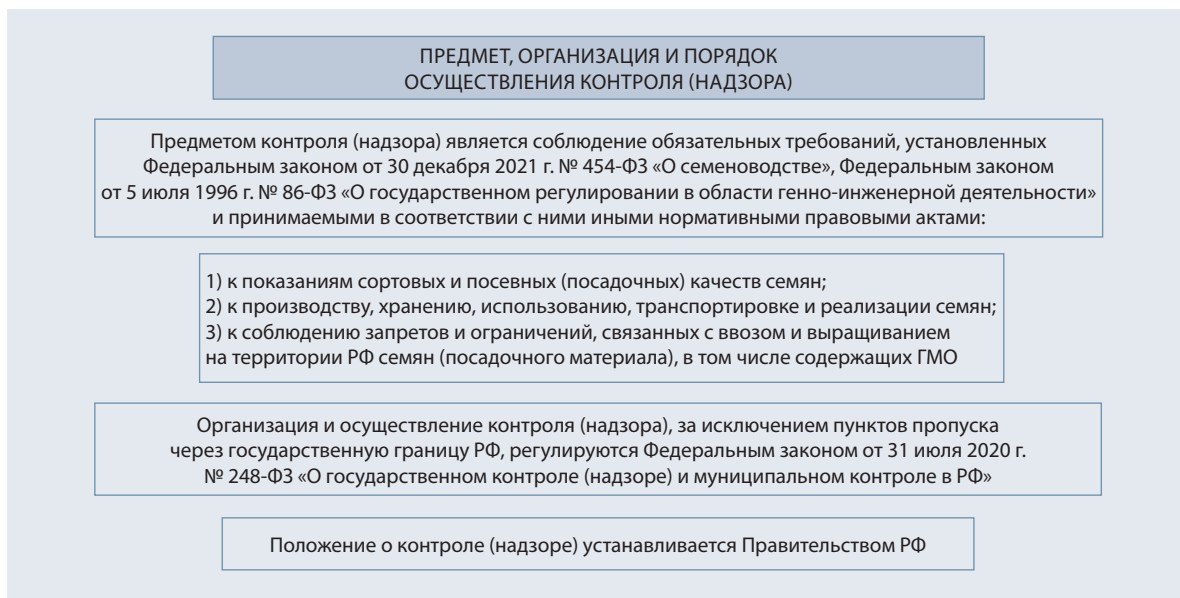
деятельность юридических лиц и граждан, осуществляющих ввоз на территорию Российской Федерации семян сельскохозяйственных растений и их реализацию, сельскохозяйственные культуры которых содержат или могут содержать генно-инженерно-модифицированные организмы;

деятельность юридических лиц и граждан, осуществляющих производство семян сельскохозяйственных растений, сельскохозяйственные культуры которых содержат или могут содержать генно-инженерно-модифицированные организмы.

К категории *среднего риска* относится деятельность юридических лиц и граждан, осуществляющих на территории Российской Федерации производство и реализацию семян сельскохозяйственных растений.

К категории *низкого риска* относится деятельность юридических лиц и граждан, осуществляющих транспортировку семян сельскохозяйственных растений (рис. 3).

При этом при организации контроля (надзора) основной упор делается на профилактические мероприятия: информирование, консультирование, предостережение, профилактический визит.



**Рис. 2.** Условия организации и осуществления контроля (надзора) в области семеноводства в отношении семян сельскохозяйственных растений

**Fig. 2.** Conditions for organizing and exercising control (supervision) in the field of seed production in relation to seeds of agricultural plants

Закон № 454-ФЗ также урегулировал противоречия, возникшие после структурных преобразований в результате административной реформы, при которой семенные инспекции были преобразованы в федеральное государственное бюджетное учреждение «Россельхозцентр» с филиалами в субъектах Российской Федерации, в части полномочий, связанных с установлением круга лиц, которые допускаются к оказанию услуг по определению показателей качества семян, а также наличия в посевах и семенах генно-инженерно-модифицированных организмов.

