ISSN 2686-8482

2026·12·3

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding

Биоразнообразие • Селекция растений • Генетика

2026
СЕНТЯБРЬ
Том 12
№3

ПИСЬМА В ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

PISMAVAVILOV@BIONET.NSC.RU

2026 • 12 • 3 • Сентябрь ISSN 2686-8482

Сетевое издание

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Основано в 2015 году
Периодичность четыре выпуска в год
doi 10.18699/letvjgb-2026-12-13

Учредитель

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

Главный редактор

А.В. Кочетов – академик РАН, д-р биол. наук, профессор РАН (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 – чл.-кор. РАН, 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

З. Акрам – профессор, директор (Кафедра селекции растений и генетики Университета аридного земледелия им. Пира Мехра Али Шаха, Равалпинди, Пакистан)
О.С. Афанасенко – академик РАН, д-р биол. наук, профессор (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия)
О.В. Ваулин – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)
М.А. Вишнякова – д-р биол. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия)
Т.А. Гавриленко – д-р биол. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия)
Ю.Э. Гербек – канд. биол. наук (Еврейский университет в Иерусалиме, Реховот, Израиль)
И.М. Горобей – д-р с.-х. наук, профессор РАН (СО РАН, Новосибирск, Россия)
Е.И. Гультяева – д-р биол. наук (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия)
Ш. Демберел – академик Монгольской академии наук, профессор (Институт ветеринарной медицины, Монгольский университет естественных наук, Улан-Батор, Монголия)
Н.И. Дубовец – чл.-кор. НАН Беларуси, д-р биол. наук, доцент (Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Беларусь)
И.К. Захаров – д-р биол. наук, профессор (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)
А.П. Карташова – канд. с.-х. наук (Мурманская ГСХОС – филиал ВИР, Мурманск, Россия)
К.В. Крутовский – канд. биол. наук, профессор (Гёттингенский университет им. Георга-Августа, Гёттинген, Германия)
С.А. Лашин – д-р биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)
А.Ю. Летягин – д-р мед. наук, профессор (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, р. п. Краснообск, Новосибирская обл., 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)
Т. Ражабов – профессор, директор (Институт агробиотехнологий и продовольственной безопасности, Самаркандский государственный университет им. Шарофа Рашидова, Самарканд, Узбекистан)
И.Д. Рашаль – академик АН Латвии, д-р биол. наук, профессор (Институт биологии Латвийского университета, Саласпилс, Латвия)
Р.Р. Садоян – д-р биол. наук, профессор (Армянский государственный педагогический университет им. Х. Абовяна, Ереван, Армения)
А.А. Соловьев – д-р биол. наук, профессор РАН, профессор (Всероссийский центр карантина растений, Москва, Россия)
В.А. Трифонов – д-р биол. наук, профессор (Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН, Новосибирск, Россия)
В.С. Фишман – д-р биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)
С.В. Шеховцов – д-р биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Online edition

Letters to VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING

Founded in 2015
Publication frequency: 4 issues a year
doi 10.18699/letvjgb-2026-12-13

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

Editor-in-Chief
A.V. Kochetov – Full Member of the Russian Academy of Sciences, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Deputy Editors-in-Chief
N.P. Goncharov – Full Member of the Russian Academy of Sciences, Dr. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
E.A. Salina – Corr. Member of the RAS, Professor, Dr. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Executive Secretary
O.Yu. Shoeva – Cand. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Editorial board
O.S. Afanasenko – Full Member of the RAS, Professor, Dr. Sci. (Biology) (All-Russia Research Institute for Plant Protection, St. Petersburg, Russia)
Z. Akram – Professor, Director (Department of Plant Breeding and Genetics at the Pir Mehr Ali Shah Arid Agriculture University, Rawalpindi, Pakistan)
S. Demberel – Full Member of the Mongolian Academy of Sciences, Professor (Institute of Veterinary Medicine, Mongolian University of Life Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia)
N.I. Dubovets – Corr. Member of the NAS of Belarus, Associate Professor, Dr. Sci. (Biology) (Institute of Genetics and Cytology, NASB, Minsk, Belarus)
V.S. Fishman – Dr. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
T.A. Gavrilenko – Professor, Dr. Sci. (Biology) (N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia)
I.M. Gorobei – Dr. Sci. (Agricul.) (Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia)
E.I. Gultyaeva – Dr. Sci. (Biology) (All-Russia Research Institute for Plant Protection, Saint Petersburg, Pushkin, Russia)
Yu.E. Herbeck – Cand. Sci. (Biology) (The Hebrew University of Jerusalem, Rehovot, Israel)
A.P. Kartashova – Cand. Sci. (Agricul.) (Murmansk State Agricultural Experimental Station – Branch of the VIR, Murmansk, Russia)
K.V. Krutovsky – Professor, Cand. Sci. (Biology) (Georg-August University of Göttingen, Göttingen, Germany)
S.A. Lashin – Dr. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
A.Y. Letyagin – Professor, Dr. Sci. (Medicine) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
P.N. Malchikov – Dr. Sci. (Agricul.) (Tulaikov Research Institute of Agriculture, Russian Agricultural Academy, Bezenchuk, Samara oblast, Russia)
E.A. Orlova – Cand. Sci. (Agricul.) (Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the ICG SB RAS, Krasnoobsk, Novosibirsk oblast, Russia)
A.S. Pilipenko – Cand. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
Yu.I. Ragino – Corr. Member of the RAS, Professor, Dr. Sci. (Medicine) (Research Institute of Internal and Preventive Medicine – Branch of the ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
T. Rajabov – Professor, Dean (Institute of Agrobiotechnologies and Food Safety, Samarkand State University named after Sharof Rashidov, Samarkand, Uzbekistan)
I.D. Rashal – Full Member of the LAS, Professor, Dr. Sci. (Biology) (University of Latvia, Salaspils, Latvia)
R.R. Sadoyan – Professor, Dr. Sci. (Biology), Dean of the Faculty of Biology, Chemistry and Geography (Kh. Abovyan Armenian State Pedagogical University, Yerevan, Armenia)
S.V. Shekhovtsov – Dr. Sci. (Biology), Head of the Genogeography Sector of the Palearctic (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)
A.A. Soloviev – Professor, Dr. Sci. (Biology), Deputy Director (All-Russian Plant Quarantine Center, Moscow, Russia)
V.A. Trifonov – Professor, Dr. Sci. (Biology) (Institute of Molecular and Cellular Biology, SB RAS, Novosibirsk, Russia)
O.V. Vaulin – Cand. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
M.A. Vishnyakova – Professor, Dr. Sci. (Biology) (N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia)
I.K. Zakharov – Professor, Dr. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2026 • 12 • 3 • 103

СОДЕРЖАНИЕ • 2026 • 12 • 3

Медицинская генетика

105 Оригинальное исследование

Спектр патогенных вариантов в генах *CHEK2*, *PALB2* и *ATM* у российских пациенток с раком молочной железы

П.С. Орлов, Д.А. Бредихин, А.А. Лебедева, А.А.Тараскина, Т.В. Григорьева, А.И. Субботовская, М.И. Воевода

Биоразнообразие

113 Оригинальное исследование

Накопление крахмала и реологические свойства крахмального клейстера у сортов и гибридных клонов картофеля в условиях Тамбовской области

Ю.В. Щекочихина, Т.В. Кирпичева, И.А. Кибкало, Е.В. Рогозина

Селекция растений

126 Оригинальное исследование

Оценка наследования признака раннеспелости в гибридном потомстве картофеля

Ю.А. Гуреева, Е.А. Симаков, А.С. Батов, К.А. Рогалев

Генетика

136 Обзор

Генеалогия и филигранные опыты по клеточной наследственности. Генетик Александр Львович Юдин

М.Д. Голубовский

Математическая биология

145 Оригинальное исследование

Программная архитектура модуля для цифровой платформы «Моделирование генных сетей»

Ф.В. Казанцев, А.М. Мухин, А.А. Долматова, Ю.Г. Матушкин, С.А. Лашин

© Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», 2026
© Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции, 2026

Letters to VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING
2026 • 12 • 3• 104

CONTENTS • 2026 • 12 • 3

Medical genetics

105 Original article
Spectrum of pathogenic variants in the *CHEK2*, *PALB2*, and *ATM* genes in Russian patients with breast cancer
P.S. Orlov, D.A. Bredikhin, A.A. Lebedeva, A.A. Taraskina, T.V. Grigorieva, A.I. Subbotovskaya, M.I. Voevoda

Biodiversity

113 Original article
The starch amount and rheological properties of starch paste in potato varieties and hybrid clones growing in Tambov region
Y.V. Shchekochihina, T.V. Kirpicheva, I.A. Kibkalo, E.V. Rogozina

Plant breeding

126 Original article
Evaluation of the inheritance of the early maturity trait in hybrid potato progeny
Yu.A. Gureeva, E.A. Simakov, A.S. Batov, K.A. Rogaleva

Genetics

136 Review
Genealogy and intricate experiments on cellular heredity. Geneticist Alexander L. Yudin
M.D. Golubovsky

Mathematical biology

145 Original article
Software architecture of the module for the digital platform Gene Network Modeling
F.V. Kazantsev, A.M. Mukhin, A.A. Dolmatova, Yu.G. Matushkin, S.A. Lashin

© Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2026
© Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2026

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2026 • 12 • 3 • 105-112

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2026-12-14

Оригинальное исследование

Спектр патогенных вариантов в генах *CHEK2*, *PALB2* и *ATM* у российских пациенток с раком молочной железы

П.С. Орлов [1, 2] ✉, Д.А. Бредихин [1, 3, 4], А.А. Лебедева [5, 6], А.А.Тараскина [5, 6, 7], Т.В. Григорьева [5, 6], А.И. Субботовская [1], М.И. Воевода [1, 2]

Аннотация. Рак молочной железы (РМЖ) является одним из наиболее распространенных онкологических заболеваний среди женщин в Российской Федерации. По мере развития технологий секвенирования появилась возможность проводить поиск причинных мутаций в различных генах, вносящих вклад в канцерогенез. Цель исследования – охарактеризовать спектр причинных наследственных мутаций генов *BRCA1/BRCA2*, *CHEK2*, *PALB2*, *ATM* и частоту драйверных соматических мутаций гена *PIK3CA* в когорте женщин с ранним началом РМЖ (до 40 лет). В исследование были включены образцы биологического материала от 351 женщины со средним возрастом 37,4 ± 4,9 лет, имеющим диагноз рак молочной железы. Геномную ДНК выделяли из образцов цельной крови от всех пациенток и из 15 синхронных образцов тканей опухоли. Полученные препараты ДНК использовали для приготовления генетических библиотек с помощью мультигенной панели «Соло-тест ABC плюс (ОнкоАтлас, Россия)». Высокопроизводительное секвенирование (NGS) готовых библиотек проводили на платформах MiSeq (Illumina, США) и FASTASeq 300 (GeneMind, КНР). Исследование было построено по ретроспективному дизайну. В исследуемой группе было выявлено 50 патогенных вариантов в генах *BRCA1/BRCA2* (14.2 %), 12 в *CHEK2* (3.4 %), 6 в *ATM* (1.7 %) и 2 в *PALB2* (0.6 %). Помимо патогенных у 6 пациенток обнаружены варианты, повышающие риск развития РМЖ, в гене *CHEK2*. В выборке, включавшей 351 пациентку, патогенные варианты трех генов (*CHEK2*, *PALB2*, *ATM*) выявлены в 5.7 % случаев, что совместно с мутациями в генах *BRCA1* и *BRCA2* позволяет объяснить 20 % случаев возникновения рака молочной железы. Массовый анализ генов *CHEK2*, *PALB2*, *ATM*, позволяет существенно дополнить диагностику выявления наследственных форм РМЖ.

Ключевые слова: рак молочной железы; NGS; *CHEK2*; *PALB2*; *ATM*; *BRCA1*; *BRCA2*

Для цитирования: Орлов П.С., Бредихин Д.А., Лебедева А.А., Тараскина А.А., Григорьева Т.В., Субботовская А.И., Воевода М.И. Спектр патогенных вариантов в генах *CHEK2*, *PALB2* и *ATM* у российских пациенток с раком молочной железы. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;12(3):105-112. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-14

Финансирование. Работа частично выполнена в рамках государственного задания FWNR-2026-0027 ИЦиГ СО РАН, работа проведена на базе ЦКП «Протеомный анализ».

Original article

Spectrum of pathogenic variants in the *CHEK2*, *PALB2*, and *ATM* genes in Russian patients with breast cancer

P.S. Orlov [1, 2] ✉, D.A. Bredikhin [1, 3, 4], A.A. Lebedeva [5, 6], A.A. Taraskina [5, 6, 7], T.V. Grigorieva [5, 6], A.I. Subbotovskaya [1], M.I. Voevoda [1, 2]

Abstract. Breast cancer (BC) is one of the most common oncological diseases among women in the Russian Federation. With the development of sequencing technologies, it has become possible to search for causal mutations in various genes that contribute to

[1] Федеральный исследовательский центр фундаментальной и трансляционной медицины, Новосибирск, Россия
Federal Research Center for Fundamental and Translational Medicine, Novosibirsk, Russia
[2] 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
[3] Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия
Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia
[4] Центральный научно-исследовательский институт эпидемиологии Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, Москва, Россия
Central Research Institute of Epidemiology of the Federal Service for Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Wellbeing, Moscow, Russi
[5] ООО «ОнкоАтлас», Москва, Россия
OncoAtlas LLC, Moscow, Russia
[6] Сеченовский университет, Институт персонализированной онкологии, Лаборатория прикладных геномных технологий, Москва, Россия
Sechenov University, Institute of Personalized Oncology, Laboratory of Applied Genomic Technologies, Moscow, Russia
[7] Федеральный научный центр исследований и разработки иммунобиологических препаратов им. М.П. Чумакова Российской академии наук (Институт полиомиелита), Москва, Россия
Federal Scientific Center for Research and Development of Immunobiological Products named after M.P. Chumakov Institute of Poliomyelitis of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

✉ orlovpavel86@gmail.com

© Орлов П.С., Бредихин Д.А., Лебедева А.А., Тараскина А.А., Григорьева Т.В., Субботовская А.И., Воевода М.И., 2026

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

carcinogenesis. The aim of this study was to characterize the spectrum of causal hereditary mutations in the *BRCA1/BRCA2*, *CHEK2*, *PALB2*, and *ATM* genes and the frequency of driver somatic mutations in the *PIK3CA* gene in a cohort of women with early-onset BC (under 40 years of age). The study included biological samples from 351 women with a mean age of 37.4 ± 4.9 years diagnosed with breast cancer (BC). Genomic DNA was isolated from whole blood samples from all patients and from 15 synchronous tumor tissue samples. The obtained DNA preparations were used to prepare genetic libraries using the Solo-test ABC Plus multigene panel (OncoAtlas, Russia). High-throughput sequencing (NGS) of the prepared libraries was performed on the MiSeq (Illumina, USA) and FASTASeq 300 (GeneMind, China) platforms. The study was constructed using a retrospective design. In the study group, 50 pathogenic variants were identified in the *BRCA1/BRCA2* genes (14.2 %), 12 in *CHEK2* (3.4 %), 6 in *ATM* (1.7 %), and 2 in *PALB2* (0.6 %). In addition to pathogenic variants, variants in the CHEK2 gene that increase the risk of developing breast cancer were detected in 6 patients. In a sample of 351 patients, pathogenic variants of 3 genes (*CHEK2*, *PALB2*, *ATM*) were detected in 5.7 % of cases, which, together with mutations in the *BRCA1* and *BRCA2* genes, explains 20 % of breast cancer cases. Mass analysis of the *CHEK2*, *PALB2*, and *ATM* genes allows for significant improvements in the diagnostics of hereditary forms of breast cancer.

Key words: breast cancer; NGS; *CHEK2*; *PALB2*; *ATM*; *BRCA1*; *BRCA2*

For citation: Orlov P.S., Bredikhin D.A., Lebedeva A.A., Taraskina A.A., Grigorieva T.V., Subbotovskaya A.I., Voevoda M.I. Spectrum of pathogenic variants in the *CHEK2*, *PALB2*, and *ATM* genes in Russian patients with breast cancer. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2026. 2026;12(3):105112. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-14

Funding. The study was partially carried out within the budget project FWNR-2026-0027 of the ICG SB RAS, it was carried out in the Centre for Collective Usage "Proteomic Analysis".

Введение

Рак молочной железы (РМЖ) является одним из наиболее распространенных онкологических заболеваний среди женщин в Российской Федерации. Известно, что до 10 % случаев заболевания имеют наследственную природу в общей выборке всех возрастов (Mavaddat et al., 2010), большая их часть обусловлена носительством патогенных вариантов в генах опухолевых супрессоров *BRCA1* и *BRCA2* (Fischer et al., 2013). По этой причине эти два гена наиболее часто анализируют на наличие патогенных генетических вариантов у пациенток. Однако по мере развития технологий секвенирования появилась возможность проводить поиск причинных мутаций в других генах, вносящих вклад в канцерогенез, таких как наследственные и соматические варианты в генах *CHEK2*, *PALB2*, *ATM* и соматические варианты в гене *PIK3CA* (Turnbull et al., 2018).

Ген *CHEK2* кодирует белок, называемый киназой второй контрольной точки клеточного цикла (Chk2), который играет ключевую роль в регуляции клеточного деления и репарации, а также участвует в запуске апоптоза (Cai et al., 2009). *CHEK2* расположен на длинном плече 22-й хромосомы (22q12.1), длина гена составляет 18Kb. Мутации в гене *CHEK2* приводят к возникновению РМЖ и занимают третье место среди генетических причин заболевания, уступая лишь генам *BRCA1* и *BRCA2* (Черемохин и др., 2025). Мутации *CHEK2* широко описаны у европеоидов, где наиболее часто регистрируются патогенный вариант c.1100delC (p.T367Mfs) (Голотюк и др., 2023) и вариант, не относящиеся к патогенным, но незначительно повышающие риск заболевания (OR < 2): c.470T>C (p.I157T) или в классификации по другому транскрипту c.599T>C (p.I200T) (Hanson et al., 2023). Риск развития РМЖ для носителей патогенных вариантов в гене *CHEK2* по различным данным составляет 20–40 % (Голотюк и др., 2023). Патогенный вариант 1100delC ассоциирован с развитием двустороннего РМЖ (Akdeniz et al., 2019) и его наличие предрасполагает к негативному прогнозу течения заболевания (Ansari et al., 2019).

Ген *PALB2* (partner and localizer of BRCA2, также известный как *FANCN*), расположенный на длинном плече 16 хромосомы (16q12) (длина гена 38Kb) (Simhadri et al., 2019) кодирует белок, который взаимодействует с белком BRCA2, обеспечивая его устойчивость, внутриядерную локализацию, а также накопление на сайтах поврежденной ДНК для осуществления гомологичной рекомбинации. Было показано, что двуаллельные герминальные мутации в гене *PALB2* приводят к анемии Фанкони типа N (что объясняет второе название гена), а моноаллельные мутации повышают риск развития РМЖ и рака других локализаций (Yang et al., 2020). При этом спектр часто встречающихся мутаций в разных популяциях существенно различается, что связывают с большой ролью эффекта основателя при их формировании (Голотюк и др., 2023). Для Российской Федерации характерны три патогенных варианта, среди которых наиболее часто встречаются c.509-510delGA предположительно славянского происхождения, c.172-175delTTGT предположительно финского происхождения и p.R414X (Preobrazhenskaya et al., 2021).

Ген *ATM* (Ataxia-Telangiectasia Mutated) кодирует одноименный белок, который при повреждениях ДНК (особенно двунитевых разрывах) активируется и фосфорилирует целый ряд белков (p53, Chk2, BRCA1 и NBS1), инициирующих остановку клеточного цикла и запуск репарации ДНК или апоптоза при фатальных повреждениях. Ген размером 15 kb лежит на длинном плече 11 хромосомы (11q22) (Austen et al., 2005). Своим названием ген обязан редкому заболеванию, возникающему при наличии мутаций в обоих аллелях гена – атаксии-телеангиоэктазии (синдром Луи-Бар). Моноаллельные мутации *ATM* существенно повышают риск развития РМЖ. Спектр этих мутаций достаточно вариабелен, при этом описаны и этноспецифичные варианты (Suspitsin et al., 2020). Так у российских пациентов наиболее часто встречается вариант c.5932G>T, он составляет около 40 % от всех патогенных вариантов гена *ATM* (Suspitsin et al., 2020).

Известно, что риск развития рака молочной железы в течение жизни наиболее высокий у носителей патогенных вариантов *BRCA1/2* (55–70 %) (Chen, Parmigiani, 2007; Kuchenbaecker et al., 2017) и *PALB2* (30–50 %), в то время как у носителей патогенных вариантов *ATM* и *CHEK2* он ниже (20–25 % для обоих генов) (Breast Cancer Association Consortium et al., 2021). Наибольшую терапевтическую значимость с точки зрения потенциальной эффективности терапии

PARP-ингибиторами у пациенток с уже диагностированным РМЖ имеют гены *BRCA1*, *BRCA2*, *PALB2*, так как именно при наличии повреждающих вариантов в этих генах наблюдается наибольшая эффективность терапии (Tung et al., 2020). Наконец, с точки зрения функциональных последствий, преимущественно повреждающие варианты *BRCA1, BRCA2, PALB2* ассоциированы с HRD-фенотипом, в то время как варианты *ATM, CHEK2* – в меньшей степени (Li et al., 2025).

Удешевление секвенирования нового поколения делает возможным и экономически оправданным анализ парафиновых блоков (FFPE), что позволяет исследовать в том числе соматические мутации, в частности в *PIK3CA*, что особенно актуально для планирования терапии наряду с анализом генов *BRCA/PALB2/ATM/CHEK2*

Ген *PIK3CA* кодирует белок p110α, являющийся составной частью фермента фосфатидилинозитол-3-киназы PI3K, которая участвует в важном с точки зрения онкогенеза сигнальном пути PI3K/AKT/mTOR, регулирующем рост, пролиферацию, выживаемость клеток и ангиогенез (Zardavas et al., 2014; Fusco et al., 2021). Соматические мутации в гене *PIK3CA* сопровождают злокачественные опухоли различных локализаций, включая РМЖ, где такие мутации в особенности распространены при ER+/HER2-варианте заболевания. Частота онкогенных вариантов при РМЖ отличается в разных популяциях, при этом до 90 % из них локализуется в нескольких «горячих точках»: C420 в экзоне 7 (C2-домен); E542, E545 и Q546 в экзоне 9 (спиральный домен) и H1047 в экзоне 20 (киназный домен) (Соколова и др., 2021).

С учетом увеличения терапевтических опций таргетной терапии для лечения РМЖ, помимо оценки частоты встречаемости патогенных вариантов в генах *BRCA*, *CHEK2*, *PALB2*, *ATM* также актуален анализ встречаемости онкогенных соматических мутаций *PIK3CA*. Цель исследования – охарактеризовать спектр причинных мутаций генов *BRCA1*/*BRCA2*, *CHEK2*, *PALB2*, *ATM* и *PIK3CA* (для соматических вариантов) в когорте женщин с ранним началом РМЖ (до 40 лет).

Материалы и методы

Пациенты. Исследуемый материал был получен от 351 женщины с диагнозом РМЖ, выставленным до 40 лет включительно (средний возраст по всей группе 37.4 ± 4.9 лет). В качестве исследуемого материала были использованы образцы крови от всех пациенток, включая 146 образцов из ГБУЗ «ККОД имени М.С. Раппопорта» (Кемерово), 103 образца из ГБУЗ НСО «НОКОД» и ФГБНУ «ФИЦ ФТМ» (Новосибирск), 37 образцов из КГБУЗ «АКОД» (Барнаул), 37 из образцов КГБУЗ «КККОД им А.И. Крыжановского» (Красноярск), 22 образца из ГБУЗ «БРКОД» (Улан-Удэ) и 6 образцов из ГБУЗ РХ «РКОД» (Абакан). Кроме того, вместе с образцами крови также были доступны образцы опухолевых тканей в FFPE блоках от 15 пациенток.

Исследование было одобрено этическим комитетом ФГБНУ «Федерального исследовательского центра фундаментальной и трансляционной медицины (ФИЦ ФТМ)» (№ 14 от 1 апреля 2026 года), у всех пациенток было получено добровольное информирование согласие на участие в исследовании.

Пробоподготовка и секвенирование. Выделение ДНК производили с применением наборов реагентов «Blood DNA - Extraction Kit» (Биолинк, РФ) из образцов цельной крови и «ExtractDNA FFPE» (Евроген, РФ) из образцов опухолевых тканей. Затем из полученных препаратов ДНК готовили генетические библиотеки, используя набор реагентов для комплексного молекулярно-генетического анализа «Солотест ABC плюс» (ОнкоАтлас, Россия). Секвенирование готовых ДНК-библиотек проводили на NGS платформах MiSeq (Illumina, США) и FASTASeq 300 (GeneMind, КНР).

Анализ и интерпретация NGS данных. Биоинформатическая обработка полученных данных секвенирования (файлов формата .fastq), проводилась компанией ОнкоАтлас, аналогично описанному ранее в статье Potential of Poly (ADP-Ribose) Polymerase Inhibitors: Lessons Learned From the Real-World Clinical Homologous Recombination Repair Mutation Testing (Lebedeva et al., 2024). Анализ проводился с использованием программного обеспечения Solo AVES. Интерпретация обнаруженных генетических вариантов проводилась в соответствии с международными рекомендациями (Richards et al., 2015, Horak et al., 2022). При анализе образцов крови все выявленные варианты считались наследственными, а при анализе FFPE материала дискриминация между соматическими и наследственными вариантами проводилась с использованием ранее описанного алгоритма (Lebedeva et al., 2022).

Результаты

Среди пациенток, для которых был проведен анализ крови, было выявлено 50 носителей патогенных вариантов в генах *BRCA1* и *BRCA2*, что составляет 14.2 % от всех случаев (табл. 1). Наиболее часто встречались варианты гена *BRCA1*, такие как p.Gln1777ProfsTer74, p.Cys61Gly и p.Glu1346LysfsTer20 – фаундер варианты, входящие в перечень наиболее распространенных на территории РФ (Строганова 2022), известные как 5382insC, T300G и 4153delA соответственно. Также чаще одного раза встречались интронный вариант гена *BRCA1* rs80358094 и варианты p.Val220IlefsTer4 и p.Ser599Ter *BRCA2*. Данные варианты не входят в число наиболее распространенных на территории РФ (Строганова и др. 2022). Остальные варианты встречались однократно.

Наследственные варианты гена *CHEK2* были выявлены у 17 пациентов (4.8 %), у 12 из них (3.4 %) найденные варианты классифицируются как патогенные (rs121908698, rs17879961, rs137853007, rs555607708), и у 6 – как фактор риска (I200T). Одна пациентка была носителем сразу двух вариантов (патогенного и фактора риска одновременно) (табл. 2).

Вариант rs121908698 (c.573+1G>A) находится в третьем интроне гена и приводит к формированию преждевременного стоп-кодона с результирующим удалением всего киназного домена и части FHA-домена кодируемого белка (Dong et al., 2003). И хотя на больших выборках данный вариант показывает статистически значимое увеличение риска развития онкологических заболеваний у его носителей, в российской популяции ассоциация с заболеванием не достигла статистической значимости (Shumilova et al., 2024).

Таблица 1. Наследственные патогенные варианты в генах *BRCA1* и *BRCA2,* выявленные по результатам анализа образцов крови

Table 1. Hereditary pathogenic variants in the *BRCA1* and *BRCA2* genes identified from blood sample analysis

Экзон/ интрон	Генетическая позиция согласно HGVS genomic (Hg19)	Позиция в гене согласно HGVS coding	Позиция в белке согласно HGVS protein	dbSNP	Частота по GnomAD 3.1.2	Количество носителей
			Ген BRCA1			
Ex 20	Chr17:41209082G>GC	c.5329dup	p.Gln1777ProfsTer74	rs80357906	5.26E-05	10
Ex5	Chr17:41258504A>C	c.181T>G	p.Cys61Gly	rs28897672	2.85E-05	5
Ex 11	chr17:41243512 CT>C	c.4035del	p.Glu1346LysfsTer20	rs80357711	3.94E-05	3
In 18	Chr17:41215890C>A	c.5620del	–	rs80358094	0	2
Ex2	Chr17:41276112A>G	c.2T>C	p.Met1?	rs80357111	0	1
Ex2	chr17:41276047C>CT	c.66dup	p.Glu23ArgfsTer18	rs80357783	0	1
Ex2	Chr17:41276044ACT>A	c.68_69del	p.Glu23ValfsTer17	rs80357914	0.000145	1
Ex9	Chr17:41245861G>A	c.1687C>T	p.Gln563Ter	rs80356898	6.58E-06	1
Ex9	Chr17:41245586CT>C	c.1961del	p.Lys654SerfsTer47	rs80357522	6.58E-06	1
Ex10	chr17:41245261ATC>A	c.2285_2286del	p.Arg762IlefsTer5	–	0	1
Ex10	Chr17:41244218CTTTT>C	c.3326_3329del	p.Lys1109SerfsTer7	rs80357575	1.97E-05	1
ex10	chr17:41243910TC>T	c.3637del	p.Glu1213LysfsTer22	rs1555587365	0	1
Ex10	chr17:41243800C>A	c.3748G>T	p.Glu1250Ter	rs28897686	0.000158	1
Ex16	chr17:41219625C>G	c.5137G>C	p.Asp1713His	rs80187739	0	1
Ex17	Chr17:41215926C>T	c.5180G>A	p.Gly1727Glu	rs80356860	6.57E-06	1
Ex17	Chr17:41215898G>C	c.5208C>G	p.Ser1736Arg	rs80357094	0	1
ex22	chr17:41199683C>T	c.5507G>A	p.Trp1836Ter	rs80356962	6.57E-06	1
Ex23	chr17:41197784G>A	c.5566C>T	p.Arg1856Ter	rs41293465	0	1
			Ген BRCA2			
Ex8	chr13:32903604CTG>C	c.658_659del	p.Val220IlefsTer4	rs80359604	4.6E-05	2
Ex10	Chr13:32907408CATCTT>C	c.1796_1800del	p.Ser599Ter	rs276174813	0	2
Ex4	chr13:32899321G>A	c.425G>A	p.Ser142Asn	rs397507713	6.58E-06	1
Ex10	chr13:32907420GA>G	c.1813del	p.Ile605TyrfsTer9	rs80359307	0	1
Ex10	chr13:32907430AC>A	c.1817del	p.Pro606ArgfsTer8	–	0	1
Ex10	chr13:32911142TCAGA>T	c.2653 2656del	p.Asp885MetfsTer9	rs80359340	0	1
Ex10	chr13:32911297TAAAC>T	c.2808_2811del	p.Ala938ProfsTer21	rs80359351	1.31E-05	1
Ex11	chr13:32912466C>CTGCT	c.3975_3978dup	p.Ala1327CysfsTer4	rs764689249	0	1
Ex11	chr13:32914082G>A	c.5590G>A	p.Asp1864Asn	rs587781536	0	1
Ex11	Chr13:32914109GTAAT>G	c.5621_5624del	p.Ile1874ArgfsTer34	rs80359526	0	1
Ex11	Chr13:32915082CTG>C	c.6591_6592del	p.Glu2198AsnfsTer4	rs80359605	0	1
Int15	chr13:32930747G>T	c.7617+1G>T	–	rs397507922	0	1
Int18	chr13:32937671G>A	c.8331+1G>A	–	rs81002837	0	1
Ex23	Chr13:32954272GA>G	c.9253del	p.Thr3085GlnfsTer19	rs397508041	0	1

Вариант rs137853007 (c.562C>T, p.Arg188Trp) приводит к неконсервативной аминокислотной замене белковой последовательности, локализованной в домене, ассоциированном с forkhead (FHA), что приводит к нестабильности белка, дефициту связывания/фосфорилирования субстрата и общей реакции на повреждение ДНК (Falck et al., 2001).

Вариант rs555607708 (c.1229del, p.Thr367MetfsTer15) – делеция, приводящая к образованию стоп-кодона с формированием укороченного продукта со сниженной функциональностью. Данная альтерация имеет европейское происхождение и была выявлена в Западной и Восточной Европе (Батенева и др. 2014).

Вариант rs587782401 (c.319+2T>A) – расположен в каноническом сайте сплайсинга и, как предполагается, влияет на сплайсинг мРНК. В исследовании с использованием минигена-репортера сплайсинга, включающего данную за-

Таблица 2. Патогенные варианты в гене *CHEK2*
Table 2. Pathogenic variants in the *CHEK2* gene

Эксон/ интрон	Генетическая позиция согласно HGVS genomic (Hg19)	Позиция в гене согласно HGVS coding	Позиция в белке согласно HGVS protein	dbSNP	Частота по GnomAD 3.1.2	Количество носителей
Int1	chr22:29121230C>T	c.573+1G>A	–	rs121908698	0.00008544	6
Ex4	chr22:29121242G>A	c.562C>T	p.Arg188Trp	rs137853007	0.00004602	3
Int1	chr22:29130389A>T	c.319+2T>A	–	rs587782401	0.00008540	2
Ex8	chr22:29091856AG>A	c.1229del	p.Thr410MetfsTer15	rs555607708	0.001721	1

Таблица 3. Патогенные варианты в гене *PALB2*
Table 3. Pathogenic variants in the *PALB2* gene

Экзон/ интрон	Генетическая позиция согласно HGVS genomic (Hg19)	Позиция в гене согласно HGVS coding	Позиция в белке согласно HGVS protein	dbSNP	Частота по GnomAD 3.1.2	Количество носителей
Ex5	chr16:23646627G>A	c.1240C>T	p.Arg414Ter	rs180177100	0.000004880	1
Ex5	chr16:23646274CA>C	c.1592del	p.Leu531CysfsTer30	rs180177102	0.0001249	1

мену, не продуцировались полноразмерные транскрипты (Sanoguera-Miralles et al., 2024).

Повреждающие варианты гена *PALB2* выявлены у двух (0.6 %) пациенток, в числе которых: rs180177100, rs180177102. rs180177102 (табл. 3). Эти варианты согласно литературным данным часто встречаются на территории РФ (Тороповский и др., 2023).

