Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2022 • 8 • 4

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-22

Обзор

Выдающиеся ученые России. Профессор Лев Анатольевич Животовский

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

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

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

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

Review

Outstanding scientists of Russia. Professor Lev A. Zhivotovsky

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

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

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

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

Введение

22 ноября 2022 г. исполнилось 80 лет доктору биологических наук и кандидату физико-математических наук, профессору Льву Анатольевичу Животовскому – выдающемуся российскому ученому, специалисту в области популяционной генетики, биологии и биометрии, заведующему лабораторией Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН (Москва). Лев Анатольевич Животовский – заслуженный деятель науки РФ, лауреат Государственной премии РФ в области науки и техники, лауреат премии им. И.И. Шмальгаузена Российской академии наук, обладатель премий журналов «*Известия РАН. Серия биологическая*» и *The Lancet* за лучшие статьи года.

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

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия
N.I. Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
odintsova2005@rambler.ru

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

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

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

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

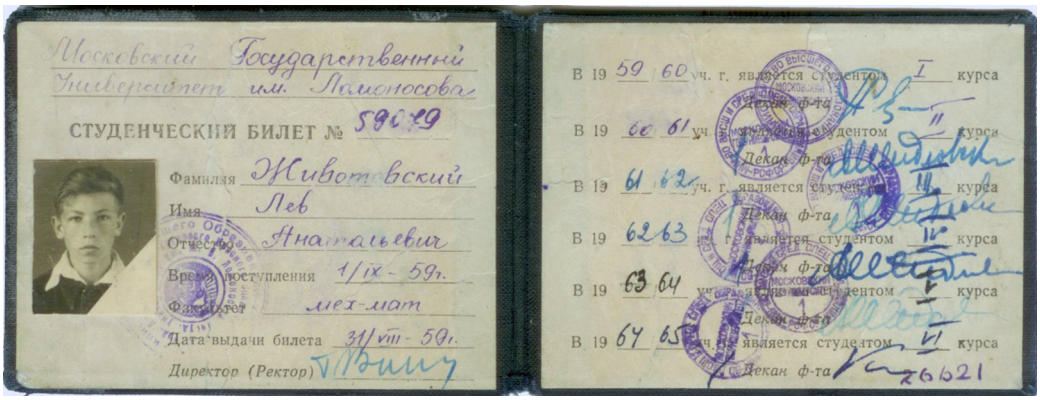
Прекрасно владея математическими методами, Л.А. Животовский исследует генетические закономерности адаптации природных популяций к среде обитания с помощью аналитических и компьютерных моделей, а также селекционно-генетические процессы в популяциях сельскохозяйственных животных и возделываемых растений. Разрабатывает методы математико-статистического анализа популяционно-биологических и генетических данных полевых наблюдений, лабораторных экспериментов, в том числе для исключительно прикладных задач, в частности судебно-медицинской генетической экспертизы. Большую известность получили предложенные Л.А. Животовским генетические методы ретроспективного изучения древних популяций человека, которые позволили оценить время и направление распространения человечества по планете. Развивает общую теорию популяционно-генетической структуры вида, им предложена концепция выделения экогеографических единиц как крупных популяционных группировок, наследственно адаптированных к экологическим условиям своих ареалов.

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

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

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

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


Московский Государственный Университет им. Ломоносова
СТУДЕНЧЕСКИЙ БИЛЕТ № 59029
Фамилия Животовский
Имя Лев
Отчество Анатольевич
Время поступления 1/IX - 59г.
Факультет мех-мат
Дата выдачи билета 31/VIII - 59г.
Директор (Ректор)
В 19 59 60 уч. г. является студентом I курса
В 19 60 61 уч. г. является студентом II курса
В 19 61 62 уч. г. является студентом III курса
В 19 62 63 уч. г. является студентом IV курса
В 19 63 64 уч. г. является студентом V курса
В 19 64 65 уч. г. является студентом VI курса
Декан ф-та
26621

Студенческий билет Л.А. Животовского

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

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

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

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

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

Приложение
к свидетельству № 79

ЖИВОТОВСКИЙ ЛЕВ АНАТОЛЬЕВИЧ за время прохождения курса повышения квалификации на кафедре генетики и селекции Биолого-почвенного факультета МГУ прослушал следующие курсы лекций и отработал практикумы и семинары:

1. Общая генетика.
2. Генетика популяций.
3. Генетические основы селекции животных.
4. Генетика количественных признаков.
5. Семинар по генетике животных.
6. Большой Практикум по генетике животных.
7. Реферат "Компаунд X хромосомы у дрозофилы."