Законодательно закреплено, что определение показателей сортовых и посевных (посадочных) качеств семян сельскохозяйственных растений за счет средств заявителя наряду с государственными учреждениями, подведомственными федеральному органу исполнительной власти, осуществляющему функции по выработке государственной политики и нормативно-правовому регулированию в области семеноводства сельскохозяйственных растений, могут также выполнять юридические лица и индивидуальные предприниматели, аккредитованные в соответствии с законодательством Российской Федерации об аккредитации в национальной системе аккредитации в качестве испытательной лаборатории и (или) органа инспекции в установленной области. Кроме того, вышеназванные учреждения при наличии аккредитации в качестве органа инспекции и (или) испытательной лаборатории могут осуществлять определение указанных показателей сортовых и посевных (посадочных) качеств семян сельскохозяйственных растений за счет средств федерального бюджета, выделяемых федеральным органам исполнительной власти на оказание государственных услуг.

Установлена правовая основа формирования и функционирования Федеральной государственной информацион-

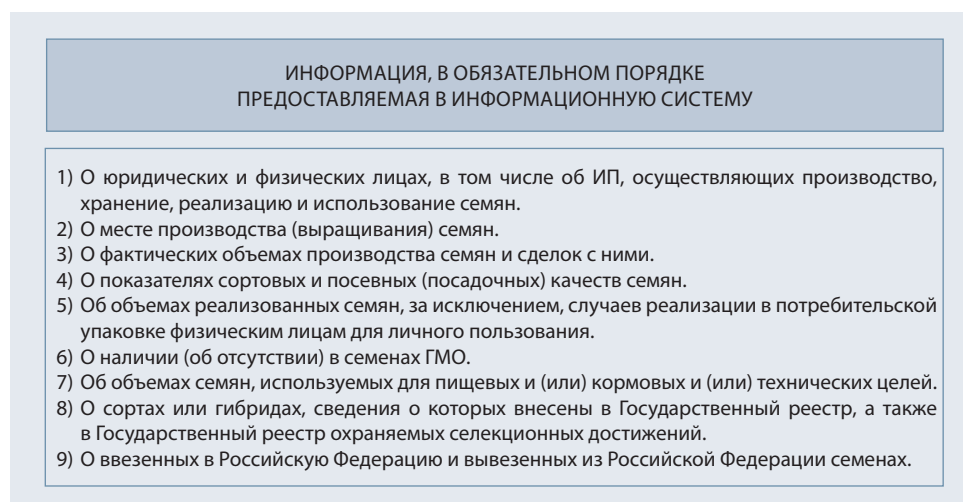
ной системы в области семеноводства сельскохозяйственных растений, которая создана в том числе для обеспечения прослеживаемости оборота семян сельскохозяйственных растений и автоматизации информирования юридических и физических лиц о наличии и качестве семян на рынке (рис. 4).

До вступления закона № 454-ФЗ предстоит разработать и принять правила предоставления информации в информационную систему; порядок представления информации, содержащейся в информационной системе; формы представления информации; формы и порядок направления запросов о предоставлении информации. Впервые в области семеноводства законодательно закреплены положения, связанные с безопасностью из-за возможности завоза и использования для посева (посадки) семян, содержащих генно-инженерно-модифицированные организмы. Принятый закон вводит новые требования к оформлению генетических паспортов при ввозе семян в Россию и признанию документов, содержащих информацию о показателях сортовых и посевных (посадочных) качеств семян стран-поставщиков, лишь при условии проведения российской стороной предварительного аудита иностранных лабораторий. Кроме того, законом предусмотрено введение временных ограничений на ввоз семян и установление дополнительных требований к показателям сортовых и посевных (посадочных) качеств.