Однонуклеотидная делеция rs180177102 (c.1592delT, Leu531fs) расположена в 4 экзоне гена *PALB2* и приводит к сдвигу рамки считывания с образованием стоп-кодона. Для нее было показано влияние на функции белка *in vitro* и связанное с этим увеличение ошибок репарации (Obermeier et al., 2016). Согласно данным литературы мутация имеет финское происхождение и увеличивает риск развития РМЖ в 6 раз (Erkko et al., 2008).

Замена rs180177100 (c.1240C>T, p.Arg414Ter) расположена в 4 экзоне гена *PALB2* и приводит к образованию стоп-кодона. Вариант встречался у лиц с РМЖ и иными онкологическими заболеваниями (Bogdanova et al., 2011; Preobrazhenskaya et al., 2020). Патогенные варианты в гене *ATM* были выявлены в 6 случаях (1.7 %) и встречались однократно (табл. 4).

Вариант rs876660245 (c.5497-1G>A), приводящий к изменению ацепторного сайта сплайсинга в 36 интроне гена с последующим формированием нефункционального белка (Casadei et al., 2019).

Вариант rs771936821 (c.446_449del, p.I149fs) в 4 экзоне гена, возникает в результате делеции 4 нуклеотидов, вызывая сдвиг рамки считывания с предсказанным альтернативным стоп-кодоном (p.Ser151*). В основном этот вариант фиксировался связи с развитием атаксии-телеангиоэктазии (Suspitsin et al., 2020).

Дупликация rs1057516541 (c.3880dupA, p.I1294fs*8), находится в 25 экзоне гена *ATM* и приводит к сдвигу рамки считывания с предсказанным альтернативным стоп-кодоном. Данный вариант ранее был описан в сочетании с другой мутацией, приводящей к укорочению белка, у пациента с атаксией-телеангиэктазией. В клеточных линиях пациента было показано отсутствие экспрессии белка Atm (Keimling et al., 2011).

Замена rs730881391 (c.4394T>C, p.Leu1465Pro) находится в 29 экзоне гена *ATM*. Функциональный анализ показал низкий уровень экспрессии *ATM*, содержащего этот вариант (1 %), что позволяет предположить изменение вторичной структуры белка, поскольку замена лейцина на пролин расположена в середине предполагаемой α-спирали между аминокислотами 1460 и 1476 (Keimling et al., 2011).

Также выявлены варианты в гене *ATM*, о которых нет сведений в базе данных dbSNP: chr11:108198435 GA>G (c.7042del, p.Thr2348Argfs*3) и chr11:108175524 TC>T (ATM:c.5620del, p.Leu1874Phefs*43). Для обоих новых вариантов критерии патогенности были одинаковы, PVS1 и PM2.

В гене *PIK3CA* в образцах опухолевой ткани пациенток были обнаружены два соматических онкогенных варианта, что составило 13.3 % от всех проанализированных образцов. (табл. 5). Оба обнаруженных варианта являются функционально описанными активирующими вариантами, затрагивающими наиболее частые позиции рекуррентного мутагенеза у пациентов с РМЖ (Gymnopoulos et al., 2007; Dogruluk et al., 2015).

Таким образом, патогенные наследственные варианты в генах *CHEK2*, *PALB2*, *ATM* присутствовали у 20 пациенток, что составляет 5.7 % от всех случаев. Соматические онкогенные варианты *PIK3CA* встречались в 13.3 % случаев.

Обсуждение

Частота мутаций в генах *BRCA1* и *BRCA2* в нашем исследовании составила 14.2 % и оказалась несколько выше, чем по результатам многолетнего скрининга (11.1 %) (Строганова и др. 2022). Это может быть обусловлено различиями в воз-

Таблица 4. Патогенные варианты в гене *ATM*
Table 4. Pathogenic variants in the *ATM* gene

Экзон/интрон	Генетическая позиция согласно HGVS genomic (Hg19)	Позиция в гене согласно HGVS coding	Позиция в белке согласно HGVS protein	dbSNP	Частота по GnomAD 3.1.2	Количество носителей
Ex5	chr11:108106510ATTCT>A	c.450_453del	p.Ser151Ter	rs771936821	0.00001314	1
Ex26	chr11:108155086T>TA	c.3880dup	p.Ile1294AsnfsTer8	rs1057516541	0	1
Ex29	chr11:108160486T>C	c.4394T>C	p.Leu1465Pro	rs730881391	0	1
Int36	chr11:108175401G>A	c.5497-1G>A	–	rs876660245	0	1
Ex37	chr11:108175524TC>T	c.5620del	p.Leu1874PhefsTer43	–	0	1
Ex48	chr11:108198435GA>G	c.7042del	p.Thr2348ArgfsTer3	–	0	1

Таблица 5. Активирующие мутации в гене *PIK3CA*, выявленные в FFPE образцах (соматические)
Table 5. Activating mutations in the *PIK3CA* gene identified in FFPE samples (somatic)

Эксон/Интрон	Генетическая позиция согласно HGVS genomic (Hg19))	Позиция в гене согласно HGVS coding	HGVS protein	dbSNP	Количество носителей
Ex11	chr3:178936091G>A	c.1633G>A	p.Glu545Lys	rs104886003	1
Ex15	chr3:178938934G>A	c.2176G>A	p.Glu726Lys	rs867262025	1

растных характеристиках выборок, ввиду того что в молодом возрасте доля наследственных мутаций должна быть выше, чем в общей выборке. В нашем исследовании доля патогенных вариантов в генах *BRCA1* и *BRCA2* представленных в стандартизированных ПЦР тест-системах составляла 38 %, такая низкая частота относительно ранее опубликованных данных (Строганова и др. 2022) может быть обусловлена либо предварительным тестированием на 8 наиболее частых мутаций в клинических учреждениях перед отправкой образцов на анализ методом NGS, либо отличием этнического состава выборки от выборки больных из более ранних исследований, а также сочетанием вышеприведенных причин.

Наша работа имеет ряд ограничений. Во-первых, размер выборки является ограниченным для статистически значимых выводов. Стоит также отметить, что использованный метод не позволял анализировать протяженные делеции, которые описаны у пациенток с наследственной формой РМЖ. Наконец, количество описанных генов, в том числе высокопенетрантных, объясняющих наследственную предрасположенность к раку молочной железы, значительно больше проанализированных в этой работе (*TP53, NF1,* гены *MMR* и другие), однако патогенные варианты в описанных в этой работе генах являются наиболее частыми.

Несмотря на то что онкогенные варианты в гене *PIK3CA* наблюдаются преимущественно старших возрастных группах (Соколова, 2021), нами была показана высокая частота соматических мутаций в популяции пациенток с ранним РМЖ – 13 % от всех рассматриваемых образцов опухолей. Полученные данные все же нуждаются в дополнительном исследовании вследствие малого объема выборки (15 образцов ткани опухоли). Это соотносится с ранее опубликованными данными о высокой частоте соматических мутаций в данном гене при РМЖ (Соколова и др. 2021).

Спектр наиболее встречаемых вариантов для некоторых проанализированных нами генов отличался от описанного ранее в литературе. Так, в нашем исследовании патогенные варианты *CHEK2* встречаются с частотой 3.4 % и являются наиболее частыми (не считая вариантов в генах *BRCA1/2*), в то время как более ранние работы приводят частоты встречаемости 3–5 % (Пушкарёв и др., 2020; Голотюк и др., 2023; Lebedeva et al., 2024) При этом спектр встречаемости отдельных вариантов гена также согласуется с ранее опубликованными данными (Пушкарёв и др., 2020).

Причинные варианты гена *ATM* в нашей выборке ответственны за 1.7 % случаев, что соответствует частотам встречаемости в других исследованиях, в которых альтернативные варианты гена обнаружены в диапазоне 1.4–3 % (Хамгоков и др., 2024; Lebedeva et al., 2024; Shumilova et al., 2024). В тоже время в нашем случае не было выявлено, каких-либо часто встречающихся мутаций в отличии от ранее опубликованных данных, где вариант c.5932G>T, p.Gln286Ter (rs587779852) составлял около 40 % от всех выявленных патологических вариантов (Shumilova et al., 2024). Объяснением отличий, полученных нами данных от ранее наблюдаемых, может быть иной подход в формировании исследуемых групп (в том числе средний возраст и различия в этно-территориальном составе). Следует также отметить, что нередко в работах рассматривают не только патогенные мутации, но и мутации с неизвестной клинической значимостью (Lebedeva et al., 2024).

Патогенные варианты в гене *PALB2* в нашей выборке были самыми редкими из всех найденных и встречались

у 0.6 % от всех обследованных, что не отличается от ранее показанных 0.6–3.9 % для пациентов с РМЖ (Тороповский и др., 2023).

Таким образом, в нашей выборке патогенные варианты трех генов (*CHEK2*, *PALB2*, *ATM*) суммарно найдены у 20 пациенток, что составляет около 6 % от всех случаев. При совместном анализе всех вышеописанных генов и генов *BRCA1 и BRCA2* частоты обнаружения патогенных вариантов могут достигать 20 % среди всех лиц, взятых в исследование.

Выводы

В выборке, включавшей 351 пациентку с РМЖ, патогенные варианты трех генов: *CHEK2*, *PALB2*, *ATM* – выявлены в 5.7 % случаев, что совместно с мутациями в генах *BRCA1* и *BRCA2* позволяют объяснить 20 % всех случаев возникновения заболевания. Массовый анализ генов *CHEK2*, *PALB2*, *ATM* позволяет существенно дополнить диагностику для выявления наследственных форм рака молочной железы.

Список литературы / References

Батенева Е.И., Филиппова М.Г., Тюляндина А.С., Мещеряков А.А., Жорданиа К.И., Грицай А.Н., Кадочникова В.В., Абрамов Д.Д., Рагимов А.А., Трофимов Д.Ю., Любченко Л.Н. Высокая частота мутаций в генах *BRCA1*, *BRCA2*, *CHEK2*, *NBN*, *BLM* у больных раком яичников в российской популяции. *Опухоли женской репродуктивной системы*. 2014;(4):51-56
[Bateneva Ye.I., Filippova M.G., Tyulyandina A.S., Meshcheryakov A.A., Zhordania K.I., Gritsai A.N., Kadochnikova V.V., Abramov D.D., Ragimov A.A., Trofimov D.Yu., Lyubchenko L.N. High rate of mutations in the *BRCA1*, *BRCA2*, *CHEK2*, *NBN*, and *BLM* genes in Russian ovarian cancer patients. *Tumors Female Reprod Syst*. 2014;(4):51-56 (in Russian)]

Голотюк М.А., Бережной А.А., Казанцева Н.В., Дорофеев А.В., Борзунова Т.И. Герминальные мутации в генах *PALB2* и *CHEK2* и наследственный рак. *Уральский медицинский журнал*. 2023;22(3):126-136. doi 10.52420/2071-5943-2023-22-3-126-136
[Golotyuk M.A., Berezhnoy A.A., Kazantseva N.V., Dorofeev A.V., Borzunova T.I. Germline mutations in *PALB2* and *CHEK2* genes and hereditary cancer. *Ural Med J*. 2023;22(3):126-136. doi 10.52420/2071-5943-2023-22-3-126-136 (in Russian)]

Пушкарёв А.В., Султанбаева Н.И., Пушкарёв В.А., Насретдинов А.Ф., Меньшиков К.В., Мусин Ш.И., Минниахметов И.Р., Гилязова И.Р., Измайлов А.А., Султанбаев А.В. Спектр и частота мутаций в генах *BRCA1*, *BRCA2*, *CHEK2*, *PALB2* и *RAD50* у пациенток с раком молочной железы в Республике Башкортостан. *Казанский медицинский журнал*. 2020;101(5):691-697. doi 10.17816/KMJ2020-691
[Pushkarev A.V., Sultanbaeva N.I., Pushkarev V.A., Nasretdinov A.F., Menshikov K.V., Musin Sh.I., Minniakhmetov I.R., Gilyazova I.R., Izmaylov A.A., Sultanbaev A.V. Spectrum and frequency of mutationsin *BRCA1*, *BRCA2*, *CHEK2*, *PALB2* and *RAD50* genes in breast cancer patients in the Republic of Bashkortostan. *Kazan Med J*. 2020;101(5):691-697. doi 10.17816/KMJ2020-691]

Соколова Т.Н., Алексахина С.Н., Янус Г.А., Султанбаев А.В., Меньшиков К.В., Лысенко А.Н., Зуков Р.А., … Кибишева М.В., Хамгоков З.М., Васильев А.Е., Иевлева А.Г., Имянитов Е.Н. Частота и спектр мутаций *PIK3CA* при гормонозависимом HER2-отрицательном распространенном раке молочной железы у российских пациенток. *Современная онкология*. 2021;23(1):61-67. doi 10.26442/18151434.2021.1.200744
[Sokolova T.N., Aleksakhina S.N., Yanus G.A., Sultanbaev A.V., Menshikov K.V., Lysenko A.N., Zukov R.A., … Kibisheva M.V., Khamgokov Z.M., VasilyevA.E., Iyevleva A.G., Imyanitov E.N. Frequency and spectrum of *PIK3CA* mutations in hormone receptor-positive HER2-negative advanced breast cancer in Russian patients. *J Mod Oncol*. 2021;23(1):61-67. doi 10.26442/18151434.2021.1.200744 (in Russian)]

Строганова А.М., Поспехова Н.И., Головина Д.А., Черепанова И.С., Дранко С.Л., Филиппова М.Г. Анализ результатов многолетнего массового скрининга мутаций в генах *BRCA1/2* у больных с различными типами злокачественных новообразований. *РМЖ. Медицинское обозрение*. 2022;6(6):297-308. doi 10.32364/2587-6821-2022-6-6-297-308
[Stroganova A.M., Pospekhova N.I., Golovina D.A., Cherepanova I.S., Dranko S.L., Filippova M.G. Review of the results of mass screening for the *BRCA1/2* gene mutations in patients with different types of malignant neoplasms. *Russ Med Inquiry*. 2022;6(6):297-308. doi 10.32364/2587-6821-2022-6-6-297-308 (in Russian)]

Тороповский А.Н., Никитин А.Г., Соловьев А.В., Хузина Р.М., Павлова О.Н. Роль выявления мутаций в генах *BRCA1,2*, *CHEK2*, *PALB2* при диагностике онкологических заболеваний и определении стратегии терапии. *Вестник медицинского института «РЕАВИЗ». Реабилитация, Врач и Здоровье*. 2023;13(1):85-91. doi 10.20340/vmi-rvz.2023.1.CLIN.6
[Toropovskii A.N., Nikitin A.G., Solovyev A.V., Khuzina R.M., Pavlova O.N. Role of detection of mutation in the *BRCA1,2*, *CHEK2*, *PALB2* genes in diagnosis of oncological diseases and determination of the therapy strategy. *Bulletin of the Medical Institute "REAVIZ". Rehabilitation, Doctor and Health*. 2023;13(1):85-91. doi 10.20340/vmi-rvz.2023.1.CLIN.6 (in Russian)]

Хамгоков З.М., Загребин Ф.А., Янус Г.А., Венина А.Р., Романько А.А., Пирмагомедов А.Ш., Кадырова А.О., Белогубова Е.В., Джеус Е.И., Соколенко А.П., Имянитов Е.Н. Спектр мутаций *BRCA1*, *BRCA2*, *PALB2*, *ATM* и *TP53* у пациенток с раком молочной железы и раком яичников из Кабардино-Балкарии. *Вопросы онкологии*. 2024;70(6):1150-1156. doi 10.37469/0507-3758-2024-70-6-1150-1156
[Khamgokov Z.M., Zagrebin F.A., Yanus G.A., Venina A.R., Romanko A.A., Pirmagomedov A.Sh., Kadyrova A.O., Belogubova E.V., Dzheus E.I., Sokolenko A.P., Imyanitov E.N. Spectrum of *BRCA1*, *BRCA2*, *PALB2*, *ATM* and *TP53* mutations in breast and ovarian cancer patients from Kabardino-Balkaria. *Probl Oncol*. 2024;70(6):1150-1156. doi 10.37469/0507-3758-2024-70-6-1150-1156 (in Russian)]

Черемохин Д.А., Дерябина С.С., Бикбулатова Э.Р., Кныш О.Е., Кудрявцева Е.В. Мутации гена *CHEK2* и их роль в канцерогенезе молочной железы. *Женское здоровье и репродукция*. 2025;1:66-91. doi 10.31550/2712-8598-2025-1-5-ZhZiR
[Cheremokhin D.A., Deryabina S.S., Bikbulatova E.R., Knysh O.E., Kudryavtseva E.V. *CHEK2* gene mutations and their role in breast carcinogenesis. *Women's Health Reprod*. 2025;1:66-91. doi 10.31550/2712-8598-2025-1-5-ZhZiR (in Russian)]

Akdeniz D., Schmidt M.K., Seynaeve C.M., McCool D., Giardiello D., van den Broek A.J., Hauptmann M., Steyerberg E.W., Hooning M.J. Risk factors for metachronous contralateral breast cancer: A systematic review and meta-analysis. *Breast*. 2019;44:1-14. doi 10.1016/j.breast.2018.11.005

Ansari N., Shahrabi S., Khosravi A., Shirzad R., Rezaeean H. Prognostic significance of *CHEK2* mutation in progression of breast cancer. *Lab Med*. 2019;50(3):e36-e41. doi 10.1093/labmed/lmz009

Austen B., Powell J.E., Alvi A., Edwards I., Hooper L., Starczynski J., Taylor A.M., Fegan C., Moss P., Stankovic T. Mutations in the *ATM* gene lead to impaired overall and treatment-free survival that is independent of *IGVH* mutation status in patients with B-CLL. *Blood*. 2005;106(9):3175-3182. doi 10.1182/blood-2004-11-4516

Bogdanova N., Sokolenko A.P., Iyevleva A.G., Abysheva S.N., Blaut M., Bremer M., Christiansen H., Rave-Fränk M., Dörk T., Imyanitov E.N. *PALB2* mutations in German and Russian patients with bilateral breast cancer. *Breast Cancer Res Treat*. 2011;126(2):545-550. doi 10.1007/s10549-010-1290-4

Breast Cancer Association Consortium; Dorling L., Carvalho S., Allen J., González-Neira A., Luccarini C., Wahlström C., … Dunning A.M., Kvist A., Teo S.H., Devilee P., Easton D.F. Breast Cancer Risk Genes – Association Analysis in More than 113,000 *Women. N Engl J Med*. 2021;384(5):428-439. doi 10.1056/NEJMoa1913948

Cai Z., Chehab N.H., Pavletich N.P. Structure and activation mechanism of the CHK2 DNA damage checkpoint kinase. *Mol Cell*. 2009;35(6):818-829. doi 10.1016/j.molcel.2009.09.007

Casadei S., Gulsuner S., Shirts B.H., Mandell J.B., Kortbawi H.M., Norquist B.S., Swisher E.M., Lee M.K., Goldberg Y., O'Connor R., Tan Z., Pritchard C.C., King M.C., Walsh T. Characterization of splice-altering mutations in inherited predisposition to cancer. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2019;116(52):26798-26807. doi 10.1073/pnas.1915608116

Chen S., Parmigiani G. Meta-analysis of *BRCA1* and *BRCA2* penetrance. *J Clin Oncol*. 2007;25(11):1329-1333. doi 10.1200/JCO.2006.09.1066

Dogruluk T., Tsang Y.H., Espitia M., Chen F., Chen T., Chong Z., Appadurai V., Dogruluk A., Eterovic A.K., Bonnen P.E., Creighton C.J., Chen K., Mills G.B., Scott K.L. Identification of variant-specific functions of *PIK3CA* by rapid phenotyping of rare mutations. *Cancer Res*. 2015;75(24):5341-5354. doi 10.1158/0008-5472.CAN-15-1654

Dong X., Wang L., Taniguchi K., Wang X., Cunningham J.M., McDonnell S.K., Qian C., … Jacobsen S.J., Schaid D.J., Tindall D.J., Thibodeau S.N., Liu W. Mutations in *CHEK2* associated with prostate cancer risk. *Am J Hum Genet*. 2003;72(2):270-280. doi 10.1086/346094

Erkko H., Dowty J.G., Nikkilä J., Syrjäkoski K., Mannermaa A., Pylkäs K., Southey M.C., … Kosma V.M., Xia B., Livingston D.M., Winqvist R., Hopper J.L. Penetrance analysis of the *PALB2* c.1592delT founder mutation. *Clin Cancer Res*. 2008;14(14):4667-4671. doi 10.1158/1078-0432.CCR-08-0210

Falck J., Mailand N., Syljuåsen R.G., Bartek J., Lukas J. The ATM-Chk2-Cdc25A checkpoint pathway guards against radioresistant DNA synthesis. *Nature*. 2001;410(6830):842-847. doi 10.1038/35071124

Fischer C., Kuchenbäcker K., Engel C., Zachariae S., Rhiem K., Meindl A., Rahner N., … Mavaddat N., Schlegelberger B., Antoniou A.C., Schmutzler R.; German Consortium for Hereditary Breast and Ovarian Cancer. Evaluating the performance of the breast cancer genetic risk models BOADICEA, IBIS, BRCAPRO and Claus for predicting *BRCA1/2* mutation carrier probabilities: a study based on 7352 families from the German Hereditary Breast and Ovarian Cancer Consortium. *J Med Genet*. 2013;50(6):360-367. doi 10.1136/jmedgenet-2012-101415

Fusco N., Malapelle U., Fassan M., Marchiò C., Buglioni S., Zupo S., Criscitiello C., Vigneri P., Dei Tos A.P., Maiorano E., Viale G. *PIK3CA* mutations as a molecular target for hormone receptor-positive, HER2-negative metastatic breast cancer. *Front Oncol*. 2021;11:644737. doi 10.3389/fonc.2021.644737

Gymnopoulos M., Elsliger M.A., Vogt P.K. Rare cancer-specific mutations in *PIK3CA* show gain of function. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2007;104(13):5569-5574. doi 10.1073/pnas.0701005104

Hanson H., Astiazaran-Symonds E., Amendola L.M., Balmaña J., Foulkes W.D., James P., Klugman S., Ngeow J., Schmutzler R., Voian N., Wick M.J., Pal T., Tischkowitz M., Stewart D.R. Management of individuals with germline pathogenic/likely pathogenic variants in *CHEK2*: A clinical practice resource of the American College of Medical Genetics and Genomics (ACMG). *Genet Med*. 2023;25(10):100870. doi 10.1016/j.gim.2023.100870

Horak P., Griffith M., Danos A.M., Pitel B.A., Madhavan S., Liu X., Chow C., … Plon S.E., Kulkarni S., Griffith O.L., Chakravarty D., Sonkin D. Standards for the classification of pathogenicity of somatic variants in cancer (oncogenicity): Joint recommendations of ClinGen, CGC, and VICC. *Genet Med*. 2022;24(5):986-998. doi 10.1016/j.gim.2022.01.001

Keimling M., Volcic M., Csernok A., Wieland B., Dörk T., Wiesmüller L. Functional characterization connects individual patient mutations in ataxia telangiectasia mutated (ATM) with dysfunction of specific DNA double-strand break-repair signaling pathways. *FASEB J*. 2011;25(11):3849-3860. doi 10.1096/fj.11-185546

Kuchenbaecker K.B., Hopper J.L., Barnes D.R., Phillips K.A., Mooij T.M., Roos-Blom M.J., Jervis S., … Singer C.F., Olah E., Gerdes A.M., Arver B., Olsson H. Risks of Breast, Ovarian, and Contralateral Breast Cancer for *BRCA1* and *BRCA2* Mutation Carriers. *JAMA*. 2017;317(23):2402-2416. doi 10.1001/jama.2017.7112

Lebedeva A., Shaykhutdinova Y., Seriak D., Ignatova E., Rozhavskaya E., Vardhan D., Manicka S., Sharova M., Grigoreva T., Baranova A., Mileyko V., Ivanov M. Incidental germline findings during molecular profiling of tumor tissues for precision oncology: molecular survey and methodological obstacles. *J Transl Med*. 2022;20(1):29. doi 10.1186/s12967-022-03230-z

Lebedeva A., Veselovsky E., Kavun A., Belova E., Grigoreva T., Orlov P., Subbotovskaya A., … Diuzhev Z., Migiaev O., Vytnova N., Mileyko V., Ivanov M. Untapped potential of poly(ADP-ribose) polymerase inhibitors: lessons learned from the real-world clinical homologous recombination repair mutation testing. *World J Oncol*. 2024;15(4):562-578. doi 10.14740/wjon1820

Li Y., Yang X., Cai H., Wang F. Homologous recombination deficiency among patients with germline or somatic non-*BRCA1/2* homologous recombination repair gene variations. *NPJ Precis Oncol*. 2025;9(1):192. doi 10.1038/s41698-025-00999-2

Mavaddat N., Antoniou A.C., Easton D.F., Garcia-Closas M. Genetic susceptibility to breast cancer. *Mol Oncol*. 2010;4(3):174-191. doi 10.1016/j.molonc.2010.04.011

Obermeier K., Sachsenweger J., Friedl T.W., Pospiech H., Winqvist R., Wiesmüller L. Heterozygous *PALB2* c.1592delT mutation channels DNA double-strand break repair into error-prone pathways in breast cancer patients. *Oncogene*. 2016;35(29):3796-3806. doi 10.1038/onc.2015.448

Preobrazhenskaya E.V., Shleykina A.U., Gorustovich O.A., Martianov A.S., Bizin I.V., Anisimova E.I., Sokolova T.N., Chuinyshena S.A., Kuligina E.S., Togo A.V., Belyaev A.M., Ivantsov A.O., Sokolenko A.P., Imyanitov E.N. Frequency and molecular characteristics of *PALB2*-associated cancers in Russian patients. *Int J Cancer*. 2021;148(1):203-210. doi 10.1002/ijc.33317

Richards S., Aziz N., Bale S., Bick D., Das S., Gastier-Foster J., Grody W.W., Hegde M., Lyon E., Spector E., Voelkerding K., Rehm H.L. Standards and guidelines for the interpretation of sequence variants: a joint consensus recommendation of the American College of Medical Genetics and Genomics and the Association for Molecular Pathology. *Genet Med*. 2015;17(5):405-424. doi 10.1038/gim.2015.30

Sanoguera-Miralles L., Valenzuela-Palomo A., Bueno-Martínez E., Esteban-Sánchez A., Lorca V., Llinares-Burguet I., García-Álvarez A., Pérez-Segura P., Infante M., Easton D.F., Devilee P., Vreeswijk M.P.G., de la Hoya M., Velasco-Sampedro E.A. Systematic minigene-based splicing analysis and tentative clinical classification of 52 *CHEK2* splice-site variants. *Clin Chem*. 2024;70(1):319-338. doi 10.1093/clinchem/hvad125

Shumilova S., Danishevich A., Nikolaev S., Krasnov G., Ikonnikova A., Isaeva D., Surzhikov S., Zasedatelev A., Bodunova N., Nasedkina T. High- and moderate-risk variants among breast cancer patients and healthy donors enrolled in multigene panel testing in a population of Central Russia. *Int J Mol Sci*. 2024;25(23):12640. doi 10.3390/ijms252312640

Simhadri S., Vincelli G., Huo Y., Misenko S., Foo T.K., Ahlskog J., Sørensen C.S., Oakley G.G., Ganesan S., Bunting S.F., Xia B. PALB2 connects BRCA1 and BRCA2 in the G2/M checkpoint response. *Oncogene*. 2019;38(10):1585-1596. doi 10.1038/s41388-018-0535-2

Suspitsin E., Sokolenko A., Bizin I., Tumakova A., Guseva M., Sokolova N., Vakhlyarskaya S., Kondratenko I., Imyanitov E. ATM mutation spectrum in Russian children with ataxia-telangiectasia. *Eur J Med Genet*. 2020;63(1):103630. doi 10.1016/j.ejmg.2019.02.003

Tung N.M., Robson M.E., Ventz S., Santa-Maria C.A., Nanda R., Marcom P.K., Shah P.D., … Wulf G.M., Krop I.E., Wolff A.C., Winer E.P., Garber J.E. TBCRC 048: Phase II study of olaparib for metastatic breast cancer and mutations in homologous recombination-related genes. *J Clin Oncol*. 2020;38(36):4274-4282. doi 10.1200/JCO.20.02151

Turnbull C., Sud A., Houlston R.S. Cancer genetics, precision prevention and a call to action. *Nat Genet*. 2018;50(9):1212-1218. doi 10.1038/s41588-018-0202-0

Yang X., Leslie G., Doroszuk A., Schneider S., Allen J., Decker B., Dunning A.M., … Winqvist R., Easton D.F., Foulkes W.D., Antoniou A.C., Tischkowitz M. Cancer risks associated with germline *PALB2* pathogenic variants: an international study of 524 families. *J Clin Oncol*. 2020;38(7):674-685. doi 10.1200/JCO.19.01907

Zardavas D., Phillips W.A., Loi S. *PIK3CA* mutations in breast cancer: reconciling findings from preclinical and clinical data. *Breast Cancer Res*. 2014;16(1):201. doi 10.1186/bcr3605

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 01.04.2026. После доработки 26.06.2026. Принята к публикации 01.07.2026. Опубликована Online first 19.08.2026.

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2026 • 12 • 3 • 113-125

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2026-12-15

Оригинальное исследование

Накопление крахмала и реологические свойства крахмального клейстера у сортов и гибридных клонов картофеля в условиях Тамбовской области

Ю.В. Щекочихина [1], Т.В. Кирпичева [1], И.А. Кибкало [2], Е.В. Рогозина [2] ✉

Аннотация. Важным направлением селекции картофеля в России становится выведение технических сортов для крахмальной промышленности. Особенно актуально создание ранних и среднеранних сортов с повышенным и высоким содержанием крахмала. Цель исследования – сравнительная оценка сортов и селекционных клонов картофеля по содержанию и качеству крахмала при выращивании в Тамбовской области. В течение 2023–2025 гг. 11 отечественных, 10 зарубежных сортов и 5 перспективных гибридных клонов картофеля разных групп спелости оценены по продуктивности, товарности и крахмалистости; впервые оценены термодинамические свойства нативных крахмалов этих сортов и гибридов: температура начала клейстеризации и показатели вязкости клейстера. Результаты: лучшие по продуктивности сорта Атлетик, Cardyma и Tilbury, клоны 2588-122 и 144-3-2013 (в среднем по итогам трех лет изучения более 1000 г/раст.). Высокое содержание крахмала отмечено у сортов Джулия, Зарево, Тобол, Баватоп и клона 2588-122 (в среднем 19 % и более). Метеоусловия вегетационного периода (фактор «год») значимо влияли на продуктивность, товарность и содержание крахмала в клубнях изученных образцов картофеля: $F = 10.26$ ($p < 0.001$), $F = 15.03$ ($p < 0.001$) и $F = 6.97$ ($p < 0.05$) соответственно. Сорта и гибридные клоны картофеля достоверно различаются по термодинамическим свойствам нативных крахмалов; начало клейстеризации отмечено при температуре 67.7–74.6 °C, клейстер характеризуется высокой или очень высокой вязкостью в горячем и холодном состоянии. Высокая вязкость крахмального клейстера у сорта Джулия и клона 2588-122 означает пригодность использования этих крахмалов в качестве загустителей в кулинарии. Низкая вязкость крахмального клейстера у сортов Тобол, Баватоп и Tilbury означает перспективность применения этих крахмалов для производства высококалорийной пищевой продукции, в том числе детского питания. Раннеспелый сорт Tilbury представляет особый интерес для дальнейшего изучения, поскольку продуктивность и крахмалистость этого сорта при благоприятных условиях выращивания соответствуют требованиям, предъявляемым к техническим сортам картофеля.

Ключевые слова: нативный крахмал; вязкость; виско-амилограф; температура; продуктивность; генотип; окружающая среда
Для цитирования: Щекочихина Ю.В., Кирпичева Т.В., Кибкало И.А., Рогозина Е.В. Накопление крахмала и реологические свойства крахмального клейстера у сортов и гибридных клонов картофеля в условиях Тамбовской области. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2026;12(3):113-125. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-15
Финансирование. Исследование выполнено в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) FGEM-2025-0005 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда клубнеплодных культур (картофель, топинамбур) и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции».
Благодарности. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Original article

The starch amount and rheological properties of starch paste in potato varieties and hybrid clones growing in Tambov region

Y.V. Shchekochihina [1], T.V. Kirpicheva [1], I.A. Kibkalo [2], E.V. Rogozina [2] ✉

Abstract. The development of industrial potato varieties for the starch industry is becoming an important trend of potato breeding in Russia. The development of early and mid-early varieties with high starch content presents a high priority. The objective of this study

[1] Филиал Екатерининская опытная станция – Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Тамбовская область, Никифоровский район, с. Екатерининo, Россия
Yekatereninskaya Experimental Station Branch – Federal Research Center N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Tambov Region, Nikiforovsky District, Yekaterinino village, Russia
[2] Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия
Federal Research Center N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St-Petersburg, Russia
✉ erogozina@vir.nw.ru

© Щекочихина Ю.В., Кирпичева Т.В., Кибкало И.А., Рогозина Е.В., 2026

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

was a comparative assessment for starch content and quality the potato cultivars and hybrid clones growing in the Tambov Region. In 2023–2025, 11 domestic, 10 foreign, and five promising hybrid potato clones of different maturity groups were evaluated for yield, marketability, and starch content. The thermodynamic properties of native starches, including gelatinization onset temperature and paste viscosity, were assessed for the first time. Cvs. Athletic, Cardyma, and Tilbury, clones 2588-122 and 144-3-2013 had better yield (on average more than 1000 g/plant). High starch content was observed in the cvs. Julia, Zarevo, Tobol, Bavatop, and clone 2588-122 (19 % or more). Meteorological conditions during the growing season (the "year" factor) significantly affected the yield, marketability, and starch content in the tubers of the studied potato accessions: F = 10.26 ($p < 0.001$), F = 15.03 ($p < 0.001$), and F = 6.97 ($p < 0.05$), respectively. Potato cultivars and hybrid clones differ significantly in the thermodynamic properties of their native starches. Gelatinization begins at temperatures of 67.7–74.6 °C, and the paste is characterized by high to very high viscosity in both hot and cold states. The high viscosity of the starch paste in cv. Julia and clone 2588-122 indicates the suitability of these starches for using as thickening agents in cooking. The low viscosity of the starch paste in cvs. Tobol, Bavatop, and Tilbury suggests potential for using these starches in the production of high-calorie food products, including baby food. The early-maturing cv. Tilbury is interesting particularly for further study, as its yield and starch content, under favorable growing conditions, meet the requirements for industrial potato varieties

Key words: native starch; gelatinization; visco-amylograph; temperature; yield; genotype; environmental condition

For citation: Shchekochihina Y.V., Kirpicheva T.V., Kibkalo I.A., Rogozina E.V. The starch amount and rheological properties of starch paste in potato varieties and hybrid clones growing in Tambov region. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed*. 2026;12(3):113-125. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-15

Funding. The study was carried out within the framework of the state assignment of the Federal Research Center of the All-Russian Institute of Plant Genetic Resources named after N.I. Vavilov (VIR) FGEM-2025-0005 "Improving approaches and methods for *ex situ* conservation of the identified gene pool of tuber crops (potatoes, Jerusalem artichoke) and their wild relatives, developing technologies for their effective use in breeding".