Зам.зав.кафедрой
генетики и селекции /М.М.Асланян/

СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 79

Животовский
Лев Анатольевич

в 1972 году прослушал цикл лекций, сдал зачеты и отработал практикум по специализации генетика на курсах повышения научной квалификации работников сельскохозяйственных научно-исследовательских институтов и вузов при Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова.

Декан биолого-почвенного факультета профессор Г.В. Добровольский

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

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

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

Монографии (раздел 1)

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

Научный редактор переводных монографий (раздел 2)

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

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

Рис. 1. Монографии Л.А. Животовского

Рис. 2. Переводы монографий на русский язык

о возможности наследования по Ламарку на примере эволюции иммунной системы позвоночных. История перевода последней книги, как и его исследования деятельности Т.Д. Лысенко (см. рис. 1), продемонстрировали прошедшую через всю его жизнь способность преодолевать каноны и сопротивление ради новых научных идей и путей.

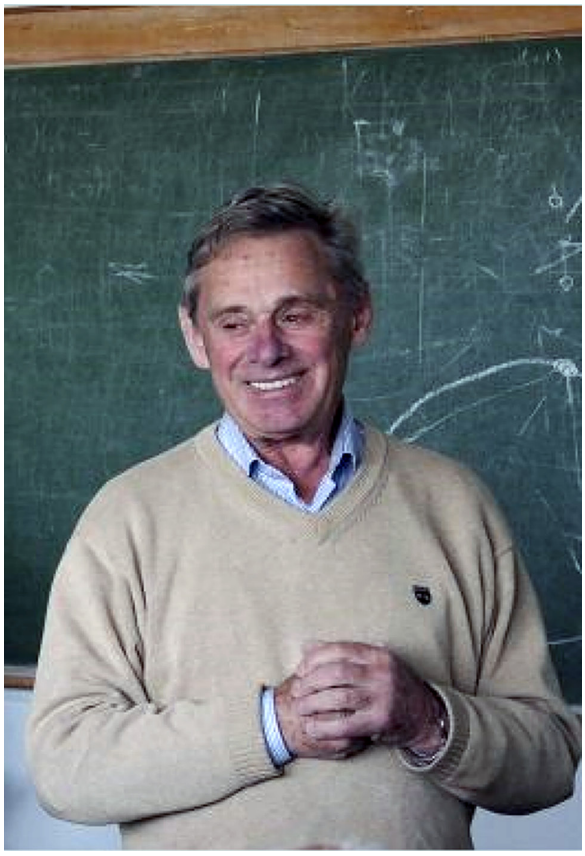
Статьи по математике (раздел 3)

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

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

Методы анализа данных (раздел 4)

Как видно из приведенных выше строк Льва Анатольевича, с первых дней работы в ВИЖ ему пришлось продираться сквозь «дебри» незнакомых ему биологии, животноводства, биометрии. Но шли месяцы и годы и Льву Анатольевичу становилась все ясней важность математических методов в решении практических задач животноводства и в первую очередь математической статистики, называемой «биометрией» в приложениях ее методов к сельскому хозяйству, биологии и медицине. Первым проявлением публикационной активности Льва Анатольевича на новом поприще стала публикация со Львом Константиновичем Эрнстом по оценке сходства животных по множеству размерных характеристик для подбора их в фенотипически однородные экспериментальные и контрольные группы (1971 г.).