«Через 11 месяцев вступит в силу новый закон «О семеноводстве». Те, кто понимает и умеет читать законы, объясняют, что у нас наконец-таки заработают отечественная селекция и семеноводство, задавленные тридцатилетней импортной экспансией мировыми селекционными корпорациями. Появятся свои семена моркови, петрушки, свеклы, подсолнечника и других культур. Поставим заслон импорту!» – отметил В.В. Литвинов, директор семеноводческого хозяй-



**Рис. 3.** Особенности контроля (надзора)  
**Fig. 3.** Peculiarities of control (supervision)



**Рис. 4.** Информация, которую юридические и индивидуальные предприниматели в обязательном порядке предоставляют в информационную систему  
**Fig. 4.** Information that legal and individual entrepreneurs must provide to the information system

ства ООО «Гелиос» Неклиновского района Ростовской области, в открытом письме семеновода<sup>1</sup>. – А что мешает это сделать при прежнем законе, спрашиваю я себя. Есть же примеры, когда отечественная селекция и созданная ею семеноводческая сеть не только не уступает, но и превосходит мировой опыт. Именно так можно описать достижения в селекции озимой пшеницы и ячменя».

<sup>1</sup> Литвинов В.В. Зачем государство устраивает АПК "ремонт на ходу"? Открытое письмо семеновода. Режим доступа: <https://agrobook.ru/expert/zachem-gosudarstvo-ustrivaet-apk-remont-na-hodu-otkrytoe-pismo-semenovoda>

Генеральный директор АО «Щелково Агрохим» академик РАН С.Д. Каракотов в интервью аграрной газете «Земля наша и Жизнь»<sup>2</sup> пояснил, что «кроме закона России нужны системные меры, которые позволят поднять селекцию и массовое семеноводство. Поэтому необходимо восстанавливать отечественные селекционные школы: оказывать таким центрам финансовую поддержку, повышать их техническую оснащенность, содействовать освоению новых методик, по

<sup>2</sup> Каракотов С.Д. Российская селекция идет в массы. Газета «Земля наша и Жизнь». 2022;(4):15-28. Режим доступа: <https://znizh.ru/article/rossijskaya-seleksiya-idet-v-massy/>

которым мы отстали. Среди них – молекулярно-генетические и маркер-ориентированные методы селекции, а также геномные технологии». Радует, что Министерство образования и науки уже прилагает огромные усилия. И еще очень важно повышать привлекательность селекционной науки для молодежи – сегодня, к сожалению, она невысока».

## Заключение

Таким образом, закон № 454-ФЗ установил правовую основу:

формирования и ведения Государственного реестра сортов и гибридов, допущенных к использованию, включая утверждение Правительством Российской Федерации перечня родов и видов сельскохозяйственных растений, сорта и гибриды которых подлежат включению в данный реестр в обязательном порядке. Такой подход устраняет административные барьеры для обращения семян, сорта которых не относятся к родам и видам, входящим в указанный перечень;

создания государственной системы прослеживаемости семян на всех этапах их производства в том числе для автоматизации информирования заинтересованных лиц о производстве, наличии и качестве семян, предлагаемых на рынок;

установления обязательных требований к показателям качества семян;

контроля (надзора) за соблюдением обязательных требований в области семеноводства, запретов и ограничений, в том числе связанных с ввозом и использованием семян, содержащих генно-инженерно-модифицированные организмы;

обеспечения безопасности в области семеноводства сельскохозяйственных растений на основе анализа рисков и применения мер по минимизации таких рисков, а также введения временных ограничений на ввоз в Российскую Федерацию семян сельскохозяйственных растений и (или) установление дополнительных (специальных) требований к показателям сортовых и посевных (посадочных) качеств семян сельскохозяйственных растений, ввозимых в Российскую Федерацию.