Acknowledgements. The authors thank the reviewers for their contributions to the peer review of this work.

Введение

Крахмал – запасной углевод растений и важный источник калорий в рационе питания человека и животных, широко применяется также для промышленных целей. Одно из основных растений-продуцентов крахмала – картофель *Solanum tuberosum* L. Картофельный крахмал самый вязкий по сравнению с крахмалом зерновых: кукурузным, пшеничным и другими – и имеет самую низкую температуру желатинизации. В то время как большая часть кукурузного и пшеничного крахмала используется для производства глюкозы, фруктозы и других низкомолекулярных компонентов, картофельный крахмал в основном применяют в качестве функционального полимера и ингредиента в пищевой промышленности. Картофельный крахмал служит для поддержания текстуры, включая загущение, гелеобразование и хрусткость. В тех случаях, когда важны высокая вязкость, низкий уровень постороннего привкуса и/или прозрачность, картофельный крахмал имеет преимущества, лучше отвечает требованиям потребителей, чем его зерновые аналоги (Tong et al., 2023; Ubaid et al., 2026).

В России отрасль глубокой переработки зерна на крахмал и крахмалопродукты продолжает медленный, но стабильный рост, тогда как объем производства картофельного крахмала не увеличивается, составив 12.4 тыс. т в 2023 г. и 11.5 тыс. т в 2024 г. Перспективы развития отрасли производства картофельного крахмала многообещающи с учетом потребности внутреннего рынка РФ 30–32 тыс. т (Бызов, Радин, 2023). Мировой рынок картофельного крахмала демонстрирует устойчивую тенденцию к значительному расширению, и прогнозы указывают на среднегодовой темп роста в 4.8 % к 2032 г. (Гольдштейн, Бызов, 2025). Потребность в картофельном крахмале в России высока, но в настоящее время для его получения используют отходы картофелеводства, т. е. продукцию, которая не соответствует требованиям торговых сетей. Крахмалистость перерабатываемого в стране картофеля колеблется от 10 до 13 %, в то время как в странах Западной Европы она составляет не менее 18 %. Переход на выращивание сортов картофеля с содержанием крахмала 18–22 % и урожайностью более 220–250 ц/га позволит повысить рентабельность возделывания культуры до 50–60 % и обеспечит рентабельность переработки не менее 30 % (Бызов, Радин, 2023).

Выведение технических сортов картофеля пригодных для производства крахмала в России становится важным направлением селекционной работы. Содержание крахмала в картофеле – сортовой признак, который варьирует в значительной степени в зависимости от агроэкологических и климатических условий выращивания, агротехники, степени зрелости клубней и условий их хранения (Козлова и др., 2010; Митюшкин и др., 2021; Tong et al., 2023; Kovač et al., 2024; Brazkiewicz et al., 2025). Картофель выращивают во всех 12 агро-климатических зонах Российской Федерации; но основные площади возделывания расположены в Центральном Федеральном округе (ЦФО), где производят более 34 % валового сбора (Регионы России, 2024). В состав ЦФО входит Тамбовская область, которая по итогам 2023 г. вошла в ТОП-10 регионов России по производству зерна, подсолнечника, сахарной свеклы; однако по производству картофеля показатели продовольственной безопасности не достигнуты (Минаков и др., 2024). Для стимулирования развития картофелеводства необходим научно обоснованный подбор сортов разного целевого назначения, столовых и технических, что позволит осваивать новые направления деятельности. В этой связи оценка пригодности сортов картофеля для переработки на крахмал при возделывании в условиях Тамбовской области является актуальной задачей. Цель исследований – сравнительная оценка сортов и селекционных клонов картофеля по содержанию и качеству крахмала при выращивании в условиях Тамбовской области. Новизна работы заключается в определении термодинамических свойств крахмала у отечественных и зарубежных сортов, включенных в Государственный реестр селекционных

достижений Российской Федерации, и у гибридных клонов картофеля, отобранных в коллекции ВИР по комплексу селекционно-ценных показателей.

Материал и методы

В 2023–2025 гг. на опытных участках Екатерининской опытной станции – филиала ВИР (ЕОС ВИР), расположенной в Тамбовской области, в 25 км от г. Мичуринска, изучены 11 отечественных, 10 зарубежных сортов и 5 гибридных клонов картофеля (табл. 1). Материал для исследования отобран по результатам предварительной оценки образцов картофеля коллекции ВИР. Отечественные сорта, по сведениям Госреестра РФ, рекомендованы к выращиванию на территории европейской части России, Сибири и Дальнего Востока; зарубежные – в регионах европейской части России. По данным учреждений-оригинаторов, сорта и гибридные клоны картофеля относятся к разным группам спелости: от ранней до поздней (см. табл. 1).

По содержанию крахмала три сорта относятся к низкокрахмалистым, три – к высококрахмалистым, десять – среднекрахмалистые, сорта Моряк и Томичка характеризуются низким или средним содержанием крахмала, сорт Баватоп – средним или высоким (см. табл. 1). Каждый сорт в исследовании был представлен десятью растениями, размещение на полевом участке ЕОС ВИР систематическое, агротехника традиционная для возделывания картофеля в условиях Тамбовской области, изучение проводили согласно методике ВИР (Киру и др., 2010). При уборке оценивали продуктивность (г/раст.), товарность (%) и средний вес товарного клубня (г). Содержание крахмала определяли через два месяца после сбора урожая гидростатическим методом, по удельному весу путем взвешивания клубней в воздухе и воде, применяя номограммы Эдгара и Назаренко для расчета процента сухого вещества и крахмала. Для анализа каждого сорта или гибрида отбирали по 10 клубней среднего размера, без признаков поражения болезнями, вредителями и механических повреждений. Содержание крахмала оценивали как очень низкое (< 10 %), низкое (10.1–14.0 %), среднее (14.1–18.0 %), высокое (18.1–24.0 %).

Для определения термодинамических свойств крахмала готовили лабораторный образец (нативный крахмал) по методике ВИР (Шинкарев, 1988). Для анализа на микро-вискоамилографе Брабендера использовали 5 г нативного крахмала. По рекомендации производителя прибора рассчитывали соотношение крахмала и воды в водно-крахмальной суспензии, которое с учетом влажности крахмала составило 4.9 г на 110 мл.

Оценивали температуру начала клейстеризации крахмала и показатели вязкости клейстера при разных температурах и на разных этапах клейстеризации, падение и подъем вязкости. Температурный профиль испытания следующий: 1. Нагрев суспензии от 30 °С до 92 °С в течение 8 мин. 2. Выдержка при температуре 92 °С 5 мин. 3. Охлаждение до температуры 50 °С 6 мин. 4. Выдержка при температуре 50 °С 1 мин.

По степени вязкости крахмальный клейстер в единицах Брабендера (ед. Бр.) условно классифицируют: очень низкая вязкость (1 балл) менее 150 ед. Бр., низкая (3 балла) 151–300 ед. Бр., средняя (5 баллов) 301–600 ед. Бр., высокая (7 баллов) 601–900 ед. Бр., очень высокая (9 баллов) – более 901 ед. Бр. (Шинкарев, 1988). В качестве контроля использованы два коммерческих образца крахмала, изготовители ООО «Релиш» (Челябинск) и ООО «Стандарт» (Краснодар), оба произведены по ГОСТ Р 53876-2010.

Экспериментальные данные обрабатывали с помощью пакета программ Statistica StatSoft 13 (http://statsoft.ru/products), используя описательную статистику, кластерный, корреляционный и дисперсионный анализ.

Результаты

В годы проведения испытаний картофеля на ЕОС ВИР в период вегетации отмечены повышенные температуры воздуха и неравномерность в обеспечении влагой (рис. 1 и 2). Наиболее жаркими были летние месяцы 2024 г., когда температура воздуха превышала средние многолетние на 2.7–4.2 °С. В 2023 и 2024 гг. периоды избыточного поступления осадков сменялись дефицитом влаги в конце вегетации (август 2023 г.) или в период клубнеобразования (июль 2024 г.). В 2025 г. при повышенных температурах воздуха количество осадков превысило средние многолетние в июне более чем в 2.5 раза, в июле – более чем в 3.5 раза.

Хозяйственно ценные признаки картофеля

Сорта и гибриды картофеля при выращивании в условиях повышенных температур воздуха и нестабильного водного режима различались по продуктивности, товарности и содержанию крахмала в клубнях. Продуктивность варьировала от 82 г/раст. у сорта Зарево в 2025 г. до 1950 г/раст. у клона 914-5-2018 в 2023 г. и 1960 г/раст. у сорта Cardyma в 2025 г. (табл. 2). Товарность клубней варьировала от 0 % у сортов Зарево и Тобол в 2025 г. до 98.7 % у сорта Natalia в 2023 г. Содержание крахмала варьировало от 9.2 % у сорта Cardyma в 2025 г. до 27.5 % у сорта Джулия в 2023 г. (табл. 3).

Метеоусловия вегетационного периода (фактор «год») значимо влияли на продуктивность и товарность изученных образцов картофеля: $F = 10/26$ ($p < 0/001$) и $F = 15/03$ ($p < 0.001$) соответственно. Повышенные температуры воздуха и дефицит влаги в период клубнеобразования в 2024 г. стали причиной формирования мелких клубней и низкого урожая картофеля: средняя продуктивность изученной выборки составила 595.7 ± 40.3 г/раст., товарность 57.3 ± 3.0 %. В 2023 г. при наилучшем сочетании режимов тепло- и влагообеспечения средняя продуктивность образцов картофеля составила 1000.0 ± 74.0 г/раст., товарность 83.9 ± 2.4 %. В 2025 г. обилие осадков отрицательно влияло на процесс клубнеобразования: средняя продуктивность образцов картофеля составила 688.4 ± 77.5 г/раст., товарность 71.4 ± 4.5 %. Лучшие по продуктивности сорта Атлетик, Cardyma и Tilbury, клоны 2588-122 и 144-3-2013, средняя продуктивность которых по итогам трех лет изучения превышала 1000 г/раст., но только сорт Атлетик проявлял стабильно высокую продуктивность каждый год (см. табл. 2). У сорта Тустеп и клона 914-5-2018 продуктивность 900–980 г/раст., но изменчивость этого показателя велика в зависимости от года испытаний (коэффициент вариации 68–86 %).

Таблица 1. Сорта и селекционные клоны картофеля, изученные в условиях Тамбовской области
Table 1. Potato varieties and breeding clones studied in Tambov region

Сорт, клон	Год включения в Госреестр	Страна	Учреждение-оригинатор	Регион	Группа спелости	Содержание крахмала, %
Агат	2017	Россия	Южно-Уральский НИИ садоводства и картофелеводства	З-С, У	Среднеранний	16.8
Атлетик	2023		ООО «ДГТ»	С, Ц, В-В, Ц-Ч, С-К, С-В, Н, У, З-С	Среднеспелый	14.4–14.8
Багира	2024		Уральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр УрО РАН	У	Среднеранний	12.9
Джулия	2023		ООО «МАГ»	С-В	Ранний	16.7
Догода	2023		ФИЦ Казанский научный центр Российской академии наук	С-В	Среднеранний	17.8
Жемчужина Камчатки	2024		ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова	ДВ	Раннеспелый	13.9–14.1
Кузбасский	2024		Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН	З-С	Среднеранний	18.1–21.1
Моряк	2021		Приморский НИИСХ	ДВ	Среднеспелый	12.1–17.2
Терский	2020		ФИЦ картофеля им. А.Г. Лорха, Кабардино-Балкарский НЦ РАН	С-К	Среднеспелый	14.1
Томичка	2023		Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН	–	Раннеспелый	12-16
Тюменский	2025		ГАУ Северного Зауралья	–	Среднеспелый	17.3–17.8
Баватоп	2023	Германия	Bavaria-Saat GbR	С-В	Позднеспелый	16.9–24.5
Валерий	Нет	Казахстан	Казахский НИИ картофелеводства и овощного хозяйства	–	Среднеспелый	–
Зарево	1983	Украина	Украинский НИИ картофельного хозяйства	Ц	Среднепоздний	18.8–24.0
Cardyma	Нет	Нидерланды	HZPC	–	Среднепоздний	17.2
Мастак	Нет	Беларусь	НПЦ НАН картофелеводства	Ц, У	Среднеранний	16.5
Natalia	2023	Германия	Saka Pflanzenzucht GBR	Ц, В-В	Раннеспелый	13.5
Тетерів	Нет	Украина	Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева	–	Среднепоздний	15.0–18.0
Tilbury		Франция	*Germicopa*		Раннеспелый	–
Тобол		Казахстан	Казахстанский НИИКО		Среднеспелый	17.6
Тустеп		Казахстан–Россия	Костанайский НИИСХ, Татарский НИИСХ, ФИЦ картофеля им. А.Г. Лорха		Среднепоздний	18.7
144-3-2013		Россия	ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова		Среднеранний	–
2372-60			ФИЦ картофеля им. А.Г. Лорха		Среднеранний	
2585-67			ФИЦ картофеля им. А.Г. Лорха		Среднеспелый	
2588-122			Кабардино-Балкарский НЦ РАН		–	
914-5-2018			ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова		Среднеранний	

Примечание. Регион: С – Северный, С-З – Северо-Западный, Ц – Центральный, В-В – Волго-Вятский, Ц-Ч – Центрально-Черноземный, С-К – Северо-Кавказский, С-В – Средневолжский, Н – Нижневолжский, У – Уральский, З-С – Западно-Сибирский, В-С – Восточно-Сибирский, ДВ – Дальневосточный. Здесь и в табл. 3: «–» – нет данных.

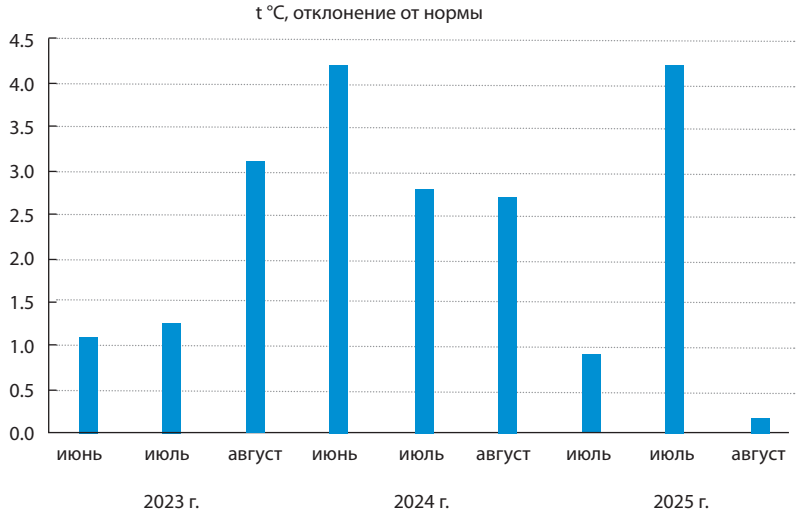


Рис. 1. Температура воздуха на ЕОС ВИР в 2023–2025 гг.
Fig. 1. Air temperature at the Ekaterininskaya experimental station EES VIR in 2023–2025.

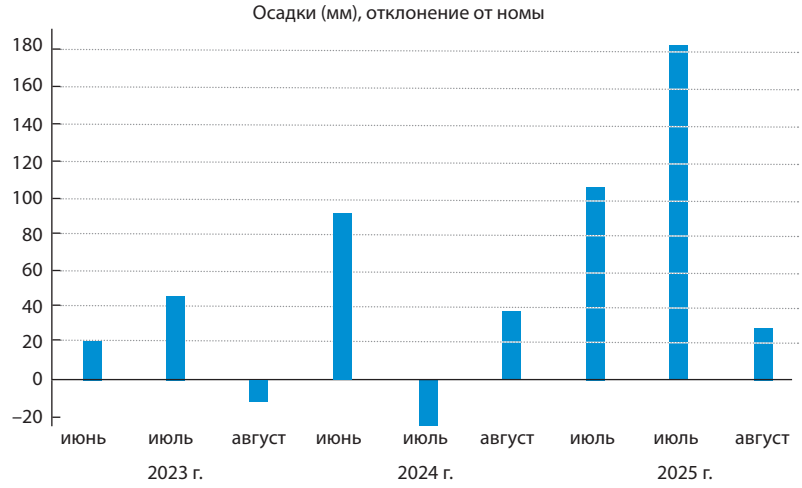


Рис. 2. Количество осадков на ЕОС ВИР в 2023–2025 гг.
Fig. 2. Precipitation at the EES VIR in 2023–2025.

Связь средней силы установлена между продуктивностью и товарностью клубней: $r = 0.40$ ($p < 0.05$).

Содержание крахмала в клубнях варьировало в зависимости от сорта и условий вегетационного периода. Факторы «генотип» и «год» значимо влияли на содержание крахмала: $F = 3.55$ ($p < 0.001$) и $F = 6.97$ ($p < 0.05$) соответственно. В среднем для изученной выборки образцов картофеля самое высокое содержание крахмала 17.4 ± 0.7 % получено в наиболее благоприятном по погодным условиям 2023 г. Среднее содержание крахмала в клубнях картофеля в 2024 г., при высоких температурах и дефиците влаги, составило 16.6 ± 0.4 %, тогда как в 2023 г., при обильных осадках, содержание крахмала было наименьшим – 14.4 ± 0.4 %. Высокое содержание крахмала отмечено у сортов Джулия, Зарево и Тобол (в среднем за два года более 20 %), однако из-за низкого урожая в 2025 г. содержание крахмала в клубнях сортов не определяли. Стабильно высокое содержание крахмала, в среднем за три года 19.3–19.4 %, отмечено у сорта Баватоп и клона 2588-122, содержание крахмала от среднего до высокого отмечено у селекционных клонов 2585-67, 144-3-2013 и 914-5-2018 (см. табл. 3). Стабильно низкое содержание крахмала (10.1–14.0 %) у сортов Natalia, Агат, Жемчужина Камчатки, Тюменский и Томичка, среднее (14.1–18.0 %) у сортов Багира, Атлетик и Валерий, у остальных образцов этот показатель варьировал в значительной степени в годы испытаний (см. табл. 3). У изученных сортов и гибридов картофеля в условиях Тамбовской области изменчивость по содержанию крахмала в зависимости от года менее выражена (коэффициент вариации 19.3 %), чем изменчивость продуктивности (коэффициент вариации 49.3 %).

Реологические свойства крахмального клейстера

Сравнительная оценка реологических свойств крахмального клейстера, приготовленного из образцов нативного крахмала сортов и гибридов картофеля, выявила существенные различия между образцами по показателям вяз-

Таблица 2. Продуктивность сортов и гибридов картофеля в Тамбовской области, 2023–2025 гг.
Table 2. Yield of potato varieties and breeding clones in Tambov region, 2023–2025

Сорт, гибрид	Продуктивность, г/растение			Среднее за три года
	2023 г.	2024 г.	2025 г.	
Cardyma	973.3	510.5	1960.0	1147.9
Tilbury	1475.0	500.0	1302.0	1092.3
Клон 2588-122	1560.0	873.6	780.0	1071.2
Клон 144-3-2013	1410.0	833.3	805.0	1016.1
Атлетик	1106.5	1042.0	884.7	1011.1
Клон 914-5-2018	1950.0	594.3	400.0	981.4
Тустеп	1616.7	570.0	524.5	903.7
Жемчужина Камчатки	1100.0	869.6	640.0	869.9
Natalia	1250.0	855.3	475.0	860.1
Кузбасский	930.0	676.0	950.0	852.0
Терский	966.7	850.0	488.0	768.2
Валерий	545.0	420.0	1338.5	767.8
Моряк	930.0	730.0	555.0	738.3
Багира	850.0	770.0	529.2	716.4
Догода	906.7	493.6	640.0	680.1
Тюменский	1100.0	412.4	521.0	677.8
Мастак	700.0	486.4	833.3	673.2
Тобол	1240.0	580.0	125.0	648.3
Тетерів	709.3	450.0	715.0	624.8
Клон 2585-67	890.0	512.0	466.7	622.9
Джулия	833.3	666.7	266.7	588.9
Томичка	846.0	441.5	468.0	585.2
Агат	500.0	408.5	834.0	580.8
Баватоп	585.7	176.5	866.0	542.7
клон 2372-60	650.0	365.2	450.0	488.4
Зарево	376.7	400.0	82.0	286.2

кости и стабильности крахмального клейстера, а также отличия от крахмального клейстера коммерческих образцов (табл. S1)[1]. Образование клейстера из коммерческих образцов крахмала начиналось при более высоких температурах (84.5 °C и выше), чем из нативных крахмалов, самые низкие температуры начала клейстеризации (67.7–70.1 °C) у крахмалов сорта Кузбасский и гибрида 144-3-2013 (см. табл. S1). Из коммерческих образцов получен клейстер средней вязкости в холодном состоянии и низкой вязкости в горячем состоянии, тогда как клейстер из нативного крахмала характеризуется высокой или очень высокой вязкостью в горячем и холодном состоянии.

Сорта и гибридные клоны картофеля достоверно различаются по всем показателям вязкости крахмального клейстера: максимальная вязкость в горячем состоянии отмечена у крахмала сортов Джулия (1157.5 ± 34.5 ед. Бр.), Cardyma (1215.0 ± 52.0 ед. Бр.), Багира (1230.5 ± 5.5 ед. Бр.); самая низкая вязкость у сорта Зарево (636.5 ± 15.5 ед. Бр.). После охлаждения самая высокая максимальная вязкость у клейстера из крахмала сорта Джулия (1847.5 ± 17.5 ед. Бр.), высокие значения – у клейстеров из крахмалов сорта Догода (1720.5 ± 34.5 ед. Бр.), гибридных клонов 2372-60 (1744.0 ± 57.0 ед. Бр.) и 914-5-2018 (1777.5 ± 87.5 ед. Бр.) (см. табл. S1).

У 11 образцов крахмала сортов Тустеп, Тетерів, Natalia, Tilbury, Догода, Тюменский, Валерий, Атлетик, Томичка, Баватоп и гибридного клона 2372-60 клейстер высокостабилен: показатели вязкости начала времени выдержки и минимальной вязкости в горячем состоянии одинаковы, показатель «Падение» равен 0 (см. табл. S1). Нестабилен клейстер из крахмала сортов Багира, Кузбасский, Cardyma и гибридных клонов 2588-122, 144-3-2013, этот показатель составляет 136–226 ед. Бр. У коммерческих образцов крахмала показатель «падение» равен 22–28 ед. Бр. Показатель

[1] Табл. S1 Приложения см. по адресу:
https://pismavavilov.ru/wp-content/uploads/2026/09/appx1.pdf

Таблица 3. Содержание крахмала в клубнях сортов и гибридов картофеля в Тамбовской области, 2023–2025 гг.
Table 3. The amount of starch in potato varieties and hybrid clones in Tambov region, 2023–2025

Сорт, гибрид	Содержание крахмала, %			Среднее за три года
	2023 г.	2024 г.	2025 г.	
Джулия	27.5	16.8	–	22.2
Тобол	21.9	18.8	–	20.4
Зарево	19.6	20.8	–	20.2
Клон 2588-122	20.7	19.9	17.7	19.4
Баватоп	21.1	18.6	18.3	19.3
Tilbury	20.8	19.4	15.9	18.7
Клон 914-5-2018	19.9	19.6	16.3	18.6
Кузбасский	19.7	17.3	15.6	17.5
Клон 144-3-2013	18.8	17.7	16.1	17.5
Клон 2585-67	18.0	17.7	16.2	17.3
Терский	21.1	17.4	12.3	16.9
Мастак	16.2	20.0	14.2	16.8
Клон 2372-60	16.8	18.4	14.4	16.5
Валерий	16.1	15.3	17.2	16.2
Догода	17.6	13.7	16.0	15.8
Тетерів	17.8	15.7	12.8	15.4
Атлетик	15.2	16.0	13.8	15.0
Багира	15.9	14.3	14.3	14.8
Тустеп	12.9	16.0	14.8	14.6
Моряк	15.1	15.8	12.8	14.6
Cardyma	16.6	15.4	9.2	13.7
Тюменский	13.3	14.4	13.5	13.7
Жемчужина Камчатки	14.4	13.6	11.9	13.3
Natalia	11.6	14.0	13.4	13.0
Томичка	12.2	12.4	13.2	12.6
Агат	11.3	14.0	11.9	12.4

«подъем», который отражает формоустойчивость клейстера, максимальный у клонов 2372-60 и 914-5-2018, у коммерческих образцов он многократно ниже (см. табл. S1). Дисперсионный анализ указывает на достоверность отличий между образцами нативного крахмала картофеля по всем показателям. Влияние фактора «сорт» на температуру начала клейстеризации и показатели вязкости клейстера составляет 0.90–0.98, R2 = 0.84–0.98 ($p < 0.0000$).

В зависимости от источника (сорта/гибрида картофеля) процесс клейстеризации крахмала протекает по-разному, как можно видеть на амилограммах, представляющих графики изменения вязкости клейстера при нагреве и охлаждении (см. рис. 3 и 4). Амилограмма образца коммерческого крахмала отражает невысокие значения максимальной вязкости при нагреве и охлаждении, невысокие значения подъема и падения вязкости (см. рис. 3).

Динамика образования клейстера (желатинизации) крахмала сортов Терский, Моряк, Кузбасский и гибридного клона 144-3-2013 (см. рис. 4, *а*) при нагреве схожа с динамикой желатинизации коммерческого образца, но заметно отличается большей выраженностью значений вязкости клейстера как в горячем, так и охлажденном состояниях, а также большей степенью ретроградации (загустевание при охлаждении), что отражает более высокое значение показателя «подъем», 337–539 ед. Бр.

Иная динамика желатинизации обнаружена у крахмалов из клубней сортов Тетерів, Natalia, Догода, Тюменский, Баватоп, Атлетик, Валерий, Жемчужина Камчатки и гибридного клона 2372-60, у которых в процессе выдержки при высоких температурах вязкость клейстера не падала, а увеличивалась (см. рис. 4, *б*). Вязкость клейстера возрастала на 80–157 ед. Бр. в зависимости от образца, а при последующем охлаждении достигала пиковых значений 1417–1744 ед. Бр.

Максимальная вязкость клейстера из крахмала клубней сортов Томичка отмечена при температурном максимуме, а экспозиция в горячем состоянии не приводила к измене-

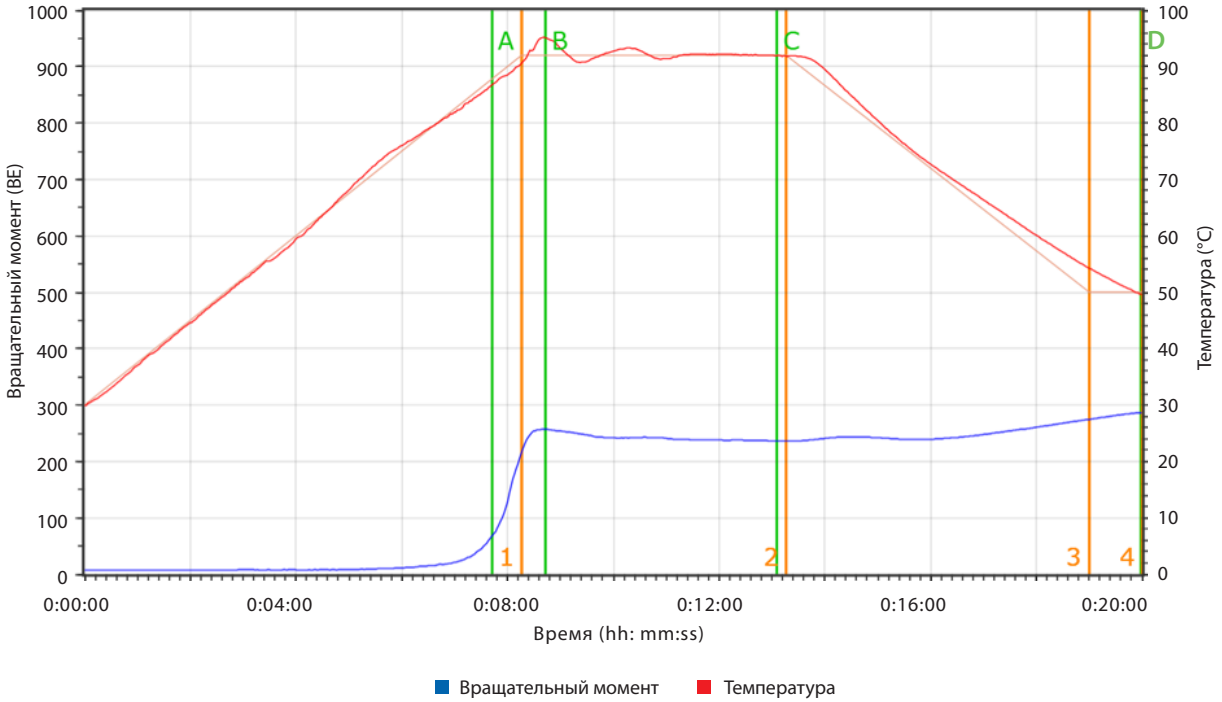


Рис. 3. Амилограмма коммерческого крахмала. Здесь и на рис. 4 линии A, B, C, D показывают начало фазы: клейстеризации, максимальной/минимальной вязкости в горячем состоянии, максимальной вязкости в холодном состоянии соответственно. Линии 1, 2, 3, 4 обозначают время начала/конца выдержки при максимальной температуре, начало выдержки при охлаждении и конец испытания соответственно.

Fig. 3. Brabender amylogram for commercial starch. Here and in Figure 4 the lines A, B, C, D denote the initial pasting, peak/minimum viscosity in the hot state, cold paste peak viscosity accordingly. Lines 1–4 denote time for the start and the end of test at hot temperature, the start at cold temperature and the ending.

нию вязкости (см. рис. 4, *в*). У крахмалов из клубней сортов Джулия, Тобол, Тустеп, Tilbury, Зарево, Агат и Мастак, клона 2588-122 максимальная вязкость клейстера в горячем состоянии отмечена ранее, чем температура нагрева достигла порогового значения 92 °C (см. рис. 4, *г*). После падения вязкости клейстера в начале периода выдержки при максимальной температуре у сортов Тобол, Тустеп и Tilbury вязкость клейстера постепенно повышается, а у сортов Джулия, Зарево, Мастак и клона 2588-122 продолжает снижаться. На основе показателей вязкости крахмального клейстера при разных температурах и на разных этапах клейстеризации 26 образцов картофеля сгруппированы в три кластера (рис. 5).

В первом кластере 14 образцов: сорта Тустеп, Tilbury, Жемчужина Камчатки, Natalia, Атлетик, Мастак, Догода, Джулия, Cardyma, Багира и гибридные клоны 2585-67, 2588-122, 2372-60 и 914-5-2018, крахмальный клейстер которых отличается высокими показателями вязкости (минимальной в горячем состоянии, максимальной в холодном состоянии, на начальном этапе и по окончании времени охлаждения). Во втором кластере 10 образцов: сорта Тобол, Тетерів, Тюменский, Моряк, Агат, Валерий, Баватоп, Томичка, Кузбасский и гибридный клон 144-3-2013, у которых крахмальный клейстер имеет меньшую вязкость. В отдельном кластере два сорта – Зарево и Терский, крахмальный клейстер которых нестабилен и характеризуется самыми низкими значениями вязкости на всех этапах.

Обсуждение

Картофель – культура умеренного климата, но обладает большой пластичностью и способен давать высокие урожаи в разных географических зонах и почвенно-климатических условиях. В условиях Тамбовской области стабильно высокую продуктивность даже при неблагоприятном режиме тепло- и влагообеспечения показал сорт Атлетик, который рекомендован для выращивания в Центрально-Черноземном регионе, а также еще в восьми агро-климатических регионах России. Два гибридных клона: 2588-122 (Кабардино-Балкарский научный центр РАН) и 144-3-2013 (ВИР) продемонстрировали хорошую продуктивность (более 800 г/куста), что указывает на их ценность для селекции. Крахмалистость у сорта Атлетик средняя (15.0 ± 0.6 %), у клона 2588-122 высокая (19.4 ± 0.9 %), у клона 144-3-2013 от средней до высокой (17.5 ± 0.8 %).