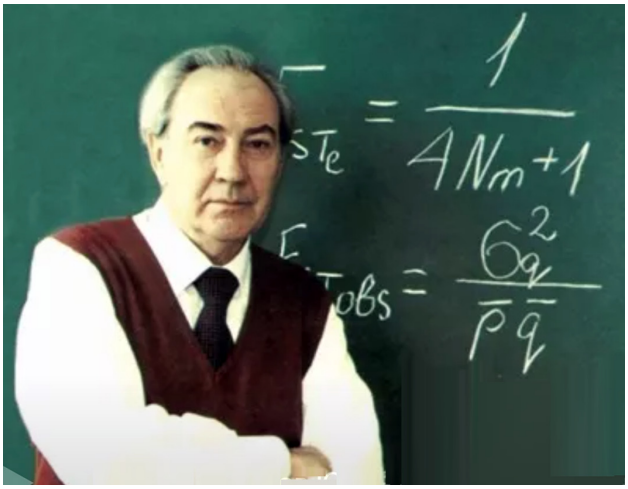


Борис Теодорович Пóляк (р. 1935)

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

Лев Эрнестович Эльсгольц (1909–1967)

Лев Константинович Эрнст (1929–2012)



Юрий Петрович Алтухов (1936–2006)

Количественные признаки (разделы 5–7)

Еще со времен работы в ВИЖ Лев Анатольевич уделял большое внимание исследованию количественных признаков как наиболее важных в изменчивости организмов, тем более что адаптация к условиям среды обитания и приспособленность особей – это количественный признак, изменчивость которого определяют полигенная система и вариации условий среды и развития организма. Хозяйственно важные признаки продуктивности сельскохозяйственных растений и животных практически все количественные; к ним также можно отнести устойчивость к болезням и подверженность им, адаптацию к механизации производства и неблагоприятным условиям среды.

Фронт работ Льва Анатольевича по количественным признакам широкий: от анализа конкретных данных и результатов экспериментов до математических моделей, поэтому список литературы по ним разделен на три части. Интерес к количественным признакам у Льва Анатольевича возник с консультаций по статистической обработке данных, в том числе облекшихся в форму статей (Животовский, 1971, 1972). Среди них работы по фенотипическому сходству животных (Эрнст, Животовский, 1971), анализу селекционного процесса в свиноводстве (Животовский, Александров, 1973), наследованию устойчивости коров к лейкозу (Эрнст и др., 1973; Гринберг, Животовский, 1973), генетическим корреляциям между родственными особями по признакам молочной продуктивности у крупного рогатого скота (Гинзбург и др., 1973), другим прикладным вопросам сельскохозяйственной науки (Тарасов, Животовский, 1972–1974; Животовский, Машуров, 1974). Первые теоретические исследования начались с моделирования процессов отбора на простой модели количественного признака с помощью

недавно установленной в ВИЖ электронно-вычислительной машины (ЭВМ) «Минск-22», за которой Лев Анатольевич ездил вместе с коллегами в Минск, где заодно и обучился работе на ней. Результатом стали его первые статьи в журнале «Генетика» (1972–1974, 1976).

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

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

Логическим продолжением этих работ стала организация собственной структуры – *лаборатории генетики количественных признаков* (1984–1992 гг.). Лев Анатольевич инициирует длительную серию экспериментов по отбору у дрозофилы под руководством его бывшей студентки с кафедры генетики МГУ Александры Григорьевны Имашевой (1986–1994 гг.), вылившуюся в ряд интересных статей (раздел 5). Отметим, что такие работы как Imasheva et al. (1997, 1998), имеют более ста цитирований каждая. Одновременно с этим Лев Анатольевич обдумывает подходы к более строгому математическому анализу отбора по количественным признакам. Проведя описанные выше машинные эксперименты по отбору и убедившись на этих моделях в эволюционной важности эпистаза, генетического сцепления и образуемых при отборе межлокусных ассоциаций в полигенной системе, вовлеченной в изменчивость количественных признаков, Л.А. Животовский обсуждает этот вопрос с поступившим в его лабораторию Сергеем Юрьевичем Гаврильцом. Сергей Юрьевич, будучи физиком по образованию, предложил используемый в анализе динамических систем так называемый метод малого параметра для аналитического исследования последствий слабого отбора на динамику мультилокусной системы, в том числе детерминированного этой системой количественного признака. Подход оказался плодотворным, и в течение 1989–1992 гг. они развили его (раздел 7), завершив публикацией (Zhivotovsky, Gavrilets, 1992). Хотя цитирование этой статьи и невысокое (около 70), она оказалось фундаментом для последующих работ Сергея Юрьевича и Льва Анатольевича. В частности, Лев Анатольевич опубликовал серию статей по динамике количественных признаков и эволюции мультилокусных систем с коллегами по Стэндфордскому университету (раздел 7), с которыми сотрудничал с конца 1990 до 2005 г. Там, в Институте популяционных исследований, которым руководил превосходный ученый и организатор Марк Фелдман, Лев Анатольевич получил возможность ездить по всему земному шару и заниматься разными научными исследованиями (по своему выбору) совместно с коллегами из университетов от Аляски и Швеции до Бразилии и Австралии.