Однако указанный закон носит рамочный характер, и до его вступления в силу предстоит разработать 32 нормативных правовых акта, из них 17 постановлений Правительства Российской Федерации, в том числе по утверждению выше-названного перечня родов и видов, порядка формирования указанного реестра, ввоза семян и анализа рисков. Также предстоит подготовить и издать 15 приказов Минсельхоза России об утверждении порядков и методик, включая порядок проведения испытаний сорта или гибрида по хозяйственно полезным признакам и (или) свойствам, оценки и выдачи результатов указанных испытаний; порядок хранения, производства и использования семян сельскохозяйственных растений; требования к показателям сортовых

и посевных (посадочных) качеств сельскохозяйственных растений и формы документов, содержащих сведения об указанных показателях, методику осуществления анализа риска в области семеноводства сельскохозяйственных растений.

Формирование полного пакета документов должно обеспечить положительную правоприменительную практику регулирования отношений в области семеноводства сельскохозяйственных растений и оказать положительное влияние на развитие отечественных селекции и семеноводства.

## Список литературы / References

- Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорта растений (официальное издание). М.: ФГБНУ «Росинформагротех», 2022.  
[State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1. Plant varieties (official publication). Moscow: Rosinformagrotech Publ., 2022. (in Russian)]
- Гражданский кодекс Российской Федерации (часть четвертая) от 18.12.2006 № 230-ФЗ (ред. от 14.07.2022).  
[Civil Code of the Russian Federation (Part Four) No. 230-FZ of December 18, 2006. (as amended on July 14, 2022). (in Russian)]
- Закон РФ от 06.08.1993 № 5605-1 «О селекционных достижениях».  
[Law of the Russian Federation No. 5605-1 of June 8, 1993 "On Selection Achievements". (in Russian)]
- Федеральный закон от 10.01.2003 № 15-ФЗ (ред. от 30.12.2015) «О внесении изменений и дополнений в некоторые законодательные акты Российской Федерации в связи с принятием Федерального закона «О лицензировании отдельных видов деятельности».  
[Federal Law No. 15-FZ of January 10, 2003 (as amended on December 30, 2015) "On Amendments and Additions to Certain Legislative Acts of the Russian Federation in Connection with the Adoption of the Federal Law "On Licensing of Certain Types of Activities". (in Russian)]
- Федеральный закон от 30.12.2021 № 454-ФЗ «О семеноводстве».  
[Federal Law No. 454-FZ of December 30, 2021 "On seed production". (in Russian)]
- Федеральный закон от 27.12.2002 № 184-ФЗ (ред. от 02.07.2021) «О техническом регулировании» (с изм. и доп., вступ. в силу с 23.12.2021)  
[Federal Law No. 184-FZ of December 27, 2002 (as amended on July 2, 2021) "On Technical Regulation" (edited and added, effective from December 23, 2021). (in Russian)]
- Постановление Правительства РФ от 14.12.2006 № 767 (ред. от 16.08.2021) «Об изменении и признании утратившими силу некоторых актов Правительства Российской Федерации по вопросам лицензирования отдельных видов деятельности».  
[Decree of the Government of the Russian Federation No. 767 of December 14, 2006 (as amended on August 16, 2021) "On the Amendment and Invalidation of Certain Acts of the Government of the Russian Federation on Licensing of Certain Types of Activities". (in Russian)]
- Постановление Правительства РФ от 25.06.2021 № 994 (ред. от 29.11.2021) «Об утверждении Положения о федеральном государственном контроле (надзоре) в области семеноводства в отношении семян сельскохозяйственных растений».  
[Decree of the Government of the Russian Federation No. 994 of June 25, 2021 (as amended on November 29, 2021) "On approval of the Regulations on federal state control (supervision) in the field of seed production in relation to seeds of agricultural plants". (in Russian)]

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 15.06.2022. После доработки 18.10.2022. Принята к публикации 21.10.2022.