На пищевую ценность картофеля влияют различные факторы в период вегетации – почвенно-климатические условия, агротехнология, биотические и абиотические стрессоры, во время сбора урожая и при хранении (Campos, Ortiz, 2020; Starck et al., 2020). Содержание крахмала в клубнях картофеля – сложный признак, детерминируемый множеством генетических факторов, которые могут значительно различаться у разных генотипов и проявление которых зависит от окружающей среды (Schreiber et al., 2014; Schönhals et al., 2016; Хлесткин и др., 2017). В отечественном селекционном материале изменчивость по содержанию крахмала в течение одного вегетационного периода может

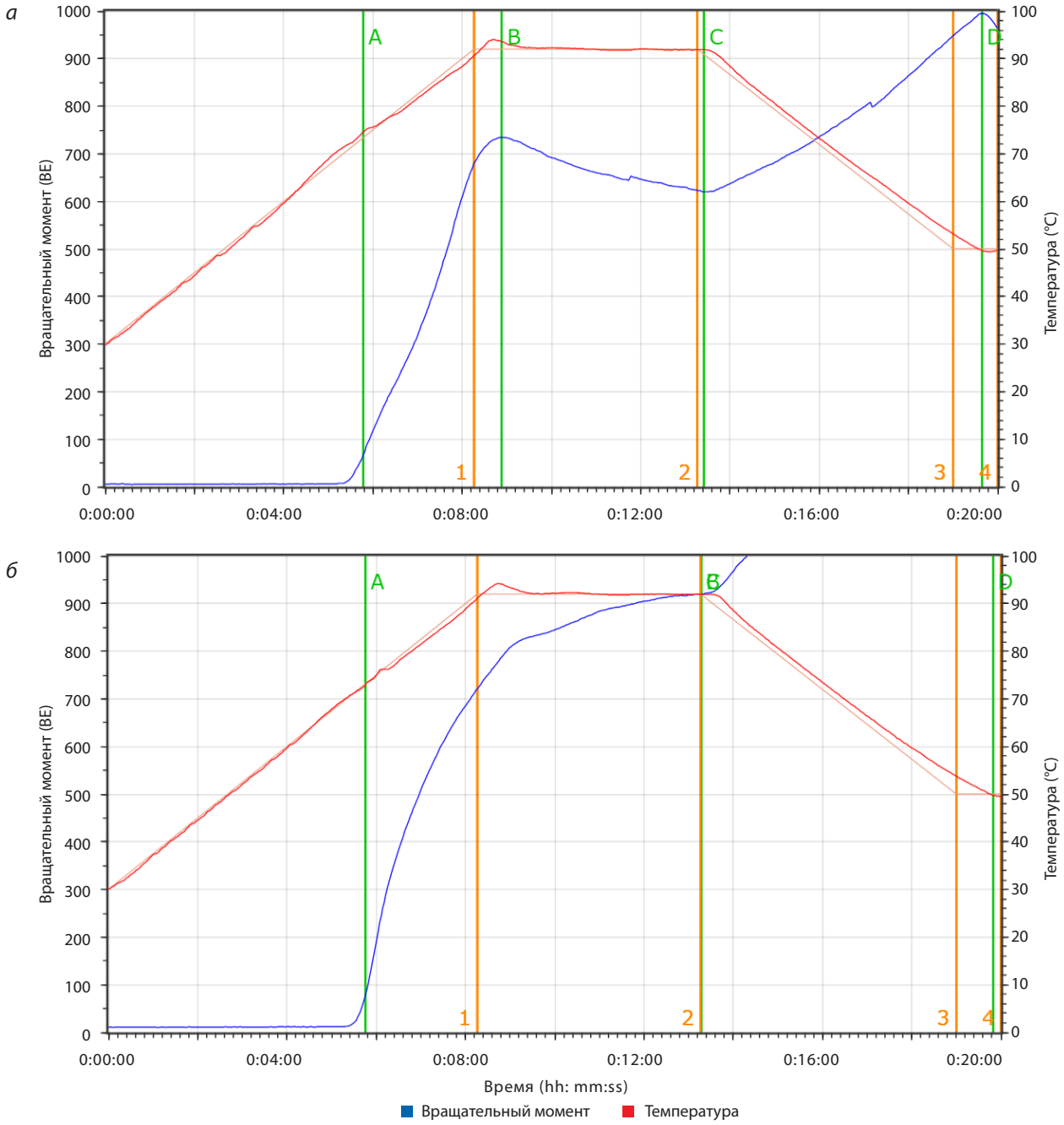


Рис. 4. Амилограммы нативного крахмала сортов: Терский (*а*), Догода (*б*);
Fig. 4. Brabender amylograms for native starch of cvs: Terskij (*а*), Dogoda (*б*);

составлять 8.0–29.6 %, а в условиях неблагоприятных для образования крахмала (избыточная влажность, низкие температуры) нижняя граница изменчивости признака доходит до 6.9 % (Симаков, Яшина, 2011). Крахмалистость большинства сортов, возделываемых в разных регионах России, средняя (Симаков и др., 2020; Чеботарев и др., 2020; Газданова, Маргоев, 2023). В Госреестр РФ внесены сорта картофеля среднеспелой группы Ноктюрн, Кумач, Пламя, Утро, сочетающие высокую урожайность (до 35 т/га) и высокую потенциальную крахмалистость клубней (до 22 %), но большинство сортов картофеля с высоким содержанием крахмала в клубнях характеризуется позднеспелостью, и потому одно из важных направлений селекционной работы – создание ранних и среднеранних сортов с повышенным и высоким содержанием крахмала (Симаков и др., 2023).

Положительная связь между поздним созреванием и высоким содержанием крахмала подтвердилась и в нашем опыте. Стабильное и высокое содержание крахмала (18.3–21.9 %) получено у сортов Тобол (среднеспелый), Зарево (среднепоздний) и Баватоп (позднеспелый). Высокое содержание крахмала в клубнях сорта Баватоп отмечено и при выращивании в НПБ Пушкинские и Павловские лабора-

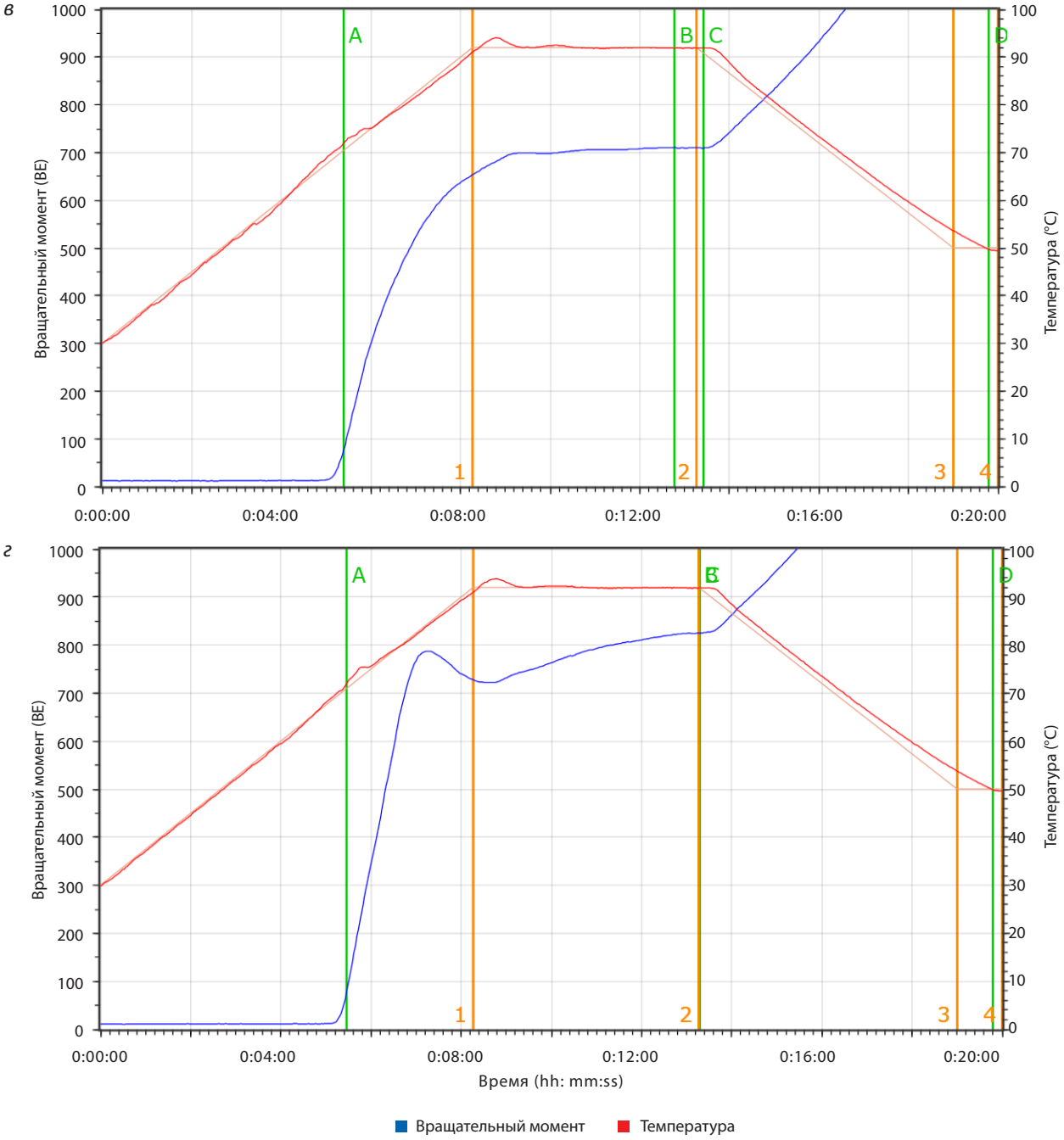


Рис. 4. Окончание. Амилограммы нативного крахмала сортов: Томичка (*в*), Tilbury (*г*).
Fig. 4. End. Brabender amylograms for native starch of cvs: Tomichka (*в*), Tilbury (*г*).

тории ВИР (Рогозина и др., 2025). Крахмалистость раннеспелого сорта Джулия зависела от метеоусловий выращивания: составила 27.5 % в относительно благоприятном 2023 г., и значительно снизилась – до 16.8 % при повышенных температурах и дефиците влаги в 2024 г. Крахмалистость раннеспелого сорта Tilbury и среднераннего клона 914-5-2018 была высокой (более 19 %) в 2023–2024 гг., но снизилась до 16 % в 2025 г. при избыточном количестве осадков.

Генотип картофеля предопределяет термодинамические и функциональные свойства крахмала – набухание, способность к образованию клейстера и его вязкость. Свойства крахмала генетически детерминированы, зависят от размера и морфологии крахмальных гранул, соотношения амилозы и амилопектина, степени разветвления и уровня фосфорилирования молекул гликанов (Хлесткин и др., 2017; Сергеева и др., 2022). Ключевые особенности крахмала: желатинизация, набухание, ретроградация и реологические свойства определяют его пригодность для применения в пищевой и непищевой индустрии (Ubaid et al., 2026). Знание термодинамических свойств картофельного крахмала разных сортов позволяет установить оптимальные направления их практического использования в пищевом произ-

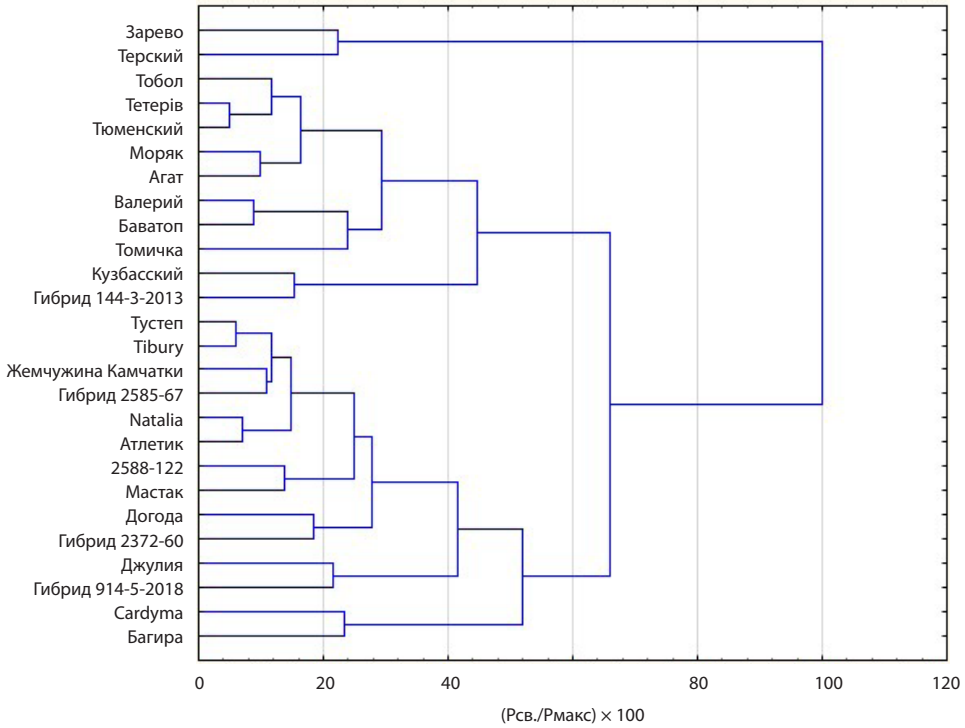


Рис. 5. Группировка сортов и гибридов картофеля на основе реологических свойств крахмального клейстера.
Fig. 5. Clusters of potato varieties and hybrids according the rheological properties of their starch paste.

водстве: крахмалы с высокой вязкостью необходимы для кулинарии, с низкой вязкостью – для приготовления высококалорийных продуктов питания.

В нашем опыте у крахмалов сортов и гибридов картофеля начало клейстеризации отмечено при температуре 67.7–74.6 °С, то есть меньшей, чем температура начала клейстеризации 79 °С картофельного крахмала неустановленного сорта, полученного на крахмальном заводе Брянской области (Коптелова и др., 2020). Показатели температуры в нашем опыте совпадают с показателями температуры начала клейстеризации крахмала у сортов картофеля в Хорватии и Польше (Kovač et al., 2024; Brążkiewicz et al., 2025), но выше, чем у нативного крахмала других зарубежных сортов картофеля – 50.9–71.2 °С (Ubaid et al., 2026).

Максимальная вязкость при нагреве картофельного крахмала у 11 из 26 изученных образцов: сортов Джулия, Natalia, Cardyma, Догода, Багира, Кузбасский, Мастак и Атлетик и клонов 2588-122, 144-3-2013 и 914-5-2018 – очень высокая (более 930 ед. Бр.) и достоверно превышает вязкость картофельного крахмала (650 ед. Бр.) на заводе в Брянской области (Коптелова и др., 2020). Однако по этому параметру наши образцы уступают сортам картофеля, выращенным в Хорватии, у которых максимальная вязкость клейстера в горячем состоянии, отмеченная до достижения пороговой температуры 92 °С, составила 1410–1673 ед. Бр. (Kovač et al., 2024). В нашем опыте среди образцов, у которых максимальная вязкость в горячем состоянии наступает до пороговой температуры 92 °С, наивысший показатель вязкости у сорта Джулия (ср. 1158 ед. Бр.). Следует подчеркнуть, что сорта картофеля в Хорватии позднеспелые, их период вегетации длился пять месяцев, и оценка свойств картофельного крахмала проведена после трех месяцев хранения клубней. При охлаждении клейстер из крахмала сортов Тустеп, Джулия, Natalia, Cardyma, Tilbury, Догода, Жемчужина Камчатки, Мастак, Атлетик, Томичка и клонов 2588-122, 2372-60 и 914-5-2018 загустел до 1526-1847 ед. Бр., что намного превышает показатели картофельного крахмала (950 ед. Бр.) на заводе в Брянской области (Коптелова и др., 2020) и сортов картофеля, выращенных в Хорватии (796–1046 ед. Бр.) (Kovač et al., 2024).

М. Убаид с коллегами указывают, что низкая начальная температура желатинизации означает более аморфную или менее стабильную кристаллическую структуру внутри крахмальных гранул, а высокий пик желатинизации отражает бóльшую стабильность кристаллических пластин внутри гранул (Ubaid et al., 2026). По сравнению с кукурузным, рисовым, пшеничным и гороховым крахмалом картофельный имеет более крупные гранулы, размер которых варьирует от 10 до 110 мкм (Козлова и др., 2010; Reyniers et al., 2020). Размер крахмальных зерен в среднем у российских сортов картофеля составляет от 12.5 до 57 мкм, у сорта Зарево выявлено высокое содержание (61 %) крупных (размер более 57 мкм) крахмальных зерен (Митюшкин и др., 2021). В нашем опыте установлены сходство реологических свойств крахмального клейстера сортов Зарево и Терский и их заметное отличие от других сортов и гибридных клонов. Дальнейшее изучение образцов крахмала, включая исследование их морфологических особенностей, необходимо для проведения целенаправленной селекционной работы по созданию сортов картофеля с заданными технологическими свойствами.

Заключение

В Тамбовской области гибридные клоны картофеля 2588-122 и 144-3-2013 при выращивании в условиях нестабильного тепло- и влагообеспечения демонстрировали хорошую продуктивность и повышенное содержание крахмала в клубнях. Высокая вязкость крахмального клейстера у сорта Джулия и клона 2588-122 означает пригодность использования этих крахмалов в качестве загустителей в кулинарии. Клейстер из крахмала сортов Тобол, Баватоп и Tilbury характеризуется низкой вязкостью, что означает перспективность применения этих крахмалов для производства высококалорийной пищевой продукции, в том числе детского питания. Свойства крахмала раннеспелого сорта Tilbury представляют особый интерес для дальнейшего изучения, поскольку продуктивность и содержание крахмала в клубнях этого сорта при благоприятных условиях выращивания соответствуют требованиям, предъявляемым к техническим сортам картофеля.

Список литературы / References

Бызов В.А., Радин О.И. Состояние и перспективы развития производства по глубокой переработке зерна и картофеля. *Крахмал и его производные*. 2023;2:13-19
[Byzov V.A., Radin O.I. The condition and prospects for the development of the production of deep processing of grain and potatoes. *Starch Its Derivatives*. 2023;2:13-19 (in Russian)]

Газданова И.О., Моргоев Т.А. Хозяйственная ценность сортов картофеля разных групп спелости при выращивании в условиях РСО-Алания. *Аграрный научный журнал*. 2023;(9):4-14. doi 10.28983/asj.y2023i9pp4-14
[Gazdanova I.O., Morgoev T.A. Economic value of potato varieties of different ripeness groups when grown in the conditions of North Ossetia-Alania. *Agrarian Scientific J*. 2023;(9):4-14. doi 10.28983/asj.y2023i9pp4-14 (in Russian)]

Гольдштейн В.Г., Бызов В.А. Эволюция производства картофельного крахмала в России. *Картофель и овощи*. 2025;2:35-41. doi 10.25630/PAV.2025.44.47.003
[Goldstein V.G., Byzov V.A. Evolution of potato starch production in Russia. *Potato Vegetables*. 2025;2:35-41. doi 10.25630/PAV.2025.44.47.003 (in Russian)]

Киру С.Д., Костина Л.И., Трускинов Э.В., Зотеева Н.М., Рогозина Е.В., Королева Л.В., Фомина В.Е., Палеха С.В., Косарева О.С., Кирилов Д.А. Методические указания по поддержанию и изучению мировой коллекции картофеля. Санкт-Петербург: ВИР, 2010
[Kiru S.D., Kostina L.I., Truskinov E.V., Zoteeva N.M., Rogozina E.V., Koroleva L.V., Fomina V.E., Palekha S.V., Kosareva O.S., Kirilov D.A. Guidelines for the maintenance and study of the world potato collection. Sankt-Peterburg: VIR, 2010 (in Russian)]

Козлова Л., Литвяк В., Мельситова И. Накопление и морфология крахмала картофеля белорусской селекции. *Наука и инновации*. 2010;9(91):43-48
[Kozlova L., Litvyak V., Mel'sitova I. Accumulation and morphology of starch in Belarusian potato varieties. *Sci Innovation*. 2010;9(91):43-48 (in Russian)]

Коптелова Е.К., Кузина Л.Б., Никитина М.Ф. Влияние вида исходного сырья на физико-химические и реологические свойства набухающего крахмала. *Вестник ЮУрГУ. Серия: Пищевые и биотехнологии*. 2020;8(3):21-29. doi 10.14529/food200303
[Koptelova E.K., Kuzina L.B., Nikitina M.F. The raw material source type influence on the physical-chemical and rheological properties of swelling starch. *Bulletin South Ural State University. Series: Food and Biotechnology*. 2020;8(3):21-29. doi 10.14529/food200303 (in Russian)]

Минаков И.А., Сытова А.Ю., Куликов А.Н. Развитие сельского хозяйства Тамбовской области в условиях государственной поддержки. *Наука и Образование. Экономические науки*. 2024;7(2):44-53
[Minakov I., Sytova A., Kulikov A. Development of agriculture in the Tambov region in conditions of state support. *Sci Education. Economic Sci*. 2024;7(2):44-53 (in Russian)]

Митюшкин А.В., Журавлев А.А., Митюшкин Ал-р В., Гайзатулин А.С., Салюков С.С., Овечкин С.В., Семенов В.А., Симаков Е.А. Оценка высококрахмалистых сортов картофеля по интенсивности накопления крахмала и размеру крахмальных зерен. *Картофель и овощи*. 2021;8:29-33. doi 10.25630/PAV.2021.51.84.005
[Mityushkin A.V., Zhuravlev A.A., Mityushkin Al-r V., Gaizatullin A.S., Salyukov S.S., Ovechkin S.V., Semenov V.A., Simakov E.A. Evaluation of highly starchy potato varieties by the intensity of starch accumulation and the size of starch grains. *Potato Vegetables*. 2021;8:29-33. doi 10.25630/PAV.2021.51.84.005 (in Russian)]

Регионы России. Социально-экономические показатели. Стат. сб. М., 2024. http://ssl.rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Region_Pokaz_2024.pdf
[Regions of Russia. Socioeconomic indicators. Stat. collection. Moscow, 2024. http://ssl.rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Region_Pokaz_2024.pdf (in Russian)]

Рогозина Е.В., Чалая Н.А., Косарева О.С., Хлесткина Е.К. Использование клоновой коллекции картофеля ВИР в решении приоритетных задач отечественной селекции и исследовании генетического разнообразия клубнеобразующих видов *Solanum* L. *Биотехнология и селекция растений*. 2025;8(4):95-105. doi 10.30901/2658-6266-2025-4-o5
[Rogozina E.V., Chalaya N.A., Kosareva O.S., Khlestkina E.K. The use of the VIR potato clone collection in solving priority problems of domestic breeding and research into the genetic diversity of tuber-forming species of *Solanum* L. *Plant Biotechnol Breed*. 2025;8(4):95-105. doi 10.30901/2658-6266-2025-4-o5 (in Russian)]

Сергеева Е.М., Ларичев К.Т., Салина Е.А., Кочетов А.В. Метаболизм крахмала у картофеля *Solanum tuberosum* L. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(3):250-263. doi 10.18699/VJGB-22-32
[Sergeeva E.M., Larichev K.T., Salina E.A., Kochetov A.V. Starch metabolism in potato *Solanum tuberosum* L. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2022;26(3):250-263. doi 10.18699/VJGB-22-32 (in Russian)]

Симаков Е.А., Яшина И.М. Генетические основы селекции картофеля на улучшение питательной ценности. *Защита картофеля*. 2011;1:2-5
[Simakov E.A., Yashina I.M. Genetic bases of potato breeding for improvement of nutritional value. *Potato Protection*. 2011;1:2-5 (in Russian)]

Симаков Е.А., Митюшкин А.В., Журавлев А.А., Митюшкин Ал-р В., Гайзатулин А.С. Сравнительная оценка исходного материала картофеля в селекции на повышение питательной ценности клубней. *Картофелеводство*. 2020;27(2):30-36
[Simakov E.A., Mityushkin A.V., Zhuravlev A.A., Mityushkin Al-r V., Gayzatulin A.S. Comparative evaluation of potatoes basic material in breeding to increase tubers nutrient quality. *Potato Growing*. 2020;27(2):30-36 (in Russian)]

Симаков Е.А., Митюшкин А.В., Журавлев А.А., Митюшкин Ал-р В., Гайзатулин А.С., Салюков С.С., Овечкин С.В., Семенов В.А. Селекция конкурентоспособных сортов картофеля для различного назначения. *Картофель и овощи*. 2023;1:35-40. doi 0.25630/PAV.2023.49.99.005
[Simakov E.A., Mityushkin A.V., Zhuravlev A.A., Mityushkin Al-r V., Gaizatulin A.S., Salyukov S.S., Ovechkin S.V., Semenov V.A. Selection of competitive potato varieties for various purposes. *Potato and Vegetables*. 2023;1:35-40. doi 10.25630/PAV.2023.49.99.005 (in Russian)]

Хлесткин В.К., Пельтек С.Е., Колчанов Н.А. Гены-мишени для получения сортов картофеля (*Solanum tuberosum* L.) с заданными свойствами крахмала. *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(1):25-36. doi 10.15389/agrobiology.2017.1.25rus
[Khlestkin V.K., Peltek S.E., Kolchanov N.A. Target genes for development of potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars with desired starch properties. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2017;52(1):25-36. doi 10.15389/agrobiology.2017.1.25eng]

Чеботарев Н.Т., Броварова О.В., Конкин П.И. Возделывание сортов картофеля, адаптированных к почвенно-климатическим условиям Евро-Северо-Востока. *Аграрная наука*. 2020;341(9):106-109. doi 10.32634/0869-8155-2020-341-9-106-109

[Chebotarev N.T., Brovarova O.V., Konkin P.I. Cultivation of potato varieties adapted to the soil and climate conditions of the Euro-North-East. *Agrarian Sci*. 2020;341(9):106-109. doi 10.32634/0869-8155-2020-341-9-106-109 (in Russian)]

Шинкарев В. Методические указания. Изучение технологических свойств картофеля. Л.: ВИР, 1988
[Shinkarev V. Methodological guidelines. Study of the technological properties of potatoes. Leningrad: VIR, 1988 (in Russian)]

Brążkiewicz K., Pobereżny J., Wszelaczyńska E., Bogucka B. Potato starch quality in relation to the treatments and long-term storage of tubers. *Sci Rep*. 2025;15(1):4144. doi 10.1038/s41598-025-85657-0

Campos H., Ortiz O. (Eds). The Potato Crop. Its Agricultural, Nutritional and Social Contribution to Humankind. Springer, 2020

Kovač M., Ravnjak B., Šubarić D., Vinković T., Babić J., Ačkar D., Lončarić A., Šarić A., Bulatović V.O., Jozinović A. Isolation and characterization of starch from different potato cultivars grown in croatia. *Appl. Sci*. 2024;14:909. doi 10.3390/app14020909

Reyniers S., Ooms N., Gomand S.V., Delcour J.A. What makes starch from potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers unique: A review. *Compr Rev Food Sci Food Saf*. 2020;19(5):2588-2612. doi 10.1111/1541-4337.12596

Schönhals E.M., Ortega F., Barandalla L., Aragones A., Ruiz de Galarreta J.I., Liao J.C., Sanetomo R., Walkemeier B., Tacke E., Ritter E., Gebhardt C. Identification and reproducibility of diagnostic DNA markers for tuber starch and yield optimization in a novel association mapping population of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Theor Appl Genet*. 2016;129(4):767-785. doi 10.1007/s00122-016-2665-7

Schreiber L., Nader-Nieto A.C., Schönhals E.M., Walkemeier B., Gebhardt C. SNPs in genes functional in starch-sugar interconversion associate with natural variation of tuber starch and sugar content of potato (*Solanum tuberosum* L.). *G3* (*Bethesda*). 2014;4(10):1797-1811. doi 10.1534/g3.114.012377

Stark J., Thornton M., Nolte P. (Eds). Potato Production Systems. Springer Nature Switzerland AG, 2020. doi 10.1007/978-3-030-39157-7

Tong C., Ma Z., Chen H., Gao H. Toward an understanding of potato starch structure, function, biosynthesis, and applications. *Food Front*. 2023;4:980-1000. doi 10.1002/fft2.223

Ubaid M., Ahmedb M., Sheikhc M.A., Jand T., Sheikhe I., Ahmedd N., Kumarf K., Kumarg A., Vashishte A. Potato starch as a next-generation biopolymer: Functionality, modification, sustainability, and industrial perspectives. *Food Physics*. 2026;3:100082 doi 10.1016/j.foodp.2026.100082

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 07.04.2026. После доработки 23.07.2026. Принята к публикации 28.07.2026.

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2026 • 12 • 3 • 126-135

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2026-12-16

Оригинальное исследование

Оценка наследования признака раннеспелости в гибридном потомстве картофеля

Ю.А. Гуреева [1] ✉, Е.А. Симаков [2], А.С. Батов [1], К.А. Рогалева [1]

Аннотация. Селекция раннеспелых и высокоурожайных сортов картофеля актуальна для регионов с коротким вегетационным периодом и резко континентальным климатом. Цель исследования – изучить наследование признака раннеспелости в гибридном потомстве картофеля. В качестве исходного материала для гибридизации использовали сорта различных групп спелости: ранние – Любава, Матушка, Старт, Горянка, Купец, Тимо Ханккиян; среднеранние – Гала, Самба, Кемеровчанин, Мариинский; среднеспелые – Тулеевский. Гибридизацию проводили для получения гибридных семян, из которых в дальнейшем выращивали сеянцы для получения одноклубневок. Ранняя урожайность оценивалась на 70-е сутки после посадки. Для расчета степени фенотипического доминирования (Hp) использовали формулу G.M. Beil и R.E. Atkins (1965). В качестве отцовских форм выделены сорта Гала и Тимо Ханккиян, характеризующиеся высокой фертильностью пыльцы. В качестве материнских форм выделены сорта Гала и Купец, отличающиеся высоким баллом естественного ягодообразования. Анализ фенотипического доминирования показал, что в большинстве гибридных комбинаций признак ранней урожайности наследовался по промежуточному типу (Hp = 0.4–0.8: Матушка × Старт, Старт × Тимо Ханккиян, Тулеевский × Любава, Мариинский × Самба, Купец × Гала, Гала × Купец), что указывает на аддитивное действие генов и создает благоприятные условия для селекционного отбора. В ходе анализа проявления признака раннеспелости выделилась комбинация Самба × Любава, в которой при положительном гетерозисе Hp (1.5) зафиксированы максимальная ранняя урожайность гибридного потомства (630 г/куст) и высокая степень вариации признака (20.7 %). Такое сочетание гетерозисного эффекта с повышенной изменчивостью потомства значительно расширяет возможности отбора перспективных раннеспелых форм и делает данную комбинацию одной из наиболее ценных в селекционной работе.

Ключевые слова: картофель (*Solanum tuberosum* L.); ранние сорта; раннеспелость; селекция; исходный материал; наследование признака

Для цитирования: Гуреева Ю.А., Симаков Е.А., Батов А.С., Рогалева К.А. Оценка наследования признака раннеспелости в гибридном потомстве картофеля. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2026;12(3):126-135. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-16

Финансирование. Работа выполнена при поддержке бюджетного проекта ИЦиГ СО РАН № FWNR-2026-0033.

Original article

Evaluation of the inheritance of the early maturity trait in hybrid potato progeny

Yu.A. Gureeva [1] ✉, E.A. Simakov [2], A.S. Batov [1], K.A. Rogaleva [1]

Abstract. The breeding of early-maturing and high-yielding potato varieties is of particular relevance to regions with a short growing season and a sharply continental climate. The aim of this study is to investigate the inheritance of the early-maturing trait in hybrid potato progeny. Potato varieties from different maturity groups were used as starting material for hybridisation: early-maturing – Lyubava, Matushka, Start, Goryanka, Kupets, Timo Hankkian; mid-early – Gala, Samba, Kemerovchanin, Mariinsky; mid-season – Tuleevsky. Hybridisation was carried out to obtain hybrid seeds, from which seedlings were subsequently grown to produce single-tuber plants. Early yield was assessed 70 days after planting. To calculate the degree of phenotypic dominance (Hp), the formula by G.M. Beil and R.E. Atkins (1965). The varieties Gala and Timo Hankkian, characterised by high pollen fertility, were selected as paternal forms. The varieties Gala and Kupets, distinguished by a high score for natural berry set, were selected as maternal forms. Phenotypic dominance analysis revealed that in most hybrid combinations, the early yield trait was inherited in an intermediate manner (Hp = 0.4–0.8: Matushka × Start, Start × Timo Hankkijan, Tuleevsky × Lyubava, Mariinsky × Samba, Kupets × Gala, Gala × Kupets), indicating an

[1] Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding - Branch of the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Novosibirsk Region, Russia
[2] Федеральный исследовательский центр картофеля им. А.Г. Лорха, Московская область, г.о. Люберцы, п. Красково, Россия
Federal Potato Research Center named after A.G. Lorkha, Russia, Moscow Region, Lyubertsy, Kraskovo, Russia

✉ gureeva@bionet.nsc.ru

© Гуреева Ю.А., Симаков Е.А., Батов А.С., Рогалева К.А., 2026

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

additive effect of genes and creating favorable conditions for selection. These combinations are highly valuable in breeding for the development of early-ripening potato varieties. Analysis of the early-ripening trait revealed the Samba × Lyubava combination, which, despite a relatively moderate Hp value (1.5), demonstrated the highest early yield of hybrid progeny (630 g/plant) and a high degree of trait variation (20.7 %). This combination of heterosis and increased progeny variability significantly expands the selection potential for promising early-ripening varieties and makes this combination one of the most valuable in breeding.
Key words: potato (*Solanum tuberosum* L.); early varieties; early maturity; selection; source material; inheritance of traits
For citation: Gureeva Yu.A., Simakov E.A., BatovA.S., Rogaleva K.A. Evaluation of the inheritance of the early maturity trait in hybrid potato progeny. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2026;12(3):126-135. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-16
Funding. This work was supported by the Institute of Cytology and Genetics SB RAS, project FWNR-2026-0033.

Введение

Одним из основных направлений селекции картофеля (*Solanum tuberosum* L.) в условиях Западной Сибири является создание скороспелых сортов, способных формировать стабильный и высокий урожай в условиях короткого вегетационного периода (Дергачева, 2018; Сафонова и др., 2020; Красников и др., 2023а). Резко континентальный климат региона существенно ограничивает возможности возделывания культуры. Позднеспелые сорта, как правило, не успевают полностью реализовать свой продуктивный потенциал, поскольку уборка урожая часто осложняется обильными осадками, а уже в первой декаде октября возможны заморозки и выпадение снега (Жигадло, 2022; Шабанов, Киселев, 2023).

Работа по созданию скороспелых сортов ведется в ведущих научных центрах страны. В Западной Сибири основные селекционные работы по созданию ранних сортов картофеля сосредоточены в Омском аграрном научном центре РАН (Омск), СибНИИСХиТ – филиале Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН (СФНЦА РАН, Томск), а также в Кемеревском НИИСХ – филиале СФНЦА РАН (Кемерово) и СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН (Краснообск, Новосибирская область), где разрабатывают сорта, способные максимально реализовать продуктивный потенциал в условиях резко континентального климата. В Центральном регионе ключевая роль принадлежит Федеральному исследовательскому центру картофеля имени А. Г. Лорха (ВНИИКХ, Коренево, МО), где создаются сорта с периодом вегетации 60-75 дней. На Северо-Западе и в Заполярье уникальные исследования по адаптации раннеспелых сортов к условиям Крайнего Севера и длинного светового дня проводит Полярная опытная станция ВИР (Апатиты, Мурманская область). Благодаря многолетней работе создан широкий сортимент районированных сортов, сочетающих раннеспелость с высокой продуктивностью и устойчивостью к патогенам: для Сибири и Урала – Алёна, Любава, Саровский, Антонина, Барон, Юбиляр, Триумф, Юна; для Центральной России – Метеор (один из лучших стандартов по скороспелости), Удача, Гулливер и Чароит; для северных широт – Хибинский ранний, Мурманский, Повировец и Имандра. Многие из них (Приобский, Антонина, Саровский) уже на 60-е сутки после всходов формируют товарный урожай 15–20 т/га (Черемисин, Дергачева, 2016).

При селекции на заданные цели в первую очередь необходимо уделять особое внимание подбору родительских форм и последующему отбору генотипов с желаемыми признаками (Митюшкин и др., 2024). Уровень урожайности гибридного потомства во многом определяется комбинационной способностью родительских форм (Bradshaw, 2022). Для их эффективного подбора необходим предварительный анализ гибридных комбинаций на основе оценки хозяйственно ценных признаков гибридного потомства, в том числе урожайности (Sapakhova et al., 2024). Такой подход позволяет включать в селекционную работу наиболее ценные родительские формы.

Большинство скороспелых сортов картофеля получено в результате скрещивания двух раннеспелых родительских форм или с обязательным участием хотя бы одного раннеспелого родителя. Однако селекция скороспелых сортов во многом ограничивается репродуктивными характеристиками родительских форм. Многие ранние сорта картофеля характеризуются низкой фертильностью пыльцы, слабым цветением или склонностью к опадению бутонов (Дорожкин, 2004). В связи с этим, первой задачей перед проведением гибридизации является оценка родительских форм по комплексу генеративных признаков для подбора оптимальных материнских и отцовских компонентов.

При внутривидовой гибридизации скрещивание двух ранних сортов обеспечивает получение от 40 до 80 % раннеспелых гибридов (Костина и др., 2017). Высокая результативность таких скрещиваний обусловлена накоплением рецессивных полигенов и благоприятных аллелей главного локуса на 5-й хромосоме, а отсутствие результата – сложным расщеплением в тетраплоидном геноме и влиянием второстепенных генов. Скороспелость как селекционный признак обусловлена сроком начала клубнеобразования и интенсивностью накопления массы клубней и в наибольшей степени проявляется у ранних и среднеранних сортов. Для получения раннеспелых сортов наиболее эффективно использовать в качестве родительских форм ранние сорта, при этом важно выбирать такие генотипы, которые передают гибридному потомству не только скороспелость, но и другие хозяйственно ценные признаки (Костина и др., 2020). Однако при скрещивании двух раннеспелых форм, особенно близких по генетическому происхождению, получение высокоурожайных сортов затруднено, полученные генотипы нередко характеризуются ускоренным вырождением. В связи с этим, по данным Б.Н. Дорожкина (2004), из всех типов скрещиваний наиболее перспективными для создания скороспелых сортов картофеля являются сочетания двух среднеранних родительских форм.

Признак скороспелости у картофеля контролируется совокупностью множества генов и относится к полигенным.

Локусы количественных признаков (QTL), отвечающие за срок созревания, распределены по всем 12 хромосомам. Однако многочисленные исследования показывают, что главный QTL, контролирующий скороспелость, локализован на хромосоме 5 (Li X. et al., 2018).

Ключевыми генами, определяющими сроки созревания и начало клубнеобразования, являются:

1. StCDF1 (CYCLING DOF FACTOR 1): Наиболее изученный ген на 5-й хромосоме, регулирующий реакцию растения на длину светового дня. Мутации в этом гене (в частности, аллели *StCDF1.2* и *StCDF1.3*) позволяют картофелю адаптироваться к условиям длинного дня, характерным для высоких широт, обеспечивая раннее клубнеобразование и ускоренное старение листьев (Li Q et al., 2025; Shaikh et al., 2025).
2. StSP6A (SELF-PRUNING 6A): Основной промотор клубнеобразования («тубериген»), уровень экспрессии которого напрямую влияет на сокращение периода созревания и повышение урожайности (Wang et al., 2022).
3. PARG (Гликогидролаза поли(АДФ-рибозы)): Данный ген связан с контролем фотопериода и адаптацией сортов к условиям северных регионов (Karetnikov et al., 2023).
4. Гены регуляции: в процессе ускоренного созревания также задействованы гены *StTOC1* (температурно-чувствительный репрессор), *StBEL5*, а также гены гормональных путей, такие как *StE2Fa* и *StQKY*, повышенная экспрессия которых наблюдается у скороспелых форм (Qin et al., 2026).

Характер наследования признака скороспелости осложняется тетраплоидной природой генома картофеля, что обуславливает высокую гетерозиготность и сложные частоты генетической рекомбинации. Скороспелость контролируется малыми рецессивными полигенами. Установлено, что реакция на длину дня наследуется полигенно, причем гены короткого дня часто проявляют доминирование над генами нейтрального или длинного дня. Кроме того, локусы скороспелости на 5-й хромосоме часто тесно связаны с локусами устойчивости к фитофторозу, что создает дополнительные трудности для селекции, так как наиболее устойчивые формы часто оказываются позднеспелыми (Visker et al., 2003; Li Q. et al., 2025).

Несмотря на накопленный опыт по созданию скороспелых сортов картофеля и обоснования различных схем гибридизации, вопросы наследования признака раннеспелости в гибридном потомстве остаются актуальными. Различные данные о результативности использования раннеспелых и среднеранних родительских форм свидетельствуют о сложности генетической природы данного признака и необходимости его оценки в конкретных гибридных комбинациях. Цель исследования – изучить наследование признака раннеспелости в гибридном потомстве картофеля.

Материалы и методы

Полевой опыт проведен в 2021–2024 гг., в условиях лесостепи Новосибирского Приобья в Новосибирском районе, п. Мичуринский. Лабораторные исследования по оценке фертильности пыльцы выполнены в секторе селекции семеноводства и технологии возделывания картофеля СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН.

Для селекции раннеспелых сортов картофеля в качестве исходного материала преимущественно были отобраны родительские формы ранней группы спелости, обладающие необходимыми репродуктивными и биологическими характеристиками для использования в гибридизации. К раннеспелой группе (03) относились сорта Любава, Матушка, Старт, Горянка, Купец и Тимо Ханккиян. Среднераннюю группу спелости (04) представляли сорта Гала, Самба, Кемеровчанин и Мариинский, тогда как среднеспелая группа (05) была представлена сортом Тулеевский. Выбор сортов обусловлен их высокой адаптивностью к условиям Западной Сибири.

Контролируемые скрещивания выполнены в полевом родительском питомнике (пос. Мичуринский, Новосибирский район) в 2021 г. Схема селекционного процесса соответствовала методике исследований по культуре картофеля (НИИКХ, 1967). В настоящем исследовании были получены 12 гибридных комбинаций с использованием 11 родительских форм.

В 2021 г была выполнена контролируемая гибридизация отобранных родительских форм в полевом родительском питомнике (пос. Мичуринский, Новосибирский район). В результате скрещиваний получены гибридные ягоды и семена, которые использовали для дальнейшего размножения и получения гибридного потомства.

В 2022 г. из семян, полученных в 2021 г., в условиях теплицы выращивали сеянцы картофеля. Полученные растения проходили индивидуальный отбор по внешним признакам (глубина глазков, длина столонов, признаки заболеваний по ботве и клубням и т.д.), после чего из них отбирались одноклубневки (по 1 клубню с каждого горшочка).

В 2023–2024 гг. проводили полевое испытание и селекционный отбор гибридного потомства в питомниках первого и второго года. В 2023 г. в полевых условиях проводили испытание одноклубневого материала (гибриды первого года) в общем объеме 968 одноклубневок по всем изучаемым комбинациям скрещивания. На 70-е сутки после посадки выполняли ручную копку растений с индивидуальным поклоновым учетом массы клубней. По результатам оценки из каждого клона отбирали по 1 типичному клубню для сохранения генотипа, а в наиболее перспективных комбинациях норму отбора увеличивали до 3–5 клубней с куста для ускоренного размножения ценного материала. В 2024 г. отобранный материал (гибриды второго года) был высажен клонами (от 1 до 5 клубней) для повторного изучения. На 70-е сутки после посадки проводили ручную копку с весовым учетом ранней урожайности каждого гибридного клона. Низкоурожайные и уродливые генотипы были выбракованы. Из высокоурожайных клонов отобрали по 5–10 клубней для формирования посадочного материала и последующего испытания в питомнике гибридов третьего года в 2025 г.

Закладку опыта, проведение учетов и оценку образцов в полевых условиях осуществляли в соответствии с методикой проведения агротехнологических опытов, учетов, наблюдений и анализов на картофеле (ФГБНУ ВНИИКХ, 2019).

Оценку ранней урожайности родительских форм проводили методом контрольной копки растений на 70-е сутки

Таблица 1. Погодные условия в годы исследований (по данным метеостанции Огурцово), 2021–2024 гг.
Table 1. Weather conditions during the study period (based on data from the Ogurtsovo weather station), 2021–2024

Месяц	Температура воздуха, °С					Количество осадков, мм				
	Сред. многолетняя	2021	2022	2023	2024	Сред. многолетние	2021	2022	2023	2024
Май	11.9	14.2	15.3	11.8	11.3	37	25.1	2.5	5.5	69.5
Июнь	17.6	16.2	19.0	19.0	19.5	55	73.1	58.8	26.1	112.9
Июль	19.5	18.8	18.5	21.6	21.6	68	22.4	47.8	62.3	80.2
Август	16.9	18.1	16.6	17.8	18.4	58	67.3	22.8	112.3	132.7

после посадки, что соответствует фазе формирования товарных клубней у сортов ранней и среднеранней групп спелости. Учет урожайности осуществляли путем выборочной выкопки растений с последующим взвешиванием клубней. Опыт закладывали в трехкратной повторности, в каждой повторности выкапывали по 5 растений (кустов). Раннюю урожайность выражали в граммах клубней с куста (г/куст) и рассчитывали, как среднее значение по выборке растений (НИИКХ, 1967).

Продолжительность цветения сортов в родительском питомнике оценивали по числу дней от начала фазы цветения до ее завершения. По интенсивности цветения сортообразцы подразделяли на три группы: с низкой (менее 5 цветков на растение), средней (5–15 цветков на растение) и высокой (более 15 цветков на растение) интенсивностью цветения; оценку проводили на 10 учетных растениях (кустах) по каждому сортообразцу. Фертильность пыльцы определяли методом окрашивания ацетокармином в соответствии с методическими указаниями по низкозатратной технологии селекционного процесса на этапах гибридизации и выращивания сеянцев (ВНИИКХ, 2009). Для определения фертильности с трех растений каждого сорта собирали по пять цветков. Естественное ягодообразование учитывали в полевых условиях визуально по всей делянке (20 растений) в конце вегетационного периода (август – первая декада сентября) по 9-балльной шкале: 1 – отсутствует, 3 – очень редкое, 5 – редкое, 6, 7 – среднее, 8 – сильное, 9 – обильное.

Статистическая обработка данных выполнена методом дисперсионного анализа по Б.А. Доспехову (1985) с использованием пакета прикладных программ Microsoft Excel. Достоверность различий между средними значениями признаков определяли по наименьшей существенной разности при 5%-м уровне значимости ($НСР_{05}$).

Для расчета степени фенотипического доминирования (Hp) использовали формулу G.M. Beil и R.E. Atkins (1965):

$$hp = (F1 – Mp) / (Pmax – Mp),$$

где F1 – среднее значение признака у потомства; Mp – среднее значение признака у родителей; Pmax – среднее значение признака у лучшего родителя.

Полученные данные интерпретировали в соответствии с типом наследования следующим образом: hp > +1.0 – положительное сверхдоминирование (положительный гетерозис); +0.5 < hp < +1.0 – положительное доминирование; –0.5 < hp < +0.5 – промежуточное наследование; –1.0 < hp < -0.5 – отрицательное доминирование; hp < –1.0 – отрицательное сверхдоминирование (отрицательный гетерозис или депрессия).

Метеорологические условия в годы исследований (2021–2024 гг.) существенно различались по температурному режиму и влагообеспеченности (табл. 1).

Метеорологические условия 2021 г. были контрастными: в мае была средняя температура 14.2 °С при дефиците осадков. В июне наблюдался пониженный температурный режим на фоне избыточного увлажнения. Июль характеризовался сильной засухой (выпало всего 22.4 мм осадков при норме 68 мм), что создавало неблагоприятные условия в период массового цветения и проведения контролируемой гибридизации. В августе температурный фон и количество осадков вновь превысили среднемноголетние значения.

В 2022 г. вегетационный период характеризовался повышенными температурами и дефицитом осадков, особенно в мае и июле, что ограничивало влагообеспеченность растений в период формирования урожая.

В 2023 г. отмечался недостаток влаги в июне при одновременном избыточном увлажнении в августе, что неблагоприятно отразилось на условиях уборки.

В 2024 г. в период вегетации наблюдалась избыточная влагообеспеченность, при которой количество осадков в июне и августе существенно превышало среднемноголетние значения, что отрицательно сказалось на развитии растений и способствовало распространению фитофтороза.

Результаты

Оценка пригодности родительских форм к гибридизации. Успешность гибридизации картофеля сильно зависит от родительских форм и их генеративных характеристик. Низкий процент удачных скрещиваний бывает по следующим причинам: неспособность некоторых генотипов к цветению, опадение бутонов и цветков на ранних стадиях, мужская стерильность пыльцы и различные формы самонесовместимости. Результативность селекционного процесса напрямую зависит от предварительного изучения и целенаправленного подбора родительских форм. Способность сорта формировать ягоды в полевых условиях является ключевым показателем его пригодности в качестве материнского растения. Для отцовского растения критическим

Таблица 2. Пригодность сортов различных групп спелости к гибридизации, среднее за 2022–2024 гг.
Table 2. Suitability of varieties from different ripening groups for hybridisation, average for 2022–2024

Сорт	Группа спелости	Фертильность пыльцы,%	Естественное ягодообразование, балл	Продолжительность цветения, сутки	Интенсивность цветения
Любава	03	82.0 ± 1.2	2.8 ± 0.4	11.3 ± 0.2	Низкая
Матушка	03	77.7 ± 1.9	7.5 ± 0.4	25.2 ± 0.2	Средняя
Старт	03	70.7 ± 0.3	5.6 ± 0.6	21.1 ± 1.0	Высокая
Горянка	03	35.0 ± 2.9	5.1 ± 0.6	16.3 ± 0.8	Средняя
Купец	03	81.0 ± 4.0	8.8 ± 0.3	11.0 ± 0.7	Средняя
Тимо Ханккиян	03	89.7 ± 3.2	7.0 ± 0.6	10.6 ± 0.9	Низкая
Гала	04	91.7 ± 0.7	9.0 ± 0.0	15.0 ± 0.9	Высокая
Самба	04	84.7 ± 1.3	4.6 ± 0.4	11.8 ± 1.1	Средняя
Кемеровчанин	04	66.7 ± 2.4	5.2 ± 0.6	13.1 ± 0.3	Средняя
Мариинский	04	67.7 ± 1.2	7.3 ± 0.4	20.7 ± 0.3	Высокая
Тулеевский	05	63.7 ± 4.1	7.3 ± 0.2	13.6 ± 0.7	Средняя

Примечание. Значения фертильности пыльцы, естественного ягодообразования и продолжительности цветения представлены как среднее ± стандартная ошибка среднего ($\bar{x}$± SE) за 2022-2024 гг. (n = 3 года). Интенсивность цветения – качественный признак, который оставался стабильным по годам.

фактором является фертильность пыльцы. Особое внимание следует уделять таким параметрам, как продолжительность и интенсивность цветения. Раннеспелые сорта картофеля характеризуются слабой интенсивностью и коротким периодом цветения. Преодоление этого биологического ограничения требует применения различных сроков посадки. Синхронизация фаз развития позволяет, например, результативно опылить раннеспелую материнскую форму пыльцой среднеспелого отцовского сорта.

Сорта картофеля различных групп спелости существенно различаются по показателям (табл. 2), определяющим их пригодность к использованию в гибридизации. Фертильность пыльцы у изученных сортов варьировала в пределах от 35.0 до 91.7 %. Наиболее высокие показатели фертильности пыльцы за три года исследования отмечены у сортов Гала (91.7 %), Тимо Ханккиян (89.7 %), Самба (84.7 %), Любава (82.0 %) и Купец (81.0 %), что свидетельствует об их высокой репродуктивной способности и целесообразности использования в качестве отцовских форм в гибридизации.

Естественное ягодообразование у изученных сортов изменялось от 2.8 до 9.0 баллов. Обильное ягодообразование (9 баллов) отмечено у сортов Гала и Купец, что указывает на их высокую способность к формированию ягод в полевых условиях. Средний уровень ягодообразования (5–7 баллов) был у большинства изученных сортов, только у раннеспелого сорта Любава ягодообразование носило единичный характер (3 балла).

Продолжительность цветения изученных сортов варьировала от 10.6 до 25.2 суток. Наиболее продолжительный период цветения отмечен у сорта Матушка (25.2 суток), Старт (21.1 суток) и Мариинский (20.7 суток), что расширяет возможности их использования в гибридизации. Минимальная продолжительность периода цветения (10.6–11.8 суток) отмечена у сортов Тимо Ханккиян, Самба, Любава и Купец.

По интенсивности цветения изученные сорта были распределены на три группы. Высокая интенсивность цветения отмечена у сортов Старт, Гала и Мариинский; средняя – у сортов Матушка, Горянка, Купец, Самба, Кемеровчанин и Тулеевский; низкая – у сортов Любава и Тимо Ханккиян. Совокупность показателей фертильности пыльцы, ягодообразования и параметров цветения свидетельствует о высокой пригодности большинства изученных сортов для использования в гибридизации при создании новых сортов картофеля.

В табл. 2 представлены средние показатели фертильности пыльцы и естественного ягодообразования изученных сортов картофеля за 2022–2024 гг. Однако в годы проведения исследований погодные условия существенно различались, что оказывало влияние на генеративную сферу растений. В связи с этим для более наглядной оценки влияния метеорологических условий дополнительно представлены данные по каждому году отдельно (рис. 1 и 2).

Изучение фертильности пыльцы показало, что ее показатели значительно изменялись по годам исследований (см. рис. 1). Наиболее низкая фертильность у большинства сортов отмечена в 2022 г., что было связано с повышенными температурами воздуха и недостатком влаги в период бутонизации и цветения. В 2023 г. при более благоприятных погодных условиях у большинства сортов наблюдалось повышение жизнеспособности пыльцы. В 2024 г. показатели фертильности оставались высокими. Из всех изученных родительских сортов картофеля низкая фертильность пыльцы отмечена только у сорта Горянка, у которого данный показатель варьировал от 24.5 до 43.8 %. Использование данного сорта в качестве отцовской формы при проведении гибридизации, вероятно, потребует многократного нанесения пыльцы для повышения эффективности опыления. Остальные изученные сорта, несмотря на различия погодных условий по годам исследований, стабильно формировали

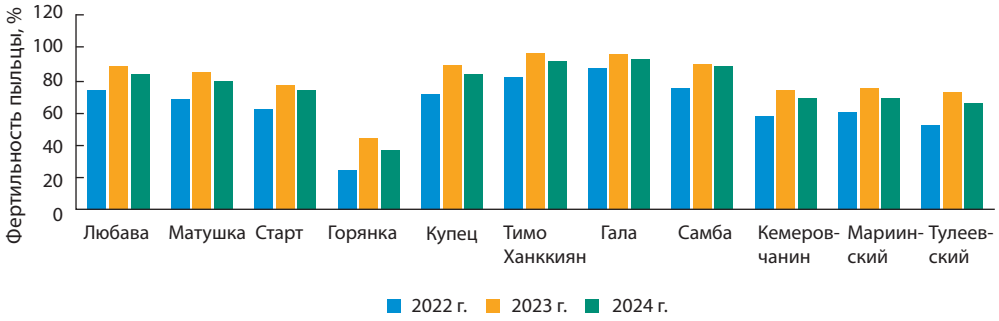


Рис. 1. Фертильность пыльцы изученных сортов картофеля по годам исследований, %.
Fig. 1. Pollen fertility of the studied potato cultivars by years of research, %.

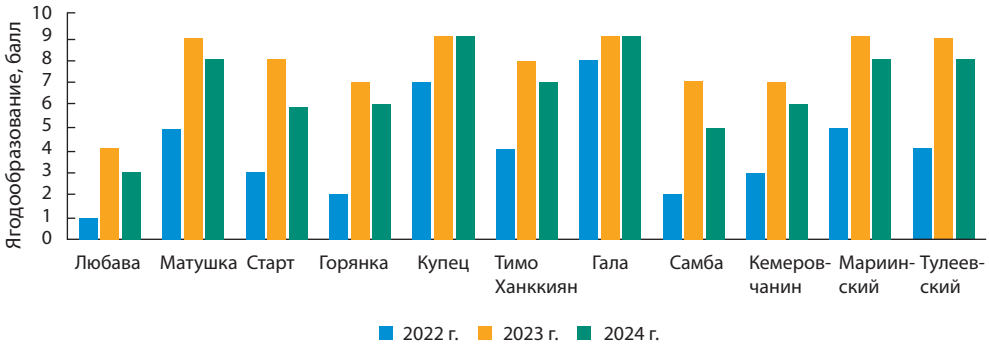


Рис. 2. Естественное ягодообразование изученных сортов картофеля по годам исследований, балл.
Fig. 2. Natural berry formation of the studied potato cultivars by years of research, score.

фертильную пыльцу и могут эффективно использоваться в качестве опылителей.

Анализ естественного ягодообразования также выявил зависимость данного признака от погодных условий вегетационного периода (см. рис. 2). В 2022 г. у большинства сортов отмечалось снижение интенсивности формирования ягод. Повышенные температуры воздуха и недостаток влаги в период цветения отрицательно влияли на процессы опыления и оплодотворения. В условиях жары у растений наблюдалось опадение бутонов, снижение фертильности пыльцы и уменьшение завязываемости ягод в полевых условиях. Наиболее низкий показатель ягодообразования в 2022 г. отмечен у сорта Любава (1 балл). В 2023 г. при более благоприятных погодных условиях показатели ягодообразования у большинства сортов существенно увеличились. В 2024 г. способность сортов к формированию ягод оставалась на достаточно высоком уровне. В целом за все годы исследований изученные родительские сорта сохраняли способность к завязыванию ягод, что свидетельствует о возможности их использования в селекционном процессе.

Для повышения эффективности гибридизации с участием сорта Любава целесообразно проводить большее количество скрещиваний что позволит повысить завязываемость ягод.

Результаты гибридизации. С использованием отобранных родительских форм гибридизацию проводили в 2021 г. В результате контролируемых скрещиваний были получены гибридные ягоды и семена (табл. 3).

Количество опыленных цветков в гибридных комбинациях варьировало от 7 до 23, при этом число завязавшихся ягод составило от 5 до 12 шт., а процент завязываемости изменялся в широких пределах – от 30.4 до 88.9 %.

Высокая завязываемость ягод отмечена в комбинациях Гала × Купец (88.9 %), Старт × Тимо Ханккиян и Любава × Гала (по 85.7 %), что свидетельствует о высокой совместимости родительских форм. Минимальные значения завязываемости наблюдали в комбинациях Самба × Любава (30.4 %), Гала × Любава (35.3 %) и Горянка × Любава (35.7 %).

Общее количество семян в ягодах варьировало от 112 до 1024 шт. Максимальное число семян получено в комбинации Любава × Гала (1024 шт.), при этом среднее количество семян на ягоду составило 170.7 шт., что указывает на высокую репродуктивную эффективность данных родительских форм.

Выявленные различия по среднему числу семян на ягоду в реципрокных скрещиваниях Купец × Гала и Гала × Купец свидетельствуют о выраженном материнском эффекте. При использовании сорта Купец в качестве материнской формы среднее количество семян на ягоду превышало 100 шт. (102.3 шт.), тогда как при обратном направлении скрещивания (Гала × Купец) данный показатель снижался до минимального значения – 14.0 штук. Полученные результаты со-

Таблица 3. Результаты гибридизации картофеля в 2021 г.
Table 3. Results of potato hybridisation in 2021

Гибридная комбинация (♀ × ♂)	Опылено цветков, штук	Число ягод, штук	Завязывание, %	Количество семян, штук	Среднее количество семян на ягоду, штук
Матушка × Старт	14	9	64.3	531	59.0 ± 11.0
Кемеровчанин × Старт	13	6	46.2	409	68.2 ± 16.5
Старт × Тимо Ханккиян	14	12	85.7	300	25.0 ± 4.1
Любава ×х Гала	7	6	85.7	1024	170.7 ± 12.9
Гала × Любава	17	6	35.3	210	35.0 ± 12.1
Горянка × Любава	14	5	35.7	183	36.6 ± 15.2
Самба × Любава	23	7	30.4	200	28.6 ± 9.9
Тулеевский × Любава	16	7	43.8	532	76.0 ± 8.5
Мариинский × Самба	17	9	52.9	508	56.4 ± 10.4
Гала × Старт	13	7	53.8	606	86.6 ± 25.3
Купец × Гала	17	7	41.2	716	102.3 ± 19.5
Гала × Купец	9	8	88.9	112	14.0 ± 13.7

гласуются с данными оценки репродуктивных показателей родительских форм, согласно которым сорт Купец характеризовался обильным ягодообразованием (9 баллов), что способствовало формированию семян в гибридных ягодах. В то же время, несмотря на высокую фертильность пыльцы сорта Гала, использование его в качестве материнской формы сопровождалось резким снижением семенной продуктивности, что подтверждает ведущую роль материнского генотипа в формировании репродуктивных показателей при гибридизации картофеля.

Относительно высокая семенная продуктивность в комбинации Гала × Старт (86.6 семян на ягоду) указывает на то, что сорт Гала, несмотря на выявленные ограничения при использовании в качестве материнской формы в отдельных комбинациях, способен формировать семена при благоприятном сочетании родительских генотипов. В данном случае сорт Старт как отцовская форма характеризовался средней фертильностью пыльцы и генетической совместимостью с сортом Гала, что обеспечило эффективное оплодотворение и последующее развитие семян. Семенная продуктивность сорта Гала в гибридизации определяется не только его индивидуальными репродуктивными особенностями, но и направлением скрещивания, а также специфичностью сочетания родительских форм.

Оценка наследования признака раннеспелости. В 2022 г. из полученных семян в тепличных условиях были выращены сеянцы. В результате визуальной оценки и браковки был проведен индивидуальный отбор, по итогам которого для полевых испытаний 2023–2024 гг. было отобрано 968 одноклубневок. Отобранные в результате одноклубневки, выращенные в 2023–2024 гг. в полевых условиях., были использованы для анализа проявления и наследования признака раннеспелости в потомстве. Оценку проводили на основе сопоставления показателей родительских форм и гибридов первого поколения с расчетом степени фенотипического доминирования (Hp), что позволило установить особенности наследования признака в различных комбинациях скрещивания. Для определения потенциала раннеспелости у гибридного потомства и родительских форм проводили контрольную копку растений на 70-е сутки после посадки, что позволило оценить уровень формирования ранней урожайности и особенности проявления признака в различных гибридных комбинациях.

Анализ ранней урожайности родительских форм показал, что на 70-е сутки после посадки данный показатель варьировал в пределах 366–623 г/куст (табл. 4). Высокой ранней продуктивностью характеризовались сорта Тимо Ханккиян (623 г/куст), Самба (594 г/куст) и Гала (465 г/куст), что свидетельствует о высоком потенциале их использования в селекции на скороспелость.

В гибридном потомстве уровень ранней урожайности превышал средние значения родительских форм и находился в диапазоне 435–630 г/куст, что свидетельствует о положительном эффекте гибридизации и наличии трансгрессивных форм. Наибольшее значение раннего урожая получено в комбинации Самба × Любава – 630.0 ± 75.3 г/куст, что существенно превышало среднее значение родительских форм (524.5 г/куст). Это указывает на высокий потенциал данной комбинации для создания скороспелых и высокоурожайных сортов картофеля, пригодных для получения ранней продукции.

Дисперсионный анализ ($НСР_{05}$ = 44.6 г) позволил оценить достоверность различий потомства с каждой из родительских форм. Достоверное превышение урожайности гибридного потомства над отцовской линией отмечено в комбинациях Самба × Любава (превышение на 175.0 г) и Гала × Любава (превышение на 45.0 г). Достоверное превышение над материнской линией отмечено в комбинациях Матушка × Старт (на 94.0 г), Старт × Тимо Ханккиян (на 105.0 г), Кемеровчанин × Старт (на 59.0 г), Тулеевский × Любава (на 49.0 г) и Купец × Гала (на 49.0 г). Сравнительный анализ реципрокных скрещиваний (Гала × Любава и Любава × Гала) показал, что достоверное превышение над отцовской линией Любава (на 45.0 г) наблюдалось только

Таблица 4. Оценка наследования признака раннеспелости в гибридном потомстве картофеля, 2023–2024 гг.
Table 4. Assessment of the inheritance of the early-maturing trait in hybrid potato progeny, 2023–2024

Гибридная комбинация (♀ × ♂)	Ранний урожай на 70-е сутки после посадки, г/куст				Коэффициент	
	♀	♂	среднее родителей	потомства	Вариации, %	Доминирования
Матушка × Старт	366.0 ± 41.2	475.0 ± 18.9	420.5	460.0* ± 32.9	12.4	0.7
Кемеровчанин × Старт	431.0 ± 15.6	475.0 ± 18.9	453.0	490.0* ± 25.2	8.9	1.7
Старт × Тимо Ханккиян	475.0 ± 18.9	623.0 ± 77.6	549.0	580.0* ± 50.5	15.1	0.4
Любава × Гала	455.0 ± 29.6	465.0 ± 45.9	460.0	475.0 ± 29.3	10.7	3.0
Гала × Любава	465.0 ± 45.9	455.0 ± 29.6	460.0	500.0^ ± 35.5	12.3	8.0
Горянка × Любава	449.0 ± 44.7	455.0 ± 29.6	452.0	485.0 ± 43.4	15.5	11.0
Самба × Любава	594.0 ± 84.1	455.0 ± 29.6	524.5	630.0^ ± 75.3	20.7	1.5
Тулеевский × Любава	386.0 ± 55.8	455.0 ± 29.6	420.5	435.0* ±35.1	14.0	0.4
Мариинский × Самба	389.0 ± 87.4	596.0 ± 84.1	492.5	530.0*^ ±40.8	16.6	0.4
Гала × Старт	465.0 ± 45.9	475.0 ± 18.9	470.0	490.0 ±33.4	11.8	4.0
Купец × Гала	411.0 ± 63.9	465.0 ± 45.9	438.0	460.0* ±33.2	12.5	0.8
Гала × Купец	465.0 ± 45.9	411.0 ± 63.9	438.0	450.0 ±33.5	12.9	0.4
$НСР_{05}$	–	–	–	44.6	–	–

* достоверность отличий ранней урожайности гибридного потомства от материнской родительской формы (♀) при уровне значимости $p \leq 0.05$;
^ достоверность отличий ранней урожайности гибридного потомства от отцовской родительской формы (♂) при уровне значимости $p \leq 0.05$.

при использовании сорта Гала в качестве материнской формы (♀). Выявлено доминирующее влияние сорта Старт как отцовской формы (♂): во всех комбинациях с его участием (с сортами Матушка и Кемеровчанин) отмечена достоверная прибавка урожайности потомства относительно материнских линий, что подтверждает его высокую комбинационную способность по данному признаку.

Оценка коэффициента вариации показала, что изменчивость признака ранней урожайности в гибридном потомстве находилась в пределах 8.9–20.7 %, что соответствует среднему и повышенному уровню вариабельности. Наибольшая вариация отмечена в комбинации Самба × Любава (20.7 %), что свидетельствует о высокой гетерогенности потомства и наличии широких возможностей для отбора перспективных гибридов с выраженным признаком раннеспелости.

Анализ степени фенотипического доминирования показал, что в большинстве изученных гибридных комбинаций признак ранней урожайности наследовался по типу промежуточного наследования, о чем свидетельствуют значения Hp в диапазоне 0.4–0.8 (Матушка × Старт, Старт × Тимо Ханккиян, Тулеевский × Любава, Купец × Гала и Гала × Купец). Особый случай промежуточного наследования выявлен в комбинации Мариинский × Самба, где средняя урожайность гибридов существенно превосходила материнскую форму (на 141.0 г) и одновременно с этим уступала высокоурожайной отцовской форме Самба (на 66.0 г). Такой характер наследования указывает на аддитивное действие генов и создает благоприятные условия для эффективного селекционного отбора по признаку раннеспелости.

В ряде комбинаций выявлено положительное доминирование и сверхдоминирование признака раннего урожая. Наиболее высокие значения Hp отмечены в комбинациях Горянка × Любава (Hp = 11.0), Гала × Любава (Hp = 8.0) и Гала × Старт (Hp = 4.0). Однако, учитывая, что фактическое превышение урожайности гибридов над лучшим родителем в этих популяциях (от 15 до 35 г) не превышает показатель $НСР_{05}$ (44.6 г), такие высокие индексы доминирования следует трактовать как следствие генетической близости родительских форм. В данных случаях минимальная разница между родителями в знаменателе формулы математически завышает коэффициент Hp, что биологически соответствует неполному доминированию или тенденции к гетерозису, требующей дальнейшего подтверждения.