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-24

## Исправление к статье «Популяционная генетика домашней кошки (*Felis catus* L., 1758) острова Кунашир»

С.К. Холин  , Ю.Н. Сундуков Оригинальная публикация: *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;8(3):255-259. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-15

В табл. 2 вместо

w <sup>9</sup> /w <sup>9</sup>	10/77	0.360 ± 0.053	13/52	0.500 ± 0.060	2.500	0.114
+/?	67/77		35/52			
W <sup>S</sup> /?	65/142	0.264 ± 0.028	56/108	0.306 ± 0.035	0.532	0.466
+/+	77/142		52/108			

следует читать:

w <sup>9</sup> /w <sup>9</sup>	10/146	0.048 ± 0.015	13/113	0.090 ± 0.024	1.769	0.184
+/?	136/146		100/113			
W <sup>S</sup> /?	65/146	0.258 ± 0.028	56/113	0.297 ± 0.034	0.503	0.478
+/+	81/146		57/113			

**Для цитирования:** Холин С.К., Сундуков Ю.Н. Исправление к статье «Популяционная генетика домашней кошки (*Felis catus* L., 1758) острова Кунашир». 2022;8(4):379. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-24

## Correction to “Population genetics of the domestic cat (*Felis catus* L., 1758) of Kunashir Island”

S.K. Kholin  , Y.N. Sundukov The original article: *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;8(3):255-259. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-15 (in Russian)

In this article, in Table 2 instead of

w <sup>9</sup> /w <sup>9</sup>	10/77	0.360 ± 0.053	13/52	0.500 ± 0.060	2.500	0.114
+/?	67/77		35/52			
W <sup>S</sup> /?	65/142	0.264 ± 0.028	56/108	0.306 ± 0.035	0.532	0.466
+/+	77/142		52/108			


should be:


w <sup>9</sup> /w <sup>9</sup>	10/146	0.048 ± 0.015	13/113	0.090 ± 0.024	1.769	0.184
+/?	136/146		100/113			
W <sup>S</sup> /?	65/146	0.258 ± 0.028	56/113	0.297 ± 0.034	0.503	0.478
+/+	81/146		57/113			

**For citation:** Kholin S.K., Sundukov Y.N. Correction to “Population genetics of the domestic cat (*Felis catus* L., 1758) of Kunashir Island”. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;8(4):379. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-24 (in Russian)

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

 h.axyridis@mail.ru

 Холин С.К., Сундуков Ю.Н., 2022

«Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции» – сетевое научное издание открытого доступа. Основано в 2015 году (до 2019 года выходило под названием «Письма в Вавиловский журнал»). На страницах издания публикуются результаты экспериментальных, методических и теоретических исследований, аналитические обзоры по всем разделам генетики и селекции, а также по смежным областям биологических и сельскохозяйственных наук; материалы и документы по истории генетики и селекции; описания сортов растений и пород животных; рецензии; письма, адресованные редактору; персоналии и мемориальные статьи; хроника и информация из региональных отделений Вавиловского общества генетиков и селекционеров.

Всем статьям присваивается DOI.

Входит в РИНЦ и DOAJ.

Цель издания – донести новейшие результаты фундаментальных и прикладных исследований в области генетики растений, животных, человека, микроорганизмов, описание новых методов и селекционных достижений до наибольшего числа ученых, включая специалистов из смежных областей науки и техники, а также до преподавателей вузов, читающих курсы лекций по генетике и селекции.

Регистрационное свидетельство СМИ Эл № ФС77-75536 выдано 08 мая 2019 года Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор).

Прием статей осуществляется через электронную почту редакции: [pismavavilov@bionet.nsc.ru](mailto:pismavavilov@bionet.nsc.ru)

Адрес издания в сети интернет: <http://pismavavilov.ru/>

При перепечатке материалов ссылка на журнал обязательна.

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЦиГ СО РАН)

Адрес учредителя и издателя: проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090

Адрес редакции: проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090

Телефон редакции: (383) 363 4963, доб. 5316

✉ Электронный адрес редакции: [pismavavilov@bionet.nsc.ru](mailto:pismavavilov@bionet.nsc.ru)

Выпуск подготовлен информационно-издательским отделом ИЦиГ СО РАН

Дата публикации: 15.12.2022