Особый интерес представляет комбинация Самба × Любава, в которой при сравнительно умеренном значении Hp (1.5, положительный гетерозис) отмечены максимальная ранняя урожайность гибридного потомства (630 г/куст) и высокая степень вариации признака (20.7 %). Сочетание гетерозисного эффекта с повышенной изменчивостью потомства значительно расширяет возможности отбора перспективных скороспелых форм и делает данную комбинацию одной из наиболее ценных в селекционном отношении.

Обсуждение

Проведение гибридизации картофеля часто затрудняется слабым цветением, опадением бутонов, пониженной фертильностью пыльцы и отсутствием ягодообразования, что особенно характерно для раннеспелых сортов. Н.Ф. Синцова отмечала, что высокая жизнеспособность пыльцы и интенсивное цветение являются определяющими признаками при подборе родительских компонентов, поскольку многие хозяйственно ценные сорта отличаются пониженной

генеративной активностью (Синцова, Зубкова, 2019). Наибольшая фертильность пыльцы в опыте отмечена у сортов Гала (91.7 %), Тимо Ханккиян (89.7 %), Самба (84.7 %), Любава (82.0 %) и Купец (81.0 %). Высокие показатели фертильности пыльцы позволяют использовать выделившиеся сорта в качестве отцовских растений (опылителей). В исследованиях А.С. Батова, сорт Гала также был выделен как стабильная отцовская форма для условий лесостепи Приобья (Батов, Гуреева, 2022). Способность к естественному ягодообразованию у изученных сортов варьировала от единичного образования ягод у сорта Любава до обильного у сортов Гала и Купец. Сорт Гала в работах многих селекционеров используется в качестве материнского родителя.

Сорт Гала активно используется в селекции картофеля благодаря высокой репродуктивной способности и хорошей комбинационной совместимости. В исследованиях С.Н. Красникова с соавторами сорт Гала был выделен среди наиболее удачных материнских форм для условий Западной Сибири, обеспечивая сравнительно высокую завязываемость ягод в гибридных комбинациях (Красников и др., 2023б). В селекционных опытах, проведенных в Казахстане (Абилда и др., 2024), при использовании комбинации Гала × Ягодный 19 в одной ягоде формировалось до 87 семян. В нашем исследовании максимальная семенная продуктивность также отмечена с использованием сорта Гала. В комбинации Любава × Гала среднее количество семян на ягоду составило 170.7 шт. Полученные данные подтверждают высокую эффективность использования сорта Гала в селекционных программах как в качестве материнской, так и отцовской формы.

В работах Н.В. Дергачевой по селекции картофеля в лесостепи Западной Сибири сорт Любава официально выделен как один из ключевых сортов-источников признака раннеспелости, его использование в качестве материнской формы обеспечивает стабильную передачу генов раннего созревания потомству (Дергачева, 2018). Включение в гибридизацию среднераннего сорта Самба позволило улучшить признак ранней продуктивности у полученных гибридов.

Создание комбинации Самба × Любава как нового перспективного селекционного материала позволяет объединить в одном генотипе высокую скорость прохождения вегетационных фаз (от сорта Любава) и потенциал формирования высокого раннего урожая (от сорта Самба). Данное сочетание признаков является ключевым условием для селекции конкурентоспособных раннеспелых сортов картофеля, способных максимально эффективно использовать ограниченный вегетационный период лесостепи Западной Сибири.

Полученные результаты согласуются с данными ряда исследователей (Костина и др., 2017; Bradshaw, 2022; Sapakhova et al., 2024), указывающих на преимущественно полигенный характер наследования признака раннеспелости у картофеля. В большинстве комбинаций выявлен промежуточный тип наследования, что подтверждает аддитивное действие генов, ранее отмеченное в работах отечественных (Дорожкин, 2004; Дергачева, 2018) и зарубежных авторов (Li X. et al., 2018; Bradshaw, 2022).

Заключение

Эффективность гибридизации картофеля в значительной степени зависит от репродуктивных особенностей родительских форм. Для успешного получения гибридных ягод и семян необходимо наличие у материнской формы высокого уровня ягодообразования, а у отцовской формы – высокой фертильности пыльцы. Продолжительность и интенсивность цветения сортов различных групп спелости существенно различаются, что требует обязательного учета сроков цветения при проведении гибридизации, поскольку сбор пыльцы и опыление должны осуществляться в период, когда материнские растения еще не завершили цветение. Семенная продуктивность гибридных ягод определяется не только индивидуальными репродуктивными характеристиками родительских форм, но и направлением скрещивания, а также специфичностью их сочетания, что обусловливает различную степень эффективности гибридизации.

Анализ наследования признака ранней урожайности показал, что в большинстве изученных гибридных комбинаций наблюдался промежуточный тип наследования, что подтверждается значениями коэффициента фенотипического доминирования Hp в пределах 0.4–0.8 (Матушка × Старт, Старт × Тимо Ханккиян, Тулеевский × Любава, Купец × Гала, Гала × Купец) и свидетельствует об аддитивном действии генов. При этом в комбинации Мариинский × Самба выявлен особый случай промежуточного характера, когда гибридное потомство достоверно превзошло материнскую форму на 141.0 г и одновременно значимо уступило отцовской (на 66.0 г). Сравнительный анализ реципрокных скрещиваний выявил наличие материнского эффекта в комбинации Гала × Любава, имевшее достоверное превышение над отцовской линией на 45.0 г, в то время как сорт Старт подтвердил высокую комбинационную способность, обеспечив достоверный селекционный сдвиг во всех комбинациях своего участия в качестве отцовской формы. Наиболее удачной признана комбинация Самба × Любава, в которой при положительном гетерозисе (Hp = 1.5) отмечена максимальная ранняя урожайность гибридного потомства 630 г/куст) и высокая вариабельность признака (20.7 %), что делает ее одной из наиболее ценных для селекции скороспелых и высокопродуктивных сортов картофеля в условиях Западной Сибири.

Список литературы / References

Абилда Ж., Тойшиманов М., Дауров Д., Сидорик А., Жамбакин К. Получение межсортовых гибридов как исходного материала для селекции картофеля. *Ізденістер, Нәтижелер*. 2024;3(103):269-278. doi 10.37884/3-2024/30

[Abilda Zh., Toishimanov M., Daurov D., Sidorik A., Zhambakin K. Obtaining intervarietal hybrids as initial material for potato breeding. *Ізденістер, Нәтижелер*. 2024;3(103):269-278. doi 10.37884/3-2024/30 (in Russian)]

Батов А.С., Гуреева Ю.А. Исходный материал для селекции картофеля на продуктивность в условиях лесостепи Новосибирского Приобья. *Вестник НГАУ*. 2022;4:22-29. doi 10.31677/2072-6724-2022-65-4-22-29

[Batov A.S., Gureeva Yu.A. Source material for potato breeding for productivity in the forest-steppe conditions of Novosibirsk Priobye. *Vestnik NGAU*. 2022;4:22-29. doi 10.31677/2072-6724-2022-65-4-22-29 (in Russian)]

Дергачева Н.В. Селекция картофеля на раннеспелость в лесостепной зоне Западной Сибири. *Вестник КрасГАУ*. 2018;6(141):38-42
[Dergacheva N.V. Potato selection on early ripeness in the forest-steppe zone of Western Siberia. *Bulletin of KSAU*. 2018;6(141):38-42 (in Russian)]

Дорожкин Б.Н. Селекция картофеля в Западной Сибири: монография. Омск: Сфера, 2004
[Dorozhkin B.N. Potato breeding in Western Siberia: Monograph. Omsk: Sfera Publ., 2004 (in Russian)]

Жигадло Т.Э. Биологические особенности развития ранних сортов картофеля в условиях Мурманского региона. *Овощи России*. 2022;4:40-45. doi 10.18619/2072-9146-2022-4-40-45
[Zhigadlo T.E. Biological features of the development of early potato varieties in the Murmansk region. *Ovoshchi Rossii*. 2022;4:40-45. doi 10.18619/2072-9146-2022-4-40-45 (in Russian)]

Костина Л.И., Косарева О.С., Трускинов Э.В., Кирпичева Т.В. Коллекция селекционных сортов картофеля – источник исходного материала для селекции на продуктивность, скороспелость, устойчивость к болезням и вредителям. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(2):50-56. doi 10.30901/2227-8834-2020-2-50-56
[Kostina L.I., Kosareva O.S., Truskinov E.V., Kirpicheva T.V. The collection of potato varieties as a reserve of source material for breeding for high yield, earliness, and resistance to diseases and pests. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 2020;181(2):50-56. doi 10.30901/2227-8834-2020-2-50-56 (in Russian)]

Красников С.Н., Красникова О.В., Чагин В.В., Кадычегов А.Н. Использование сорта картофеля Ирбитский в качестве родительской формы. *Вестник Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова*. 2023a;3(45):21-25
[Krasnikov S.N., Krasnikova O.V., Chagin V.V., Kadychegov A.N. The use of the potato variety Irbitsky as a parent form. *Vestnik Khakasskogo Gosudarstvennogo Universiteta im. N.F. Katanova*. 2023a;3(45):21-25 (in Russian)]

Красников С.Н., Черемисин А.И., Согуляк С.В. Оценка продуктивности и качества новых перспективных сортов картофеля для условий Западной Сибири. *Картофель и овощи*. 20236;7:37-40. doi 10.25630/PAV.2023.80.58.005
[Krasnikov S.N., Cheremisin A.I., Sogulyak S.V. Evaluation of the productivity and quality of new promising varieties of potatoes for the conditions of Western Siberia. *Potato and Vegetables*. 2023b;7:37-40. doi 10.25630/PAV.2023.80.58.005 (in Russian)]

Методика исследования по культуре картофеля. М.: ВАСХНИЛ, 1967
[Method of research on potato culture. Moscow: VASKHNIL, 1967 (in Russian)]

Митюшкин А.В., Журавлев А.А., Симаков Е.А., Митюшкин А.Р.В., Гайзатулин А.С., Жарова В.А., Семенов В.А., Овечкин С.В. Повышение эффективности подбора родительских пар в селекции картофеля. *Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН*. 2024;26(6):249-259. doi 10.35330/1991-6639-2024-26-6-249-259
[Mityushkin A.V., Zhuravlev A.A., Simakov E.A., Mityushkin A.R.V., Gayzatulin A.S., Zharova V.A., Semenov V.A., Ovechkin S.V. Improving the efficiency of the selection of parent pairs in potato breeding. *News of the Kabardino-Balkarian Scientific Center of Ras*. 2024;26(6):249-259. doi 10.35330/1991-6639-2024-26-6-249-259 (in Russian)]

Сафонова А.Д., Батов А.С., Гуреева Ю.А., Орлова Е.А. Эколого-географическое испытание картофеля ранней и очень ранней групп спелости в лесостепи Приобья. *Достижения науки и техники АПК*. 2020;34(10):56-61. doi 10.24411/0235-2451-2020-11008
[Safonova A.D., Batov A.S., Gureeva Yu.A., Orlova E.A. Ecological and geographical testing of very early-ripening and early-ripening potato varieties in the forest-steppe of the Cis-Ob region. *Achiev Sci Technol Agro-Ind Complex*. 2020;34(10):56-61. doi 10.24411/0235-2451-2020-11008 (in Russian)]

Синцова Н.Ф., Зубкова Н.Н. Эффективность скрещивания сортообразцов картофеля. В: Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве. Киров: ФАНЦ Северо-Востока, 2019;127-130
[Sintsova N.F., Zubkova N.N. Efficiency of crossing potato cultivar samples. In: Methods and technologies in plant breeding and crop production. Kirov, 2019;127-130 (in Russian)]

Черемисин А.И., Дергачева Н.В. Характеристика коллекции сортов картофеля по раннеспелости в условиях лесостепи Западной Сибири. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;30(10):35-37
[Cheremisin A.I., Dergacheva N.V. Characteristics of potato cultivar collection by earliness in the forest-steppe of Western Siberia. *Achiev Sci Technol Agro-Ind Complex*. 2016;30(10):35-37 (in Russian)]

Шабанов А.Э., Киселев А.И. Эффективность ранней посадки новых сортов картофеля. *Картофель и овощи*. 2023;6:29-31. doi 10.25630/PAV.2023.71.40.002
[Shabanov A.E., Kiselev A.I. Efficiency of early planting of new potato cultivars. *Potato and Vegetables*. 2023;6:29-31. doi 10.25630/PAV.2023.71.40.002 (in Russian)]

Bradshaw J.E. A brief history of the impact of potato genetics on the breeding of tetraploid potato cultivars for tuber propagation. *Potato Res*. 2022;65(3):461-501. doi 10.1007/s11540-021-09517-w

Karetnikov D.I., Vasiliev G.V., Toshchakov S.V., Shmakov N.A., Genaev M.A., Nesterov M.A., Ibragimova S.M., Rybakov D.A., Gavrilenko T.A., Salina E.A., Patrushev M.V., Kochetov A.V., Afonnikov D.A. Analysis of genome structure and its variations in potato cultivars grown in Russia. *Int J Mol Sci*. 2023;24(6):5713. doi 10.3390/ijms24065713

Li Q., Wang Y., Gao Y., Wang Q., Niu Z., Nan X., Fan G., Sheng W. Comparative transcriptome analysis of genes related to tuberization in late and early maturing potato (*Solanum tuberosum*) cultivars. *Sci Rep*. 2025;15(1):26000. doi 10.1038/s41598-025-11875-1

Li X., Xu J., Duan S., Zhang J., Bian C., Hu J., Li G., Jin L. Mapping and QTL analysis of early-maturity traits in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.). *Int J Mol Sci*. 2018;19(10):3065. doi 10.3390/ijms19103065

Qin R., Yi R., Feng J., Liang J., Bai J., Jia L. StSP6A: a key regulator integrating multiple signals for potato tuber formation. *Plant Cell Rep*. 2026;45(4):85. doi 10.1007/s00299-026-03772-2

Sapakhova Z., Abilda Z., Toishimanov M., Daurov D., Daurova A., Raissova N., Sidorik A., Kanat R., Zhambakin K., Shamekova M. Early generation selection of potato breeding lines. *Horticulturae*. 2024;10(10):1121. doi 10.3390/horticulturae10101121

Shaikh M.A., Ramírez-Gonzales L., Franco-Zorrilla J.M., Steiner E., Oortwijn M., Bachem C.W.B., Prat S. StCDF1: A '*jack of all trades*' clock output with a central role in regulating potato nitrate reduction activity. *New Phytol*. 2025;245(1):282-298. doi 10.1111/nph.20186

Visker M.H., Keizer L.C., Van Eck H.J., Jacobsen E., Colon L.T., Struik P.C. Can the QTL for late blight resistance on potato chromosome 5 be attributed to foliage maturity type? *Theor Appl Genet*. 2003;106(2):317-325. doi 10.1007/s00122-002-1021-2

Wang E., Liu T., Sun X., Jing S., Zhou T., Liu T., Song B. Profiling of the candidate interacting proteins of SELF-PRUNING 6A (SP6A) in *Solanum tuberosum*. *Int J Mol Sci*. 2022;23(16):9126. doi 10.3390/ijms23169126

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Поступила в редакцию 28.01.2026. После доработки 27.05.2026. Принята к публикации 22.06.2026.

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2026 • 12 • 3 • 136-144

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2026-12-17

Обзор

Генеалогия и филигранные опыты по клеточной наследственности. Генетик Александр Львович Юдин

М.Д. Голубовский[1, 2] ✉

Аннотация. Статья посвящена работам генетика А.Л. Юдина (1932–2017) – автора оригинальных и во многом пионерских исследований по клеточной наследственности и анализу взаимодействия ядра и цитоплазмы у одноклеточных организмов амеб, а также его генеалогии, понимаемой в широком смысле: научная генеалогия (учителя, наставники, атмосфера научного сообщества) и ветви семейного древа.

Ключевые слова: генетика; амеба; ядро; цитоплазма
Для цитирования: Голубовский М.Д. Генеалогия и филигранные опыты по клеточной наследственности. Генетик Александр Львович Юдин. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2026;12(3):136-144. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-17

Review

Genealogy and intricate experiments on cellular heredity. Geneticist Alexander L. Yudin

M.D. Golubovsky[1, 2] ✉

Abstract. This article explores the work of A.L. Yudin (1932–2017), the author of many years of original and largely pioneering research on cellular heredity and the analysis of the interaction between the nucleus and cytoplasm in single-celled amoebae. It also explores his genealogy, understood in a broad sense: scientific genealogy (teachers, mentors, the atmosphere of the scientific community) and the branches of his family tree.

Key words: genetics; amoeba; nucleus; cytoplasm
For citation: Golubovsky M.D. Genealogy and intricate experiments on cellular heredity. Geneticist Alexander L. Yudin. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2026;12(3):136-144. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-17

> «…в течение всей последующей жизни клетка для меня становилась все более загадочной и непонятной, а под конец стало казаться, будто клетка, по мере ее изучения, сама себя усложняет, чтобы остаться непознанной».
>
> *В.Я. Александров (1985, с. 5)*

Александр Львович Юдин (1932–2017) – автор оригинальных и во многом пионерских исследований по клеточной наследственности и анализу взаимодействия ядра и цитоплазмы у одноклеточных организмов амеб (группа протисты или простейшие).

Впервые я увидел Александра Юдина в 1962 г., будучи студентом-генетиком пятого курса Ленинградского государственного университета (ЛГУ). В хорошо известной биологам ЛГУ 133-й аудитории был теоретический доклад по генетике. Юдин выступал в обсуждении. Мне запомнились его интересные комментарии, мягкая манера речи. Глаза, зеркало души, светились благорасположением, а лицо – приветливой мудрой улыбкой.

Я не мог представить, что спустя годы, уехав работать в Новосибирский Академгородок, в Институт цитологии и генетики СО АН СССР, что у меня с Александром Юдиным

[1] Университет Калифорнии, Беркли, Калифорния, США
University of California, Berkeley, USA
[2] Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия
St. Petersburg Branch of the Institute of the History of Sciences and Technology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian
✉ mdgolub@gmail.com

© Голубовский М.Д., 2026

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

Александр Львович Юдин.

сложатся самые дружеские отношения. Они подогревались взаимным интересом к сходным проблемам – неканоническая наследственность, генная нестабильность, эпигенетика. Так вышло, что в одном и том же 1981 г. мы защитили докторские диссертации. Другое формальное совпадение: мы были почти одновременно избраны в Российскую академию естественных наук (РАЕН).

Научная аура создателей Института цитологии РАН в Ленинграде

Приезжая из Академгородка в родной Ленинград, я всегда приходил в Институт цитологии АН СССР (ЦИН). Среди первых сотрудников и консультантов этого замечательного академического института, организованного в 1957 г. на основе лаборатории физиологии клетки Зоологического института АН СССР академиком АМН СССР Дмитрием Николаевичем Насоновым (1895–1957), были видные биологи старшего поколения: П.Г. Светлов (1892-1974), Ю.И. Полянский (1904–1993), В.Я. Александров (1906–1995), Ю.М. Оленов (1907–1977) и В.С. Кирпичников (1908–1991).

Здесь стали работать многие близкие мне по духу и интересам коллеги сходной возрастной когорты, талантливые исследователи[1]. Я всегда заходил в лабораторию цитологии и генетики простейших, где работал Александр Юдин. Он начинал свою научную карьеру в ЦИНе под руководством генетика Юрия Михайловича Оленова и проработал в нем всю жизнь. Спустя годы Юдин стал главным научным сотрудником и возглавил Совет по защите докторских диссертаций. Он имел большой авторитет в науке и входил в состав Центрального совета Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова (ныне Вавиловское общество генетиков и селекционеров).

В 2007 г. в мемориальной лекции к 100-летию своего учителя проф. Ю. М. Оленова Александр Юдин особо отметил три особенности научной атмосферы ЦИНа. Во-первых, отношение к науке как стремление к истине, невзирая на то, что «станет говорить княгиня Марья Алексеевна». Во-вторых, сходные представления о долге, чести и порядочности (Юдин, 2007). В-третьих, полное отвержение бредовых идей Трофима Лысенко о наследственности. Его взгляды после августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. доминировали и поддерживались партократией вплоть до осени 1964 г. – падения с политической арены первого секретаря ЦК КПСС Н.С. Хрущева.

Здесь уместно напомнить, что двое из трех авторов знаменитого протестного «Письма трехсот» 1955 г. были сотрудниками ЦИНа – В.Я. Александров и Ю.М. Оленов (Жимулёв, Дубинина, 2005). Они составили текст письма вместе с генетиком Даниилом Владимировичем Лебедевым (1914–2006), учеником классика генетики Г.Д. Карпеченко (Александров, 1992). Лебедев был ученым секретарем Ботанического института им. В.Л. Комарова и членом Комиссии АН СССР по творческому наследию академика Н.И. Вавилова. Издаваемый под эгидой Ботанического института «Ботанический журнал» первым в стране в 1955 г. начал открытую критику идей Лысенко. За что вскоре вся редакция была смещена.

В те годы написание коллективного критического письма требовало социальной отваги. Шестая статья Конституции СССР фиксировала, что КПСС – это «руководящая и направляющая сила советского общества, ядро его политической системы». КПСС контролировала все сферы науки, искусства, образования, их социальную институцию. На словах партократия декларировала борьбу мнений и свободу критики в науке. Но в кафкианском инвертированном духе. Как борьбу правящей партии со всеми мнениями инакомыслящих, саркастически пояснил В.Я. Александров (1992). Коллективные послания с критикой воспринимались как опасная оппозиция.

Отважная идея Д.В. Лебедева (его называли «рыцарем науки») состояла в том, чтобы в письме в ясной форме показать антинаучность взглядов Лысенко, вред его монополии в биологии и преградах в современной генетике в науке, сельском хозяйстве и медицине. Ученые надеялись, что множество подписей, среди которых были видные биологи, может впечатлить партийное руководство. Эти надежды оправдались лишь в малой степени.

В.Я. Александров вспоминал: «Писание втроем такого ответственного документа – дело трудное. Мы ожесточенно между собой спорили, советовались с друзьями, многократно переделывали, но в конце концов создали послание объемом в 21 машинописную страницу» (1992, с. 166). Коллективное письмо было направлено в ЦК партии в конце 1955 г. (Захаров, Шумный, 2005). Первым подписался директор Ботанического института чл.-кор. АН СССР П.А. Баранов, вторым – чл.-кор. АН СССР и академик АМН СССР Д.Н. Насонов (будущий директор ЦИНа). Третий из подписантов – цитофизиолог, д.б.н. А.С. Трошин, в то время секретарь парткома Зоологического института. После кончины Насонова он воз-

[1] Назову некоторых из них: Юрий Вахтин, Николай Томилин, Тыну Сойдла, Борис Маргулис, Ирина Фридлянская, Вадим Иванов, Зоя Успенская. А также сокурсники по кафедре генетики Стелла Мамаева (Колосова) и Валерий Поспелов и его жена, Татьяна Поспелова, ученица известного генетика Ю.Я. Керкиса (Лебедева, Захаров, 2007).

главлял Институт цитологии почти 25 лет (1958-1984). Высокие имена первых лиц несомненно снижали социальный страх и стимулировали многих других биологов поставить свои подписи (Александров, 1992).

Эти факты иллюстрируют научную атмосферу Института цитологии, где Александр Юдин работал до конца своих дней.

Контуры родословной Александра Львовича Юдина

В генетике человека хорошо известны семьи, в которых на протяжении ряда поколений наследуется предрасположенность к творчеству и разного рода талантам. Таковой была семья основателя и первого директора Института цитологии Д.Н. Насонова (1895–1957). Он был старшим сыном российского академика-зоолога Николая Викторовича Насонова (1855–1939), двое его младших сыновей – Арсений (1898–1965) и Всеволод (1900–1987) – стали докторами наук.

Трагична судьба их родной сестры Антонины (Нины) Насоновой. Она была художницей, ученицей Петрова-Водкина. После замужества жила во Франции, стала близкой подругой Марины Цветаевой. В 1937 г. с семьей вернулась в СССР. В 1939 г. ее вместе с мужем и сыном арестовали по сфабрикованному обвинению («французские шпионы») и в сентябре 1941 г. казнили.

Родословная Александра Юдина явно отличалась наследуемой склонностью к творчеству (Захаров-Гезехус, 2025). Отец, Лев Александрович Юдин (1903–1941), был художником родом из Витебска, ученик Казимира Малевича. Помимо живописи Лев Юдин стал маэстро в редком оригинальном жанре – филигранном вырезании из бумаги (без предварительного рисунка!) сложных по фактуре миниатюрных силуэтов людей и зверюшек. Эти силуэтные творения иллюстрировали детские книжки и журналы, которые издавала авангардная группа писателей Обэриуты (ленинградское литературно-театральное Объединение реального искусства). Почти все талантливые члены этого арт-объединения на вершине воплощения своих талантов были репрессированы после 1937 г. На рисунке ниже показана страничка детской книжки, стихи поэта-обэриута Александра Введенского, силуэтный рисунок Льва Юдина (рис. 1).

Когда в 1941 г. началась война, Лев Юдин окончил краткие лейтенантские курсы и в ноябре 1941 г. был направлен командиром взвода на Ленинградский фронт. Он погиб в первом же бою под Усть-Тосно. Эта небольшая береговая полоса на левом берегу Невы удерживалась с огромными потерями все время блокады Ленинграда. Незадолго до гибели Лев Юдин получил бронь от Союза художников. Но он отказался покинуть свой взвод. В Москве память о нем сохранена – есть улица художника Юдина.

В 2003 г. в художественном музее города Пушкина состоялась мемориальная выставка творчества Льва Юдина к его 100-летию. Мне довелось посетить выставку и увидеть удивительное изящное мастерство Льва Юдина. Оно передалось и сыну Александру в его виртуозных научных экспериментах по микрохирургии клеток амеб.

Рис. 1. «Кто виноват?», художник Лев Юдин, стихи: поэт-оберут Александр Введенский.
Fig 1. "Who is to Blame?" Painting by Lev Yudin; poem by Alexander Vvedensky.

Двоюродным братом Льва Юдина был Гавриил Юдин, известный дирижер оперных театров, композитор и педагог, консультант Московской государственной академической филармонии.

Его двоюродной сестрой была пианистка Мария Вениаминовна Юдина (1899–1970). Она окончила Петроградскую консерваторию (ныне Санкт-Петербургская консерватория им. Н.А. Римского-Корсакова) в 1921 г. и сразу стала концертировать. Талант Марии Юдиной получил признание и известность. Ее дальнейшая творческая судьба уникальна. Она рано всерьез увлеклась философией и религией и в 1919 г. приняла крещение.

Соломон Волков, известный музыковед и биограф Дм. Шостаковича, пишет: «Юдина была, быть может, самой эксцентричной фигурой за всю историю русской музыки. Она родилась в 1899 г. в еврейской семье, но в молодые годы крестилась и оставалась экзальтированно верующей православной до самой смерти. Это обстоятельство было достаточно драматичным само по себе, но в официально атеистическом Советском Союзе оно грозило тотально искорежить биографию и судьбу Юдиной.

«…Когда она, выйдя на эстраду в своем постоянном наряде – черном длинном платье в форме пирамиды, со свободными, так называемыми поповским рукавами и большим крестом на цепочке на груди, усаживалась за рояль, приняв позу величайшей сосредоточенности, а затем, воздев руки к небу, вдруг обрушивала их на клавиатуру – зал замирал…» (Волков, 2004, с. 111–112).

Иногда Юдина прерывала концерт и читала стихи. Когда в 1960 г. в Ленинграде она прочла на бис запретные стихи Бориса Пастернака (гонимого в те годы за роман «Доктор Живаго» и присуждение Нобелевской премии в 1958 г.), ее на пять лет лишили права концертировать. Пластинки не

выпускались. Но Мария Юдина была убеждена, что художник должен быть беден. Средства от публичных концертов она обычно отдавала на помощь невинно осужденным и благотворительность.

О невероятном, но реальном эпизоде из жизни Марии Юдиной поведал Шостакович в своих воспоминаниях. Сталин был меломаном и однажды ночью в 1943 г. слушал по радио 23-й фортепианный концерт Моцарта в исполнении Марии Юдиной. Ему очень понравилось. Он позвонил в Радиокомитет и попросил завтра привезти на дачу пластинку. Но такой пластинки не было, концерт передавался из студии. Отказать властителю было страшно и немыслимо. Ночью срочно вызвали Юдину, собрали оркестр и устроили запись. Все тряслись от страха, но Мария Юдина была спокойна. К утру запись была готова, срочно изготовили пластинку и отвезли ее Сталину.

Через некоторое время Юдиной доставили «лично от товарища Сталина» конверт с крупной суммой денег. В ответ она отправила тирану такое письмо:

«Благодарю Вас, Иосиф Виссарионович, за Вашу помощь. Я буду молиться за Вас денно и нощно и просить Господа, чтобы он простил Ваши прегрешения перед народом и страной. Господь милостив, он простит. А деньги я отдам на ремонт церкви, в которую хожу».

Подобное письмо, пишет Волков, было равносильно самоубийству. Но репрессий против нее не последовало. Сталин, подражая Ивану Грозному, щадил «юродивых».

Александр Юдин рассказывал мне об этой поразительной семейной легенде. Он мог гордиться своими сородичами.

Результаты и достижения генетических исследований

Краткая мемориальная заметка ученика Юдина прекрасно передает контуры его личности, направление исследований и содержит список основных публикаций (Афонькин, 2007). Здесь я хочу подробнее описать, в чем состоят оригинальность и суть экспериментального подхода Юдина. А также научно-исторический ландшафт и дискуссии в генетике в годы начала его изысканий.

В 1982 году вышла книга А. Юдина «Ядерно-цитоплазматические взаимоотношения и клеточная наследственность у амеб» (рис. 2) (Юдин, 1982). Название точно отражает область многолетних работ автора и его коллег. Термин «клеточная наследственность» понимался Юдиным в широком смысле, охватывая всю сферу изменчивости и наследственности на клеточном уровне организации живого, включая ядерные и цитоплазматические аспекты в их взаимодействии.

Объектом исследований послужили крупные пресноводные амебы обыкновенной *Amoeba proteus* Pal. Это широко распространенный одноклеточный пресноводный организм, обладающий ядром (в отличии от бактерий) и без полового размножения. Каждая клетка амеб дает клон или линию клеток одного генотипа. Кроме того, с амебами можно легко производить микрохирургические операции с пересадкой ядер и другие «*подкупающе демонстративные*» манипуляции, как изысканно назвал их Юдин.

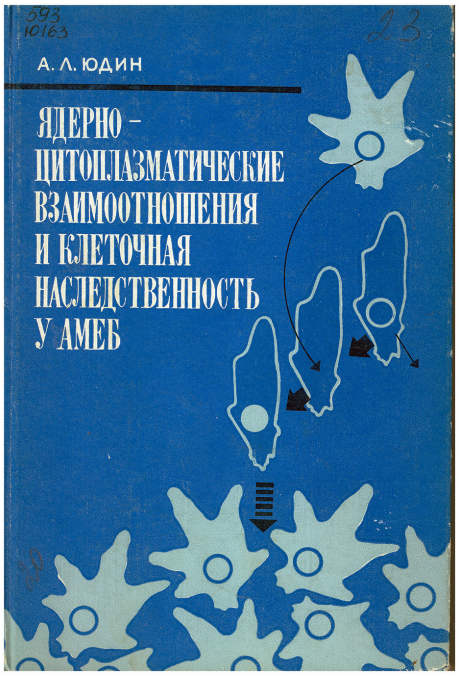


Рис. 2. Книга «Ядерно-цитоплазматические отношения и клеточная наследственность у амеб».

Fig. 2. A.L. Yudin's book "Nuclear-Cytoplasmic Relationships and Cellular Heredity in Amoebae".

Уже в первой статье Юдина «О роли ядра и цитоплазмы в наследовании некоторых признаков», опубликованной в 1961 г., намечена оригинальная программа его подхода (Юдин, 1961). Основные компоненты задуманной большой программы были таковы. Собрать коллекцию мировых линий «амебы обыкновенной», изучить их клональные различия по разным физиологическим признакам (выживаемость, теплоустойчивость, время размножения) и по ряду биохимических признаков – устойчивость к метионину, этиловому спирту, антибиотикам. Затем систематически исследовать роль ядра и цитоплазмы на основе трансплантационной микрохирургии – пересадки ядер между линиями, которые отличаются по наследуемым особенностям.

Укажу основные типы филигранных опытов Юдина по клеточной микрохирургии у амеб:

1. Замена ядра одной линии на ядро другой линии, такие клетки называют гетерокарионы или разноядерные (от «гетеро» – разный», «карион» – ядро, *греч.*).
2. Анализ изменения свойств гетерокарионов.
3. Имплантация ядра из линии X в клетку линии Y на разное время – от нескольких секунд до часа и более, затем извлечение донорского ядра и анализ характера изменений наследственных свойства ядра реципиента и ядра донора.
4. Трансплантация цитоплазмы из линии X в клетку линии Y с последующим анализом.
5. Получение временного дигетерокариона из клонов X и Y, затем разрезание амебной клетки на две половины с одним ядром в каждой, регенерация половинок до отдельных клеток, получение от них клонов и анализ изменений в ряду клеточных поколений.

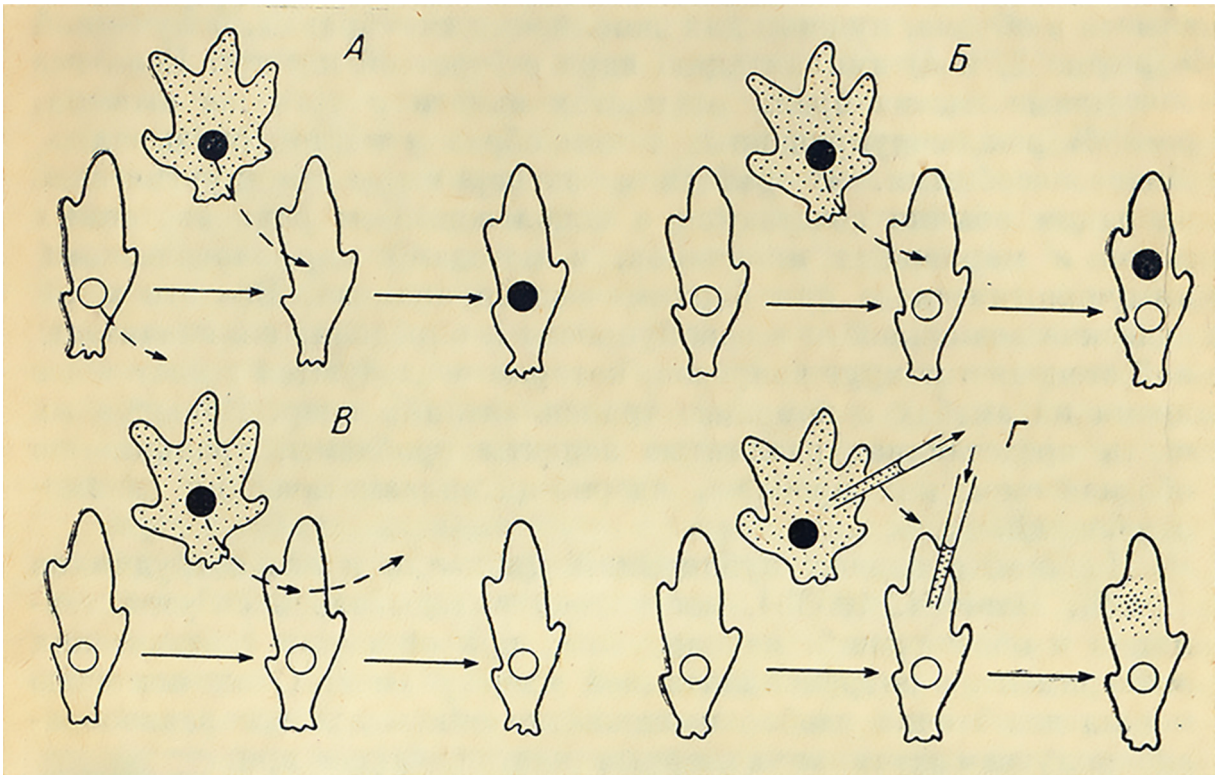


Рис. 3. Основные типы микрохирургических операций у крупных одноядерных амеб (Юдин А.Л., 1982, с. 16).

А – получение ядерно-цитоплазматического «гибрида», [ядро одной линии в другой цитоплазме – *МГ*]; *Б* – получение дигетерокариона [два ядра из разных линий вместе в одной цитоплазме – *МГ*]; *В* – временная имплантация ядра (введение в клетку ядерных продуктов) [т.е. в другую цитоплазму лишь на некоторое время и затем удаление – *МГ*]; *Г* – трансплантация цитоплазмы [из клеток одной линии в цитоплазму другой линии – *МГ*].

Fig. 3. Major types of microsurgical manipulations in large uninucleate amoebae used in A.L. 's experiments (Yudin A., 1982, p. 16).

A – production of a nuclear-cytoplasmic hybrid; *B* – production of a diheterokaryon; *C* – temporary nuclear implantation; *D* – cytoplasmic implantation.

Один сеанс такой филигранной клеточной микрохирургии – помещение амеб в специальную камеру, самой операцией и перенесением оперированных клеток в пробирки с культуральной средой – занимал в опытах Юдина всего 3-4 минуты!

Советую читателю потратить несколько минут, чтобы вглядеться в рисунок основных вариантов, проводимых Юдиным виртуозных клеточных операций (рис. 3). Одна линия амебных клеток обозначена штриховкой, а ее ядро зачернено. Другая линия обозначена белым цветом.

За рабочий день Юдину удавалось сделать около 100 пересадок ядра и цитоплазмы (!). Этот результат, пожалуй, превышает по эффективности все другие сходные опыты в цитогенетике на одноклеточных организмах. Но также и подобные опыты в культуре соматических клеток многих многоклеточных организмов, включая распространенные ныне процедуры по искусственному оплодотворению яйцеклеток в пробирке. При трансплантациях ядер среди амеб одной и той же линии (гомотрансплантация), выживаемость клонов, полученных от оперированных амеб, достигала 90 %. Во всех этих виртуозных микрохирургических опытах сказалось мастерство экспериментатора Юдина. Оно, видимо, передалось ему по наследству от его отца Льва Юдина, художника-силуэтиста.

Трансплантационная несовместимость у амеб

В первых же опытах Юдина и его коллег была установлена клеточная несовместимость ядра и цитоплазмы в клетках разных видов амеб. Основные опыты проводились на примере одноядерной обыкновенной амебы вида и крупной многоядерной амебы *Pelomyxa carolinensls* Wilson (= syn. *Chaos chaos* L.). Если ядро одноклеточной амебы имплантировали в клетку крупной многоядерной амебы на срок всего 25 секунд (!) и затем его извлекали, то многоядерные амебы-реципиенты вскоре погибали из-за аномалий клеточного деления. Отсюда следует, что некий летальный фактор из ядра одноклеточной амебы поступал в цитоплазму и ядро чужеродных клеток и приводил к гибели.

Далее Юдин установил, что и для донорского ядра обыкновенной амебы даже кратковременное пребывание в цитоплазме другого вида не проходит бесследно. Такое ядро становится функционально неполноценным. Когда его имплантируют затем в денуклеированную клетку своего же вида (обычно это безвредная операция), такое, побывавшее «в другом королевстве» ядро не образует жизнеспособные клоны. Более того, два ядра из разных линий, побывавшие недолго в одной клетке, будучи подсажены затем в клетки с ядрами своих линий своих линий, размножались, но быстро

погибали! Тогда как клетки с двумя нетронутыми ядрами своих линий, прекрасно и длительно размножались.

Даже если такую двуядерную клетку через 30 минут после ее образования разрезать на одноядерные фрагменты и вырастить каждую половинку до полноценной амебы, то оба таких клона в большинстве случаев оказывались мало жизнеспособны. Просто поразительно. И это несмотря на то что ядро одной из двуядерных клеток амеб никогда не контактировало с чужой цитоплазмой! Непосредственные инъекции цитоплазмы одноядерной амебы в клетки многоядерной амебы тоже оказались повреждающими. Подобные впечатляющие микрохирургические опыты позволили установить в клетке быстрое и сложное регуляторное взаимовлияние ядерных и цитоплазматических факторов.

«Фактор несовместимости» поступает из ядер и мигрирует из ядра в цитоплазму и в обратном направлении. Он первично повреждает ядро, блокируя синтез РНК и подавляя клеточное деление. Тонкие трансплантационные опыты Юдина на амебах, начатые в начале 1960-х гг., выявили регуляторную двустороннюю миграцию активных факторов в системе ядро-цитоплазма. Тем самым неопровержимо было установлено влияние цитоплазматических факторов на генотипическую изменчивость и межвидовые различия.

В результате проведенных впечатляющих исследований возникла следующая проблема. Каким образом через мембранные поры ядра, ионные каналы происходит постоянный двусторонний материально-информационный поток. Это во многом неясно до сих пор. Как резонно заметил патриарх цитологии В.Я. Александров, за привычной фразой статей и учебников: «*информационная РНК переходит из ядра в цитоплазму*» – *скрывается бездна нашего незнания*».

Теперь обрисую в контексте тонких исследований Юдина интеллектуальный ландшафт в области генетики по проблеме «ядро–цитоплазма» в конце 1950-х–1960-е гг.

Концепция «главной молекулы» и редукционизм

В 1956 г. в Институте Джонса Хопкинса в Балтиморе (США) состоялся Международный симпозиум «Химические основы наследственности» (перевод Трудов на русский язык 1960 г.). В симпозиуме участвовали около 150 ведущих специалистов в области молекулярной биологии и генетики. Среди них будущие Нобелевские лауреаты: Ф. Крик и Дж. Уотсон, А. Корнберг, С. Очоа, М. Дельбрюк, Ж. Моно, Ф. Жакоб. Идеи и факты, доложенные на этом симпозиуме, надолго послужили ориентиром в понимании структуры и функции генов и механизмов наследственности.

Стержень докладов по анализу свойств нуклеиновых кислот, их роли в процессах трансформации, трансдукции, воспроизведения составила высказанная в 1953 г. гипотеза «двойной спирали» Дж. Уотсона и Ф. Крика. Из этой модели следовало, что ген можно представить как локус нуклеиновой кислоты, воспроизведение – как авторепликацию двойной цепи ДНК, мутацию – как изменение структуры ДНК в пределах локуса или хромосомы. Функцию генов вскоре можно было представить как перевод информации, заложенной в данном локусе ДНК в специфичные свойства кодируемого белка через три матричных процесса – редупликация, транскрипция и трансляция. В последующие 10–15 лет выяснение молекулярно-генетических механизмов этой цепи событий происходило как серия ослепительных открытий, многие из которых удостоены Нобелевских премий. Их присуждение – определенный объективный показатель, «путевые столбы» в развитии генетики. В период с 1959–1969 г. из большого древа дисциплин в области биологии и медицины около 50 % премий были присуждены за открытия в области структуры и функции генов.

Под влиянием этих успехов стало казаться абсолютно убедительным сведение всех наследственных изменений к моргановским мутациям. Возобладала концепция, остроумно названная на этом же симпозиуме известным генетиком простейших Дэвидом Нэнни (1925–2016) – «*абсолютистское правление главных молекул*». Согласно ей, лишь молекулы ДНК – носители наследственной информации, управляют всей активностью клетки. Остальные компоненты клетки имеют подчиненное несамостоятельное значение.

Однако в докладе «Роль цитоплазмы в наследственности» Нэнни привел серию фактов из области генетики простейших в пользу более демократической организации наследственности на основе принципа, названного им «*динамическое равновесие*». В клетке действует самовоспроизводящаяся система молекул, особенности которой определяются функциональными взаимодействиями между ними. Такая система способна действовать в разных режимах, контролируя появление альтернативных признаков. Две концепции не исключают друг друга, они дополнительны.

Долгое доминирование концепции «главной молекулы» имело далеко идущие научные и методологические следствия. Например, при изучении реакции клетки на повреждения абсолютный перевес получили исследования по изучению репарации повреждения ДНК, вытеснив из поля зрения все другие аспекты проблемы клеточной репарации. Как горестно заметил В. Я. Александров «*в науке часто приходится за большие успехи в какой-либо одной сфере расплачиваться забвением других ее областей*».

Преимущественное сосредоточение ДНК в ядре клетки и практическое отсутствие ее в цитоплазме привело поначалу к отрицанию или принижению роли цитоплазматической наследственности. В прекрасной сводке генетика и молекулярного биолога Р.Б. Хесина «Непостоянство генома» 1984 г. есть честная ретроспективная ремарка: «*Но ведь только сравнительно недавно доказано, что, например, митохондрии обладают собственными хромосомами, аппаратами репликации ДНК, рекомбинации, транскрипции и трансляции. А ведь четверть века назад я писал (прошу прощения у тогдашних читателей), что возможность синтеза ДНК в цитоплазме кажется маловероятной*» (Хесин, 1984, с. 222). Подобные признания редки и необычайно интересны с позиции истории генетики.

Вплоть до 1970-х гг. научное сообщество холодно и недоверчиво воспринимало работы по изучению наследственных факторов вне хромосом. Автор книги «Цитоплазматические гены и органеллы» Руфь Сэджер (1975) замечает: «*Литературу по цитоплазматической генетике рассматривали скорее как пятно, компрометирующее науку, чем*

как подлинную составную часть более полной генетической теории...

С точки зрения развития научных идей здесь особенно интересно то, что открытие ДНК в хлоропластах и митохондриях сыграло решительную роль в признании цитоплазматических генов как реального факта, а не артефакта. Общее мнение повернулось на 180°, перейдя от одной крайности («цитоплазматических генов не существует, так как мы не видим в цитоплазме хромосом») к другой («в цитоплазме есть ДНК, а значит, там должны быть и гены»)» (С. 11, 12). Это ироничное замечание описывает реальную ситуацию, которая обычно складывается в научном сообществе для тех, кто отходит от общепринятой научной парадигмы.

В этом контексте оказались очень важны результаты опытов Юдина о несомненном влиянии регуляторных цитоплазматических факторов на наследуемые изменения и постоянном информационно-молекулярном «диалоге» ядро-цитоплазма.

Генетическая нестабильность в гетерокарионах амеб

В оригинальной серии других опытов Юдина и его коллег был впервые в генетике обнаружен удивительный феномен: наследуемая нестабильность альтернативных признаков и колебательный режим в их проявлении. Постоянные переключения с одного наследуемого признака на альтернативный. Схема опытов была такова.

Брали две изученных ранее линии амеб, которые ясно различались по маркерным наследуемым признакам: устойчивость к высокой концентрации метионина, к этиловому спирту, теплоустойчивость, скорость прикрепления амеб к субстрату и скорость размножения. Получали дигетерокарионы, а затем через разные промежутки времени разрезали их тонкой стеклянной иглой на две одноядерные половины. Затем из каждой половины выращивали клоны. Полученные клоны затем многократно тестировали в разные промежутки времени по альтернативным маркерным признакам.

Оказалось, что те же самые клоны в сериях последовательных тестов проявляли то один, то другой альтернативный признак или оказывались промежуточными по характеру проявления. Эти колебания могли происходить даже в течение одних суток. В каждый данный момент тестирования разные выборки из одной и той же культуры измененного клона вели себя одинаково. Контрольные клоны оставались стабильными на протяжении многих поколений.

Обнаруженная наследуемая нестабильность была результатом взаимодействия именно ядер в гетерокарионе, ведь оба из них находились в общей цитоплазме, разделенной пополам. Естественный вывод из этих данных таков. Фактор, или сигнал на основе которого происходит межъядерное взаимодействие, должен исходить из одного ядра дигегерокариона в цитоплазму и из нее проникать во второе ядро. Причем, измененными оказываются оба ядра двуядерной клетки. Последствия взаимодействия ядер были найдены у отдаленных потомков спустя десятки поколений. Так была открыта особая форма неканонической наследственности: реплицирующаяся нестабильность.

Интересно было при этом выяснить минимальное время, необходимое для генетического взаимовлияния ядер гетерокариона. Оно оказалось достаточно коротким и различалось для разных признаков. В случае устойчивости к этиловому спирту хватало около 5 минут, а в случае устойчивости к метионину – всего 4–6 секунд их совместного пребывания!

Выяснился и другой интересный аспект этого феномена. В двуядерных клетках между ядрами генотипически одинаковых нестабильного и стабильного клонов тоже происходило взаимодействие. Стабильное ядро дестабилизировалось и возникал колебательный режим. Свойство нестабильности обнаруживало как бы «инфекционный» характер.

В последней главе своей книги Юдин справедливо связал истолкование своих оригинальных данных с феноменом динамической наследственности и моделями Моно и Жакоба. А также с гипотезой динамической наследственности и концепции эпигена, которую разрабатывал генетик-математик Рустем Чураев в Академгородке в лаборатории генетики популяций профессора В.А. Ратнера (Чураев, 1974). На историко-научном аспекте этой проблемы следует остановиться особо (Голубовский, Чураев, 1997).

Динамическая наследственность и эпигены

На основе исследований по генетике простейших протистолог Дэвид Нэнни в 1958 г. предложил термин «эпигенетическая изменчивость». Сюда он отнес наследуемые обратимые изменения клеточной наследственности, не сопровождаемые структурными изменениями ДНК (Nanney, 1958). Этот был более узкий, но и более определенный термин нежели термин «эпигенетика», который предложил в 1942 г. английский генетик Конрад Уоддингтон. Феномен эпигенетической изменчивости выявился также и в генетике соматических клеток многоклеточных организмов. Со временем область применения термина «эпигенетическая наследственность» также расширилась.

Оленов, куратор и наставник Юдина, был в числе первых генетиков, кто привлек внимание к этой проблеме. В статье 1965 г он использовал термин «эпигеномная изменчивость» (Оленов, 1965). Двойной смысл термина «эпигенетика», их отличия и соприкосновение, ясно проанализировал теоретик генетики David Haig (2004, 2012).

Понятие наследственности и наследственной памяти включает в себя три аспекта: хранение, кодирование и передача наследственной информации. Возможны структурные, и динамические способы хранения, кодирования и передачи. При структурном варианте кодирование происходит путем определенного порядка оснований ДНК и РНК, а передача – путем конвариантной редупликации. В случае динамической или эпигенетической наследственной памяти кодирование возможно на уровне регуляторных взаимодействий макромолекул, хранение – путем передачи регуляторных макромолекул между дочерними клетками.

Открытие в самом начале 1960-х гг. Ж. Моно и Ф. Жакобом принципов регуляции действия генов, их подразде-

ление на структурные и регуляторные, их организация в опероны, трансформировало классическое моргановское представление о наследственности. Авторы обосновали необходимость включать в сферу наследственности не только структурную, но и динамическую память. А именно: *«координированную программу синтеза белков и способы, которыми этот синтез контролируется»*. Клетка способна целенаправленно переключаться с одной программы функционирования на другую в зависимости от метаболической ситуации.

Концептуальный смысл своих открытий, доложенных на симпозиуме в Колд Спринг Харбор в 1961 г., Моно и Жакоб суммировали в итоговых размышлениях. Они красноречиво названы «Телеономические механизмы клеточного метаболизма, роста и дифференцировки» (Mono, Jacob, 1961). Термин «телеономия» (родственный термину телеология философа Аристотеля) был введен в литературу по эволюционной биологии в 1958 г. Он означает целеполагание, характерное для биологических систем.

Телеономия, согласно В.Я. Александрову, это биологическая (клеточная) целенаправленность, которая ярко проявляется при отклонениях параметров среды от нормы. Биологические системы способны к адаптации, а при повреждении к репарации и регенерации нарушенных функций и структур (Александров, 1985). Зоолог и эволюционист Лев Семенович Берг в своей концепции номогенеза полагал, что целесообразное реагирование есть имманентное свойство живых систем, начиная с клетки. По биологической важности это свойство можно сопоставить с самовоспроизведением.

Фейерверк идей доклада Моно и Жакоба в значительной степени определил направление исследований в области наследственности и генетической регуляции в последующие годы Ясное положение, что есть особые регуляторные гены, способные менять свое состояние не меняя структуры, в ответ на сигнал со стороны генома или среды, сдвинуло с мертвой точки многие классические исследования, застывшие с 1920-1930-х гг. К примеру, исследования в области генетики пола, канцерогегнеза и дифференцровки (Голубовский, 2000).

Основное звено моделей Моно и Жакоба – циклические системы с обратными связями между продуктами генов-регуляторов и структурных генов. В одной из моделей обратная связь конструировалась таким образом, что продукт определенного структурного гена инактивировал продукт гена-регулятора, который репрессировал этот же структурный ген. Такая система может служить простейшим примером автокаталитической и самоподдерживающейся системы. В отсутствие метаболической блокады репрессора данный генопродукт не синтезируется, система заблокирована. Временный контакт с индуктором деблокирует систему, переключает ее в постоянно активное состояние. Поразительно, но эта воображаемая система была затем обнаружена у ряда генов, контролирующих размножение фага лямбда в кишечной палочке.

В ряде модельных системах Моно и Жакоб постулировали другие удивительные режимы их функционирования. Мог возникать эффект косупрессии, когда отсутствие продукта какого-либо одного из генов или его временная инактивация выключала обе ген-ферментные системы.

Был также предсказан эффект взаимного исключения, когда продукт одного гена блокировал активность другого – и наоборот. Феномен взаимного погашения обнаружили спустя 30 лет в опытах с трансгенными растениями.

Наконец, в одной модели с обратными связями возникал колебательный режим, когда регулярно включаются то одни, то другие гены. Колебательный режим впервые был экспериментально открыт именно в исследованиях Юдина в его опытах на амебах.

Становление смыслового поля понятий в области динамической или эпигенетической наследственности в определенной мере повторяет извилистый путь понятий классической генетики (Голубовский, 2000). Термин «генетика» предложил в 1905 г. Уильям Бэтсон, а ранее в 1902 г. и он же ввел термины «гомозигота» и «гетерозигота». Термины «ген», «генотип» и «фенотип» появились позднее. Их ввел в 1909 г. датский генетик Вильгельм Иогансен. Тогда же он предложил термин «ген» как единицу наследственной изменчивости, вовсе не связывая ген с каким-либо материальным носителем, как это сделал позднее Морган.

В случае эпигенетики само название этой области и термины «эпигенетический» и «эпигенотип» появились ранее, чем было введено понятие «эпиген». В 1975 г. его ввел биолог-математик Рустем Чураев (1975). Эпигеном была названа единица динамической памяти, циклическая система, которая имеет не менее двух режимов функционирования подчиненных ей генов и способная сохранять каждый из режимов в последовательном ряду поколений. Обратная связь может быть позитивной или негативной. Возможны одно- и двухкомпонентные эпигены и более сложные их композиции.

Гипотеза эпигена через 25 лет после того, как была сформулирована, получила достойное завершение. Чураев и его коллеги в 2000 г. осуществили синтез эпигена. Альтернативный режим функционирования соответствовал предсказанию теории (Tchuraev et al., 2000).

Понятие «эпигенотип» в рамках концепции эпигена и связанной с ним символики получает более конкретный смысл, как перечень генов, входящих в эпигены с указанием их состояния. Интересен логический анализ результатов скрещивания разных эпигомозигот A^1A^1 и A^0A^0, которые отличаются по состоянию эпигена – активный и неактивный. В потомстве эпигетерозигот A^1A^0 в случае трансактивации вознкает неменделевское наследование, вплоть до «поглощения» неактивного эпигена в ряду поколений. В логическом соответствии с терминами «ген» и «аллель» можно говорить об эпиаллелях или разных состояниях эпигена. Термины «эпиаллели» и «эпимутации» уже вошли в молекулярную генетику. Но термин «эпиген» еще ждет признания.

Еще одно удивительное следствие эпигенетической изменчивости. Если клеточная система одноклеточного организма включает хотя бы пять эпигенов с двумя состояниями и режимами функционирования, то возможно 2^5 или 32 разных наследуемых комбинаций. А при 10 эпигенах их число возрастает до 1024! Возможно, именно такое разнообразие

выявлено в трансплантационных опытах Юдина на одноклеточных амебах.

Р. Холлидей в 1987 г. ввел термин «эпимутация» для обозначения наследуемых обратимых изменений. Это логически соотносится с транскрипционным переключением эпигена из одного состояния в другое. Эпимутация происходит, например, при блокировании продукта гена-регулятора или при трансактивации транскрипции. В потомстве эпигетерозиготы A^1A^0 возможна унификация эпигенов и неменделевское наследование.

А.Л. Юдин и его коллеги получали массовые эпимутации при действии на стабильные клоны амебы актиномицином D и затем в последующих опытах действием антибиотиком на клоны инфузорий (Успенская, Юдин, 2000; Юдин, 2010; Uspenskaya, 2018). Антибиотик образует стабильный комплекс с ДНК и нарушает ДНК-зависимый синтез РНК или транскрипцию. Юдин справедливо ввел новый термин в концепцию эпигенетики и предложил называть агенты, подобные актиномицину как эпимутагены.

Юдин справедливо заключил, что в ходе его с коллегами филигранных опытов по клеточной наследственности у простейших получены новые оригинальные факты, которые вносят важный вклад в эпигенетику и общую и теоретическую генетику.

Список литературы / References

Александров В.Я. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985
[Alexandrov V.Ya. Cell reactivity and proteins. Leningrad: Nauka Publ., 1985 (in Russian)]

Александров В.Я. Трудные годы советской биологии. СПб.: Наука, 1992
[Alexandrov V.Ya. The difficult years of Soviet biology. Saint Petersburg: Nauka Publ., 1992 (in Russian)]

Афонькин С.Ю. Памяти Александра Львовича Юдина (22.02.1932–13.04.2007). *Историко-биологические исследования*. 2007;9(4):113-118. doi 10.24411/2076-8176-2017-11934
[Afon'kin S.Y. In memoriam of Alexander L. Yudin (22.02.1932-13.04.2007). *Stud Hist Biol.* 2007;9(4):113-118. doi 10.24411/2076-8176-2017-11934 (in Russian)]

Волков С. Шостакович и Сталин. Художник и царь. М.: ЭКСПО, 2004
[Volkov S. Shostakovich and Stalin. The artist and the tsar. Moscow, 2004 (in Russian)]

Голубовский М.Д. Век генетики. Эволюция идей и понятий. Санкт-Петербург: Борей, 2000
[Golubovsky M.D. The age of genetics. The evolution of ideas and concepts. St. Petersburg: Borey Publ., 2000 (in Russian)]

Голубовский М.Д., Чураев Р.Н. Динамическая наследственность и эпигены. *Природа*. 1997;4:199-209
[Golubovsky M.D., Churaev R.N. Dynamic heredity and epigenes. *Priroda*. 1997;4:199-209 (in Russian)]

Жимулёв И.Ф., Дубинина Л.Г. Новое о «Письме трёхсот» – массовом протесте советских учёных против лысенковщины в 1955 г. *Вестник ВОГиС*. 2005;9(1):13-33
[Zhimulev I.F., Dubinina L.G. New information about the "Letter of the Three Hundred" – a mass protest of Soviet scientists against Lysenkoism in 1955. *Vestnik VOGiS*. 2005;9(1):13-33 (in Russian)]

Захаров И.К., Шумный В.К. К 50-летию «Письма трёхсот». *Вестник ВОГиС*. 2005;9(1):12-13
[Zakharov I.K., Shumny V.K. On the 50th anniversary of the "Letters of Three Hundred". *Vestnik VOGiS*. 2005;9(1):12-13 (in Russian)]

Захаров-Гезехус И.А. Юдины. Три портрета. М.: Ваш формат, 2025
[Zakharov-Gezekhus I.A. The Yudins. Three Portraits. Moscow, 2025 (in Russian)]

Лебедева Л.И., Захаров И.К. Юлий Яковлевич Керкис: К 100-летию со дня рождения (1907–1977). *Генетика*. 2007;43(2):284-288
[Lebedeva L.I., Zakharov I.K. Yuli Ya. Kerkis: On the 100th anniversary of his birth (1907–1977). *Genetika*. 2007;43(2):284-288 (in Russian)]

Оленов Ю.М. Гены и эпигеномная изменчивость. *Цитология*. 1965;7:285-302
[Olenov Yu.M. Genes and epigenomic variability. *Tsitologiya*. 1965;7:285-302 (in Russian)]

Сэджер Р. Цитоплазматические гены и органеллы. М.: Мир, 1975
[Sager R. Cytoplasmic genes and organelles. N.Y.-L.: Acad. Press, 1972]

Успенская З.И., Юдин А.Л. Наследование серотипов в эксконьюгантном потомстве инфузорий дилептусов *Dileptus anser*. *Цитология*. 2000;42(11):1103-1110
[Uspenskaya Z.I., Yudin A.L. Inheritance of serotypes in the ex-conjugated offspring of *Dileptus anser* ciliates. *Tsitologiya*. 2000;42(11):1103-1110 (in Russian)]

Хесин Р.Б. Непостоянство генома. Москва: Наука, 1984
[Khesin R.B. The variability of the genome. Moscow: Nauka Publ., 1984 (in Russian)]

Чураев Р.Н. Гипотеза об эпигене. В: Исследования по математической генетике. Новосибирск: Наука, 1975;77-94
[Churaev R.N. The hypothesis of the epigenome. In: Research on mathematical genetics. Novosibirsk: Nauka Publ., 1975;77-94 (in Russian)]

Юдин А.Л. О роли ядра и цитоплазмы в наследовании некоторых признаков. *Цитология*. 1961;3(5):569-576
[Yudin A.L. On the role of the nucleus and cytoplasm in the inheritance of certain traits. *Tsitologiya*. 1961;3(5):569-576 (in Russian)]

Юдин А.Л. Ядерно-цитоплазматические отношения и клеточная наследственность у амеб. Ленинград: Наука, 1982
[Yudin A.L. Nuclear-cytoplasmic relations and cellular heredity in amoebas. Leningrad: Nauka Publ., 1982 (in Russian)]

Юдин А.Л. Ю.М. Оленов – 100 лет со дня рождения. Доклад на Насоновских чтениях в Институте цитологии РАН 26 декабря 2007 г. Машинопись (личный архив М.Д. Голубовского[2])
[Yudin A.L. Yu.M. Olenov – 100 years since his birth. Report at the Nasonov readings at the Institute of Cytology of the Russian Academy of Sciences on December 26, 2007. Typescript (personal archive of M.D. Golubovsky) (in Russian)]

Юдин А.Л. Генетика или эпигенетика? Частный случай из жизни инфузорий. *Экологическая генетика*. 2010;8(4):25-29
[Yudin A.L. Genetics or epigenetics? A peculiar case from the ciliate life. *Ecol Genet*. 2010;8(4):25-29 (in Russian)]

Haig D. The (dual) origin of epigenetics. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*. 2004;69:67-70. doi 10.1101/sqb.2004.69.67

Haig D. Commentary: The epidemiology of epigenetics. *Int J Epidemiol*. 2012;41(1):13-16. doi 10.1093/ije/dyr183

Mono J., Jacob F. General conclusions: teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth and differentiation. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*. 1961;26:389-401. doi 10.1101/sqb.1961.026.01.048

Nanney D.L. Epigenetic control systems. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1958;44(7):712-717. doi 10.1073/pnas.44.7.712

Tchuraev R.N., Stupak I.V., Tropynina T.S., Stupak E. Epigenes: design and construction of new hereditary units. *EFNS Lett*. 2000;486(3):200-202. doi 10.1016/s0014-5793(00)02300-0

Uspenskaya Z.I. Epigenetic factors in vital functions of the ciliate *Dileptus anser*. *Protistology*. 2018;12(2):61-72. doi 10.21685/1680-0826-2018-12-2-1

[2] А.Л. Юдин передал мне этот неопубликованный текст – *Прим. автора*.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.
Поступила в редакцию 15.05.2026. После доработки 15.06.2026. Принята к публикации 15.06.2026

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2026 • 12 • 3 • 145-152

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2026-12-18

Оригинальное исследование

Программная архитектура модуля для цифровой платформы «Моделирование генных сетей»

Ф.В. Казанцев [1] ✉, А.М. Мухин [1], А.А. Долматова [1, 2], Ю.Г. Матушкин [1], С.А. Лашин [1]

Аннотация. В работе представлено описание архитектуры универсального вычислительного модуля, предназначенного для решения широкого спектра задач системной биологии, включая массовые вычисления, сканирование параметров и анализ чувствительности моделей. Анализ образовательной и исследовательской практики показывает, что растущая доля информационных технологий в биологических исследованиях требует от специалистов высокой технической культуры, что нередко вызывает методологические затруднения. В статье рассмотрены механизмы организации запуска и взаимодействия с вычислительными модулями на уровне операционной системы, что позволяет глубже понять принципы работы современных конвейерных инструментов обработки биологических данных. Обсуждаются типичные проблемы, возникающие вследствие технических ограничений, и предлагаются рекомендации по организации вычислительного процесса на персональных компьютерах для минимизации риска сбоев. В приложении к статье приведен программный код базовых вычислительных модулей и пример их интеграции в автоматизированный конвейер, включающий подготовку параметров, массовые вычисления с сохранением метаданных, постобработку и визуализацию результатов применительно к задаче математического моделирования генных сетей.

Ключевые слова: системная биология; математическое моделирование; шаблонная модель; унифицированный вычислительный модуль; массовые вычисления; варьирование параметров; вычислительный анализ; автоматизация исследований
Для цитирования: Казанцев Ф.В. , Мухин А.М., Долматова А.А., Матушкин Ю.Г., Лашин С.А. Программная архитектура модуля для цифровой платформы «Моделирование генных сете. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2026;12(3):145-152. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-18
Финансирование: Работа выполнена при поддержке бюджетного проекта № FWNR-2026-0023.

Original article

Software architecture of the module for the digital platform Gene Network Modeling

F.V. Kazantsev [1] ✉, A.M. Mukhin [1], A.A. Dolmatova [1, 2], Yu.G. Matushkin [1], S.A. Lashin [1]

Abstract. An analysis of educational and research practices shows that the increasing role of information technologies in biological research demands a high level of technical proficiency from specialists, which often leads to methodological challenges. Here we present the architecture of a universal computational module designed to address a wide range of systems biology tasks, including batch computing, parameter scanning, and model sensitivity analysis. The paper examines the mechanisms for launching and interacting with computational modules at the operating system level, providing a deeper understanding of the principles underlying modern pipeline tools for biological data processing. Typical problems arising from technical limitations are discussed, and recommendations are provided for organizing computational workflows on personal computers to minimize the risk of system failures. The appendix provides the source code for basic computational modules and an example of their integration into an automated pipeline, which includes parameter preparation, batch computing with metadata preservation, post-processing, and result visualization, applied to the mathematical modeling of gene networks.

Key words: systems biology; mathematical modeling; template model; unified computational module; batch computing; parameter variation; computational analysis; research automation
For citation: Kazantsev F.V., Mukhin A.M., Dolmatova A.A., Matushkin Yu.G., Lashin S.A. Software architecture of the module for the digital platform Gene Network Modeling. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2026;12(3):145-152. doi 10.18699/letvjgb-2026-12-18
Funding: This paper was supported by the budget project No. FWNR-2026-0023.

[1] 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
[2] Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия
Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia
✉ KazantcevFV@icg.sbras.ru, Kazfdr@bionet.nsc.ru

© Казанцев Ф.В. , Мухин А.М., Долматова А.А., Матушкин Ю.Г., Лашин С.А., 2026

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

Введение

Исследовательские задачи в области биологии претерпевают значительные изменения под влиянием современных технологий и развития материально-технической базы. Массовое использование высокопроизводительного оборудования приводит к накоплению больших массивов биологических данных, что требует от исследователя уверенного владения вычислительными методами для их обработки. Ключевые компетенции в этой области включают: подготовку данных в формате, пригодном для автоматизированного анализа; управление множественными запусками программ обработки данных; навыки работы с высокопроизводительными вычислительными кластерами (англ. high performance cluster – HPC).

Акцент в научных работах смещается от методов первичного получения данных к их высокоуровневой обработке, которая может включать несколько шагов анализа с применением математических и статистических методов. Однако у специалистов с фундаментальным биологическим образованием интеграция современных вычислительных инструментов может вызывать затруднения. Типичный сценарий работы исследователя зачастую сводится к поиску готового программного обеспечения (нередко с графическим интерфейсом), что при решении задач, даже незначительно отличающихся от стандартных, приводит к фрагментации рабочего процесса: многократному запуску программ в ручном режиме, ручной передаче файлов между ними и последующей обработке результатов в программах поддержки электронных таблиц широкого профиля, например Microsoft Excel.

Значительно более эффективным подходом к организации рабочего процесса является полная автоматизация последовательности отдельных шагов анализа в виде воспроизводимого вычислительного сценария (конвейера). В таком сценарии каждый этап документирован, а процесс обработки данных является однозначным и детерминированным. Роль исследователя в этом сценарии включает в себя подготовку входных данных, контроль промежуточных результатов и модификацию параметров сценария при изменении условий задачи. Отметим, что такая автоматизация – лишь один из больших этапов научного исследования, который также можно разбить на несколько стадий.

В данной работе рассматриваются принципы построения базового вычислительного модуля, правила его создания и контроля корректности исполнения. Вычислительный модуль определяется как универсальный, автономно выполняемый компонент сценария. В статье описаны правила интеграции модуля в конвейер обработки данных, а также масштабирование сценария на этапах от загрузки входных данных до визуализации результатов. В рамках цифровой платформы «Моделирование генных сетей», разрабатываемой в ИЦиГ СО РАН, реализованы сценарии, оформленные по этим рекомендациям.

Программные технологии и методы

Под вычислительным модулем понимается автономная вычислительная единица, запуск которой не требует наличия интегрированной среды разработки (IDE) или иной специализированной программы. Таким образом, запуск осуществляется непосредственно средствами операционной системы. Построение конвейеров обработки данных может быть реализовано как с использованием командных оболочек, например BASH, так и скриптовых языков высокого уровня, например Python, R, Julia. В работе описаны стандартные механизмы обмена данными и состояниями, поддерживаемые в языках программирования C++, Python, Octave, а также в других специализированных инженерных средах. Функционирование подобных программных модулей и сценариев кроссплатформенно и совместимо с вычислительными инфраструктурами операционных систем (Барретт, 2026).

Результаты

Базовый модуль расчета

Под *базовым модулем* в данной работе понимается единица обработки информационного блока, т. е. программная реализация, выполняющая обработку определенного набора данных. Это могут быть: скомпилированная программа, которая обрабатывает блок информации; сценарий, интерпретируемый средствами одного из языков программирования и обрабатывающий блок информации; сценарий обработки блока информации средствами операционной системы.

При проектировании модуля, ориентированного на встраивание в автоматизированные сценарии, необходимо обеспечить унификацию точек его взаимодействия с внешней средой. Эти точки служат механизмом управления работой программы и мониторинга корректности ее исполнения. Внешнее управление должно обеспечивать единообразие процесса запуска и получения результатов, гарантируя *воспроизводимость* и *повторяемость* вычислений (Tiwari et al., 2021). При выполнении модуля не должно быть никаких прерываний для взаимодействия с пользователем. Задача может иметь статус «успешно выполнена», или завершаться с информированием об ошибке исполнения.

Воспроизводимость определяется как способность системы выдавать идентичные результаты при передаче одинаковых входных параметров на различных вычислительных узлах (при условии, что в рамках вычислений не используются стохастические методы). Это достигается тем, что все параметры вычислительной процедуры, влияющие на ход выполнения, задаются в виде входных параметров модуля (параметры запуска и/или переменные окружения). В случае использования стохастических алгоритмов для обеспечения консистентности необходимо фиксировать начальное значение генератора псевдослучайных чисел (англ. seed), так же, через переменные окружения или параметры запуска (Dutta et al., 2022).

Повторяемость подразумевает получение согласованных результатов при использовании альтернативной реализации модуля (например, написанной на другом языке программирования или с использованием иной библиотеки), что обеспечивает возможность взаимозаменяемости компонентов конвейера без нарушения логики передачи данных.

Запуск модуля

Стандартный запуск вычислительного модуля должен осуществляться через интерфейс командной строки (англ. command line interface – CLI). Для минимизации усилий по конфигурации регулярных запусков необходимо решить следующие задачи:

1. Передача параметров: все управляющие воздействия должны быть вынесены во входные аргументы командной строки. Параметры должны иметь значения по умолчанию, а программа должна поддерживать их вывод (например, через флаги `--help` или `--info`).
2. Управление путями сохранения: критически важен контроль текущей рабочей директории (параметр `cwd` – current working directory). Результаты работы должны сохраняться строго в директорию, указанную в параметрах запуска.
3. Контроль исполнения: статус завершения работы модуля должен однозначно интерпретироваться внешней системой через стандартные коды возврата (англ. exit codes).

Для реализации вышеописанных задач модуль должен:

1. Принимать и обрабатывать аргументы командной строки, используя общепринятые соглашения об именовании (например, `--input`, `--output`, `--prm` для путей к входным данным, выходной директории и файлу параметров соответственно (Барретт, 2026)).
2. Поддерживать передачу наборов параметров через структурированные, машино- и человеко-читаемые файлы (форматы CSV, TSV, JSON). Операции чтения и записи таких форматов поддерживаются библиотеками во многих популярных языках программирования и инженерных средах моделирования.
3. Осуществлять запись результатов исключительно в предварительно созданную выходную директорию.

а) При разрешении создания вложенных директорий существует риск появления трудноуловимых ошибок, связанных с возможным случайным использованием неоднозначно интерпретируемых символов в именах файлов и директорий (при наличии в пути до директорий пробелов, спецсимволов, символов в разных регистрах, символов языков, отличных от английского и т. п.).

б) При запрете создания директорий необходимо проконтролировать существование нужной директории до запуска модуля. В этой директории, и только в ней, модуль должен иметь права на создание файлов.

4. Возвращать системе целочисленный код завершения: `0` свидетельствует об успешном выполнении; любое ненулевое значение указывает на ошибку. Значения 0 и 1 зарезервированы за условиями успеха/неуспеха в общем смысле работы модуля. Вы можете специфицировать собственные коды для идентификации условий сбоя программы: `1` – сбой при выполнении; `2` – переданы неверные параметры или файл не найден; `3` – ошибка на этапе сохранения результатов вычислений и т. д. (Барретт, 2026).

Дополнительно следует предусмотреть параметр, управляющий очисткой выходной директории перед запуском. По умолчанию очистка не рекомендуется, что позволяет сохранять файлы параметров метода вместе с результатами расчета в одном месте для обеспечения полной воспроизводимости вычислительного эксперимента.

Пример базового модуля

В качестве демонстрационного примера рассматривается модуль, реализующий численный анализ математической модели гипотетической генной сети (ГГС4), состоящей из четырех белков, взаимно ингибирующих синтез друг друга (Лихошвай и др., 2003; Фадеев, Лихошвай, 2003; Kazantsev et al., 2025). Данная модель является модификацией классического репрессилятора (Elowitz, Leibler, 2000), (рис. 1, ребра генной сети, помеченные черным цветом), в которую добавлен четвертый белок, ингибирующий биосинтез остальных трех, при этом исходные белки также ингибируют его синтез (см. рис. 1, ребра генной сети, помеченные красным цветом). Математическая модель представляет собой систему из четырех обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ) с соответствующими параметрами (см. рис. 1, правая часть). Исходная модель репрессилятора при выбранных значениях параметров демонстрирует неустойчивое стационарное состояние и осциллирующее поведение. Включение белка P4 добавляет новый режим функционирования – триггерный, позволяющий переключаться между устойчивым стационаром и осцилляциями исключительно за счет варьирования начальной концентрации белка P4 (Kazantsev et al., 2025).

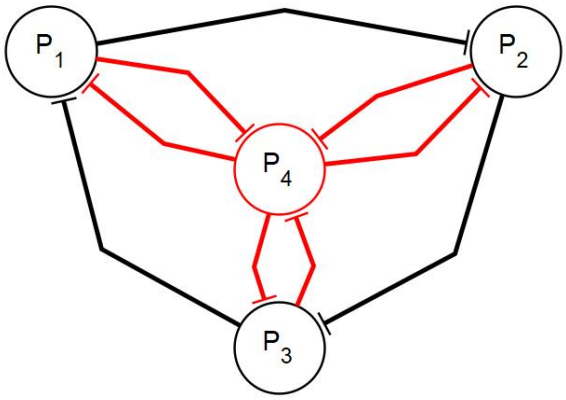
Представленная модель иллюстрирует возможности управления вычислительными сценариями для поиска границ параметров, разделяющих различные режимы функционирования системы. В приложении[1] приведены файлы модели и запуска вычислительного модуля, реализованные на языке программирования Python. Модель описана восемью параметрами: 4 начальные концентрации белков и 4 параметра уравнений модели: α или *kalpha* – базальный уровень экспрессии белка; γ или *kgamma* – коэффициент Хилла; *k* – константа ингибирования биосинтеза белка; *kd* – скорость диссипации белка. Дополнительные параметры управляют вычислительным процессом: время моделирования (`tEnd`) и интервал вывода данных (`printStep`). Все значения вынесены в конфигурационный табличный файл `default.csv` (см. приложение). Этот файл содержит параметры, которые будут использоваться на дальнейших этапах изложения как значения по умолчанию.

Запуск вычислительного эксперимента

Для запуска модуля рекомендуется создать отдельную рабочую директорию с минимальной глубиной вложенности, расположенную ближе к корневой директории файловой системы. Путь к директории должен содержать только символы латинского алфавита, а также допустимые специальные символы подчеркивания (`_`) или точки (`.`). Наличие пробелов или символов национальных алфавитов в путях недопустимо, так как это может привести к ошибкам чтения и записи файлов.

Следующим этапом необходимо перенести в созданную рабочую директорию файлы модели и сценариев вычисли-

[1] Приложение см. по адресу:
https://pismavavilov.ru/wp-content/uploads/2026/09/appx2.zip



$$\frac{dP1}{dt} = \frac{a}{1+\left(\frac{P3}{k}\right)^{\gamma}+\left(\frac{P4}{k}\right)^{\gamma}} - kd \times P1$$

$$\frac{dP2}{dt} = \frac{a}{1+\left(\frac{P1}{k}\right)^{\gamma}+\left(\frac{P4}{k}\right)^{\gamma}} - kd \times P2$$

$$\frac{dP3}{dt} = \frac{a}{1+\left(\frac{P2}{k}\right)^{\gamma}+\left(\frac{P4}{k}\right)^{\gamma}} - kd \times P3$$

$$\frac{dP4}{dt} = \frac{a}{1+\left(\frac{P1}{k}\right)^{\gamma}+\left(\frac{P2}{k}\right)^{\gamma}+\left(\frac{P3}{k}\right)^{\gamma}} - kd \times P4$$

Рис. 1. Математическая модель гипотетической генной сети ГГС4. Слева – структурная схема с отображением процесса биосинтеза четырех белков и направление ингибиторных воздействий. Справа – соответствующая структуре система дифференциальных уравнений, учитывающая процессы деградации синтезируемых белков. Черным цветом отмечена структура и уравнения, относящиеся к модели репрессилятора (Elowitz, Leibler, 2000). Красным цветом отмечены дополнения к структуре модели и соответствующие им изменения в уравнениях модели по отношению к модели репрессилятора.

Fig. 1. Mathematical model of the hypothetical gene network HGN4. Left: a structural diagram showing the biosynthesis process of four proteins and the directions of inhibitory interactions. Right: the corresponding system of ordinary differential equations, incorporating the degradation processes of the synthesized proteins. The structure and equations pertaining to the repressilator model (Elowitz, Leibler, 2000) are highlighted in black. Additions to the model structure and the corresponding changes in the equations, relative to the repressilator model, are highlighted in red.

тельных экспериментов из приложения. Команда запуска из терминала имеет следующий вид:

```
>> python modelHGN4.py --prm default.csv --out outputFolder,
```

где «modelHGN4.py» – вычислительный модуль для модели ГГС4, с настроенными параметрами запуска. Через параметр «--prm» задается файл с параметрами расчета, а параметр «--out» задает название директории, куда будут сохраняться результаты. В рамках предложенных условий, выходная директория «outputFolder» должна быть создана до запуска программы.

Результатом выполнения является генерация серии файлов: а) копии файла стартовых параметров; б) табличного файла с временными рядами переменных модели; в) файл со словарем (в данном примере в формате JSON), сопоставляющим идентификаторы переменных (X1, X2...) их смысловой нагрузке (например,

```
«{‘X1’:{ ‘type’ : ‘protein’, ‘name’ : ‘P1’ },
‘X2’:{ ‘type’ : ‘protein’, ‘name’ : ‘P2’},
‘X3’:{ ‘type’ : ‘protein’, ‘name’ : ‘P3’ } }»).
```

Наличие файла-словаря критически важно для автоматизированной выборки целевых данных из результатов моделирования, особенно в моделях с большим числом переменных. Сохранение полного набора параметров и метаданных вместе с результатами является ключевым условием для задач массового анализа.

Сценарий расчетов

Вычислительный сценарий определяет способ организации запуска одного или нескольких базовых модулей с полным контролем над потоком данных между этапами. Создание сценариев возможно как с использованием системных утилит (bash или powershell), так и в специализированных средах (Jupyter Notebook на языке Python, специализированная система управления процессами Snakemake) (Köster, Rahmann, 2012; Kluyver et al., 2016). В данной работе используются примеры на bash, поскольку этот интерпретатор является штатным инструментом на большинстве высокопроизводительных вычислительных кластеров. Кроме этого, системы управления заданиями, например SLURM, требуют написания сценариев запуска именно на bash.

Стандартный сценарий запуска модуля подразумевает определение следующих пунктов:

1. Параметры запуска. Текстовый структурированный файл.
2. Путь до директории сохранения данных.
3. Статус выполнения задачи.

Организация файла параметров в формате CSV (Comma-Separated Values, см. таблицу) – простое и надежное решение, удовлетворяющее критериям чтения и модификации штатными средствами операционной системы.

Преимущества такого подхода:

1. Один файл однозначно задает стартовую точку расчетов.
2. Файлы параметров могут быть сгенерированы программой, что помогает в решении задач сканирования параметров и оценки чувствительности модели.
3. Каждый результат работы модуля сопровождается полным списком использованных параметров, что предотвращает потерю метаданных при обработке больших массивов результатов.

Пример сценария в виде bash файла приведен в листинге ниже. В скрипте переменной «*code*» задается файл вычислительного модуля, который будет запускаться (см. приложение, файл run_1.sh).

Варианты оформления параметров в виде CSV файлов с разными разделителями
Options for formatting parameters in CSV files with different delimiters

Разделитель ‘,’	Разделитель ‘:’	Разделитель ‘=’
T_start,0.0	T_start:0.0	T_start = 0.0
T_end,200.0	T_end:200.0	T_end = 200.0
T_steps,10000	T_steps:10000	T_steps = 10000
X1,1.1	X1:1.1	X1 = 1.0
X2,2.0	X2:2.0	X2 = 2.0
X3,3.0	X3:3.0	X3 = 3.0
X4,0.0	X4:0.0	X4 = 0.0
Kalpha,1.0	Kalpha:1.0	Kalpha = 1.0
Kgamma,3.0	Kgamma:3.0	Kgamma = 3.0
Kd,0.2	Kd:0.2	Kd = 0.2
K,0.5	K:0.5	K = 0.5

```
#!/usr/bin/bash
code=modelHGN4.py
if [ -z $1 ] || [ -z $2 ] # проверка существования параметров командной строки
then
    echo «There is no 1st or 2th parameter to the script»
    exit 1
fi
out=$2
mkdir -p $out
python3 $code --prm $1 --out $out
ret=$?
if [ $ret -ne 0 ]
then
    echo $code with params $1 and $2 have faulted >&2
fi
```

Сначала проверяется наличие параметров запуска. В случае их отсутствия выводится сообщение об этом и сценарий завершается с кодом выхода 1 – ошибка. Если аргументы есть, то на следующем этапе переменной *out* присваивается второй параметр – путь до директории для сохранения результатов. Далее создается эта директория в системе, так как мы условились, что она должна существовать до запуска вычислительного модуля. После чего запускается программа, указанная в переменной *code*, и ей передаются аргументы. Благодаря команде ‘$?’ в переменную *ret* сохраняется значение статуса выполнения последней выполненной программы. При условии неуспеха, выводится сообщение об этом в консоль.

Этот сценарий может быть легко настроен на запуск другого вычислительного модуля через смену значения переменной *code* или расширен дополнительными этапами анализа.

При сравнении bash с Python для запуска реализованного алгоритма следует учитывать следующие моменты:

1. Интерпретатор bash установлен на подавляющем большинстве unix-подобных операционных систем, т. е. имеется практически на всех высокопроизводительных кластерах.
2. Системы запуска задач на кластерах, такие как SLURM, требуют реализовывать сценарии запуска именно в виде скриптов bash.
3. Разработка сценария на языке Python незначительно сложнее варианта на bash, но для работы требует загрузки и установки необходимых сторонних библиотек.
4. При этом Python имеет значительно более богатый функционал как для работы с файловой системой, так и для более тонкой настройки сценария задачи.
5. Допустимо объединять сценарии, написанные на bash и Python. Сценарий bash может запускать дополнительные сценарии на Python как независимые программы, опираясь на озвученные практики управления запуском вычислительного модуля.

Завершение работы модуля, как обсудили выше, сопровождается возвращением статуса выполнения. Это штатный способ информирования в операционной системе. По стандарту (Барретт, 2026), целое число со значением ‘0’ возвращается в случае успешного завершения. Отличное от ‘0’ целое число считается завершением с ошибками. Таким образом, для контроля исполнения вычислительного модуля в рамках этапа сценария достаточно представленных трех пунктов: параметров расчета, задаваемых извне, контроля за местом вывода результатов и обратной связи о корректном завершении. Эти пути взаимодействия позволяют выстраивать сложные сценарии обработки данных.

Характерные сценарии расчетов

Единичный запуск вычислительного модуля интересен в рамках демонстрации работы математической модели для конкретного набора параметров. Типичный вариант орга-

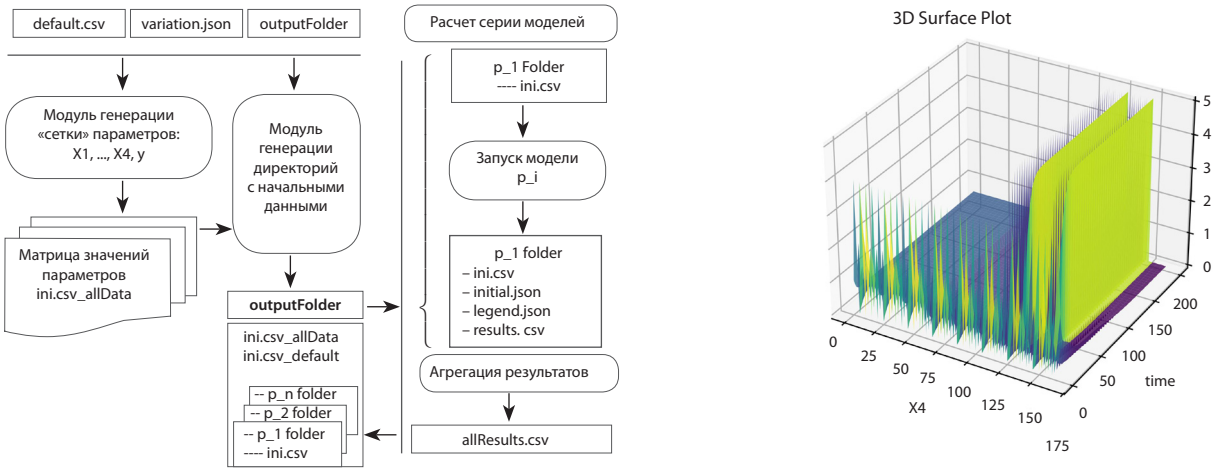


Рис. 2. Слева схема работы сценария, демонстрирующая движение данных между этапами. Сценарий направлен на массовый расчет модели ГГС4 в рамках поиска режимов функционирования модели на заданной сетке параметров. Справа представлены сводные значения временных рядов, соответствующих переменной X4 (белок P4) из всего набора вычислительных экспериментов в условиях варьирования стартовых значений X2, X4 и kgamma в интервалах [2, 3], [0, 4] и [1, 3] соответственно. Остальные параметры представлены в таблице.
Fig. 2. Left: a workflow diagram demonstrating data flow between stages. The scenario is designed for the batch computation of the HGN4 model to identify its operating regimes across a specified parameter grid. Right: summary time series values for variable X4 (protein P4) from the entire set of computational experiments, with the initial values of X2, X4, and kgamma varied within the intervals [2, 3], [0, 4], and [1, 3], respectively. The remaining parameters are listed in the Table.

низации вычислительного эксперимента в математической биологии – это поиск или сканирование параметров для выявления интересных режимов функционирования модели. Часто требуется получить не просто динамику модели в виде временных рядов, описывающих изменения переменных модели, а набор стационарных состояний при варьировании серии параметров. Именно в этих ситуациях возможность управлять параметрами вычислительного сценария через внешние файлы (без модификации кода самого сценария) играют ключевую роль.

Типичный вариант массового анализа включает следующие этапы:

1. Формирование набора стартовых данных (генерация «сетки» параметров).
2. Расчет целевых характеристик (параллельный или последовательный запуск модулей).
3. Агрегация и обработка результирующих данных.
4. Построение сводных диаграмм и визуализация.

Эти этапы могут быть оформлены либо как единый модуль, например, в рамках блокнота Jupyter, либо как четыре независимых модуля. Обмен данными между модулями задает управляющая программа/сценарий. В приложении приведен bash-сценарий, который автоматизирует этот процесс, генерируя набор параметров, в котором варьируются начальные концентрации белков P1-P4 и параметр `kgamma` (коэффициент Хилла). Принципиальная схема сценария представлена на рис. 2, где показано движение данных в рамках сценария и отображены результирующие временные ряды для переменной X4 (белок P4) из модели ГГС4 (см. рис. 1). Файл сценария см. в приложении.

В рамках представленного сценария для каждого расчета создается уникальная поддиректория в «outputFolder». Для контроля исполнения генерируется сводный файл, сопоставляющий варьируемые параметры с именами директорий, где они размещаются. Следующим этапом происходит обход всех вложенных директорий и запуск модуля вычислительного эксперимента с каждым из наборов стартовых параметров, которые находятся там. Соответственным образом меняется директория для выходных данных модуля.

После завершения вычислений запускается финальный этап – обход всех директорий для извлечения значений временных рядов переменных X1 и X4 в единую матрицу, пригодную для дальнейшего анализа. Это отдельный вычислительный модуль, оформленный на языке Python (см. приложение). Получившийся файл с матрицей достаточен для дальнейшей работы по построению сводных диаграмм и анализа данных.

Интеграция с инструментом TSOCED

Получившиеся файлы с характеристиками каждого расчета и результирующие временные ряды были использованы для тестирования метода параметрического анализа расчетов TSOCED (Klimenko et al., 2023). Данный метод, основанный на идее ординации временных рядов, позволяет исследовать влияние параметров модели на форму динамического поведения системы.

TSOCED реализован в виде вычислительного конвейера и включает в себя нормализацию временных рядов, вычисление матрицы попарных расстояний на основе Dynamic Time Warping (DTW) и снижение размерности методом главных координат (PCoA). Конвейер полностью автоматизирован и имеет графический интерфейс: для проведения анализа пользователю необходимо загрузить файл с временными рядами и файл со значениями параметров, предварительно присвоив траекториям и наборам параметров

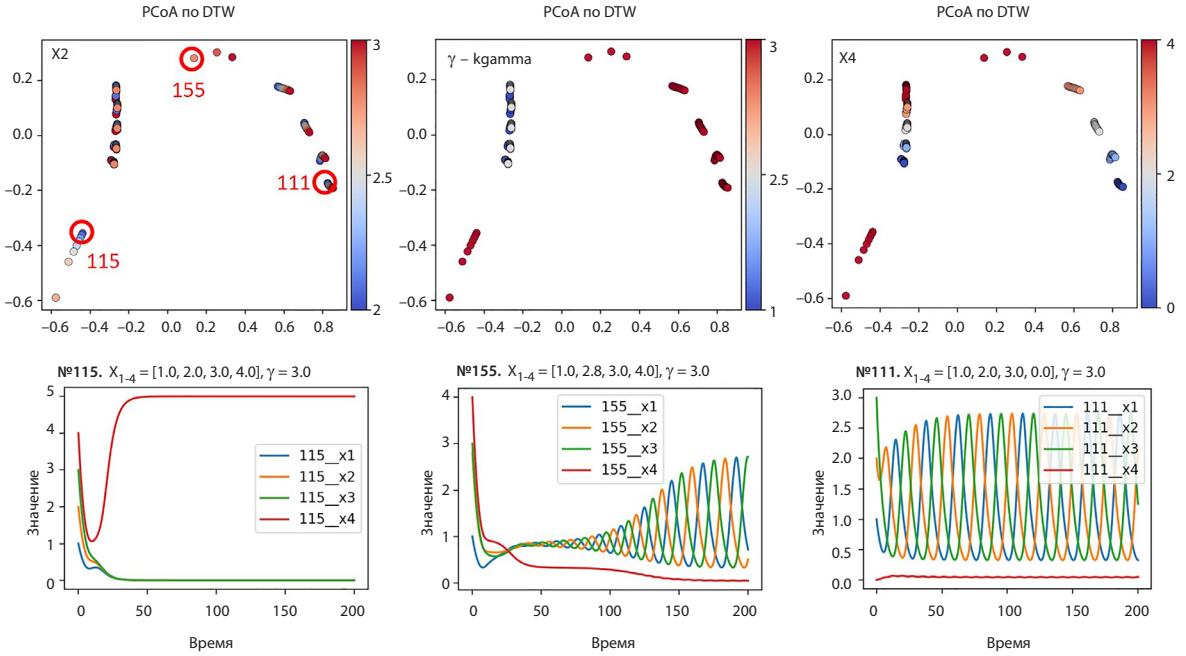


Рис. 3. Сверху: отображение точек решений модели ГГС4 в пространстве главных координат, рассчитанное методом TSOCED. Цветом точек обозначены значения стартовых параметров расчета (слева направо: X2, kgamma и X4 соответственно). Снизу приведены конкретные временные ряды решений модели для выбранных точек из пространства главных координат.

Fig. 3. Top: visualization of the HGN4 model solution points in the principal coordinate space, calculated using the TSOCED method. Point colors represent the values of the initial parameters (from left to right: X2, kgamma, and X4, respectively). Bottom: specific time series of the model solutions for selected points in the principal coordinate space.

согласованные индексы. Именно для этого и готовились сводные файлы данных в предыдущем сценарии.

В полученном низкоразмерном пространстве ординации каждая комбинация параметров представлена отдельной точкой, а их взаимное расположение отражает сходство динамики решений, что позволяет визуально выявлять кластеры траекторий, переходные области между ними и связь между параметрами модели и характером ее решений. Результаты применения метода к полученным сводным временным рядам представлены на рис. 3. На диаграмме отчетливо разделяются режимы функционирования модели: выход на стационар, осциллирующие режимы и переходный процесс, что демонстрирует эффективность предложенного конвейера для параметрического анализа.

Обсуждение

В настоящей работе сформулирован набор правил и рекомендаций по проектированию вычислительных модулей широкого профиля. Данные рекомендации направлены на унификацию механизмов запуска и взаимодействия, что снижает временные затраты на разработку конвейеров обработки данных. Демонстрационный пример иллюстрирует как единичный запуск, так и множественное сканирование параметров модели ГГС4 (Kazantsev et al., 2025), показывающей различные режимы функционирования.

Перенос управляющих воздействий на уровень операционной системы позволяет запускать стандартные сценарии анализа без привлечения ресурсоемких сред разработки, используя легковесные системные инструменты. Это также значительно упрощает масштабирование расчетов на высокопроизводительные вычислительные системы.

Представленный сценарий поэтапной подготовки серии данных, множественных запусков вычислительного модуля и агрегации результатов моделирования является базовым инструментом в анализе поведения математических моделей биологических процессов. Показан вариант расширения этого сценария сторонним инструментом TSOCED, позволяющим наглядно отобразить расчеты в двумерной проекции пространства решений на оси главных координат. Этот вспомогательный инструмент помогает оценивать вклад параметров в поведение модели и отбирать наиболее интересные варианты для дальнейшего исследования.

Заключение

Современное исследование математико-биологической проблемы требует не только разработки самой модели, но и создания инфраструктуры для анализа ее параметрической устойчивости и визуализации множества решений. Среди инструментов этой инфраструктуры – методы анализа параметрической устойчивости, визуализации множества решений и другие вспомогательные инструменты. Предложенный набор рекомендаций по оформлению универсального вычислительного математико-биологического модуля позволяет объединять разнородные программные компоненты в единые сценарии путем стандартизации протоколов обмена данными. Это позволяет создавать управляемое движение данных без непосредственного вмешательства в

программный код самих модулей, снижая вероятность появления трудноуловимых технических ошибок. Сценарии вычислительного анализа типичны, несмотря на отличие самих математических моделей.

Вынесение моделей, методов анализа и визуализации результатов в отдельные вычислительные блоки с унифицированными стандартными протоколами передачи данных между ними позволяет реализовывать сценарии анализа в рамках единой программной платформы. Платформа позволит проводить анализ новых моделей и их вариаций в рамках единых сценариев. При этом подготовка сценариев в рамках стандартных системных инструментов позволяет снизить риски от односторонних изменений лицензий компаний-производителей программного обеспечения.

Список литературы / References

Барретт Д.Д. Linux. Командная строка. Лучшие практики. СПб.: Питер, 2026
[Barrett D.J. Efficient Linux at the Command Line: Boost Your Command-Line Skills. O'Reilly Media, Inc., 2022]

Лихошвай В.А., Матушкин Ю.Г., Фадеев С.И. Задачи теории функционирования генных сетей. *Сибирский журнал индустриальной математики*. 2003;6(2):64-80
[Likhoshvai V.A., Matushkin Y.G., Fadeev S.I. Problems in the theory of the functioning of genetic networks. *Sibirskii Zhurnal Industrial'noi Matematiki*. 2003;6(2):64-80 (in Russian)]

Фадеев С.И., Лихошвай В.А. О гипотетических генных сетях. *Сибирский журнал индустриальной математики*. 2003;6(3):134-153
[Fadeev S.I., Likhoshvai V.A. On hypothetical gene networks. *Sibirskii Zhurnal Industrial'noi Matematiki*. 2003;6(3):134-153 (in Russian)]

Dutta S., Arunachalam A., Misailovic S. To Seed or Not to Seed? An Empirical Analysis of Usage of Seeds for Testing in Machine Learning Projects. In: 2022 IEEE Conference on Software Testing, Verification and Validation (ICST). Valencia, Spain, 2022;151-161. doi 10.1109/ICST53961.2022.00026

Elowitz M.B., Leibler S. A synthetic oscillatory network of transcriptional regulators. *Nature*. 2000;403(6767):335-338. doi 10.1038/35002125

Kazantsev F.V., Lashin S.A., Matushkin Yu.G. Frame-based mathematical models – a tool for the study of molecular genetic systems. *Vavilov J Genet Breed*. 2025;29(8):1288-1294. doi 10.18699/vjgb-25-135

Klimenko A.I., Vorobeva D.A., Lashin S.A. A new visualization and analysis method for a convolved representation of mass computational experiments with biological models. *Mathematics*. 2023;11(12):2783. doi 10.3390/math11122783

Kluyver T., Ragan-Kelley B., Pérez F., Granger B., Bussonnier M., Frederic J., Kelley K., … Ivanov P., Avila D., Abdalla S., Willing C.; Jupyter Development Team. Jupyter Notebooks – publishing format for reproducible computational workflows. In: Positioning and Power in Academic Publishing: Players, Agents and Agendas. IOS Press, 2016;87-90. doi 10.3233/978-1-61499-649-1-87

Köster J., Rahmann S. Snakemake – a scalable bioinformatics workflow engine. *Bioinformatics*. 2012;28(19):2520-2522. doi 10.1093/bioinformatics/bts480

Tiwari K., Kananathan S., Roberts M.G., Meyer J.P., Sharif Shohan M.U., Xavier A., Maire M., Zyoud A., Men J., Ng S., Nguyen T.V.N., Glont M., Hermjakob H., Malik-Sheriff R.S. Reproducibility in systems biology modelling. *Mol Syst Biol*. 2021;17(2):e9982. doi 10.15252/msb.20209982

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Поступила в редакцию 28.08.2026. После доработки 14.09.2026. Принята к публикации 15.09.2026.

Сетевое издание «Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции» – реестровая запись СМИ
Эл № ФС77-75536, зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций 08 мая 2019 г.

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.

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.

Сетевое издание «Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции» с 15.06.2023 включено в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук, по специальностям и отраслям науки:

- 1.5.7. Генетика (биологические науки)
- 1.5.22. Клеточная биология (биологические науки)
- 4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (биологические науки)
- 4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (сельскохозяйственные науки)

Включено в Белый список, РИНЦ, DOAJ.

Прием статей осуществляется через электронную почту редакции: pismavavilov@bionet.nsc.ru

Адрес издания в сети интернет: https://pismavavilov.ru/

При перепечатке материалов ссылка на издание обязательна.

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЦиГ СО РАН)
Почтовый адрес учредителя и издателя: проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090
Почтовый адрес редакции: проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090
Телефон редакции: (383) 363 4963, доб. 5316
✉ Электронный адрес редакции: pismavavilov@bionet.nsc.ru

Выпуск подготовлен информационно-издательским отделом ИЦиГ СО РАН.

Дата выхода в свет: 30.09.2026