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

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

Начиная с 1975 г. одним из важнейших направлений в работе Льва Анатольевича стало изучение структуры природных популяций, в первую очередь тихоокеанских лососей. Начались в его жизни ежегодные экспедиции на Дальний Восток: вначале на биостанцию «Сокол» на Сахалине (владивостокского Института биологии моря), а затем Лев Анатольевич с Константином Ивановичем Афанасьевым и другими коллегами по лаборатории организовали научно-

экспедиционную базу на Курильском рыбоводном заводе (остров Итуруп), где собирали материал по популяциям горбуши, проводя как биологические анализы, так и генотипирование по полиморфным ферментам. Одновременно Лев Анатольевич завязал крепкие научные и дружественные связи с коллегами из Института биологии моря, Сахалинского НИИ рыболовства и океанографии, «Сахалинрыбвода» и других профильных организаций, с которыми тоже велись совместные работы.

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

Сворачивание научных работ в конце 1980-х гг. остановило работу на Дальнем Востоке. Исследования возобновились лишь в середине 2000-х. Лев Анатольевич вновь организовал исследовательский коллектив в созданной им лаборатории генетических проблем идентификации ИОГен РАН (с 2007 г. по наст. время) и вместе со своими давними коллегами по лаборатории и экспедициям Константином Ивановичем Афанасьевым, Галиной Алексеевной Рубцовой, а также бывшей его студенткой из Тимирязевской сельскохозяйственной академии Мариной Владимировной Шитовой и другими стал заниматься генетикой популяций тихоокеанских лососей в связи с начавшимися в Сахалинской области работами по искусственному воспроизводству, сертификации и идентификации этих видов. Генетические исследования начали проводить с помощью недавно открытого нового класса ДНК-маркеров – микросателлитов.

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

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

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

Генетика и популяционная биология растений (раздел 11)

Как специалист по популяционной генетике, Лев Анатольевич не мог обойти стороной растения. И он занимался ими тоже, уделив вначале большое внимание хвойным из-за их весьма важного свойства – гаплоидности эндосперма – вследствие которого по гаплотипу эндосперма и диплоидному генотипу зародыша можно определить гаплотип пыльцы (для кодоминантных маркеров). Совместно с Анатолием

Владимировичем Шурхалом, Алексеем Владимировичем Подогасом и другими коллегами исследован аллозимный полиморфизм в популяциях нескольких видов сосен: обыкновенной (*Pinus sylvestris*), сибирской (*P. sibirica*), крымской (*P. pallasiana*), лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), а также проведен филогенетический анализ двух десятков видов обоих подродов – мягких (*Strobus*) и жестких (*Pinus*) сосен. Кроме того, изучены некоторые виды злаковых, рекомбинационный и мутационный процессы по совокупности локусов у сосны обыкновенной, а также виды и сорта винограда (раздел 15).

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

Микросателлитная изменчивость у человека (разделы 12–13)

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

К 1995 г. было опубликовано всего несколько статей разных авторов по изменчивости микросателлитов у человека и основанным на них генетическим дистанциям, к которым подключился Марк Фелдман и его аспиранты. Льва Анатольевича сразу заинтересовала математическая сторона микросателлитной изменчивости, она напомнила ему количественные признаки, потому что микросателлитный аллель характеризуется длиной – числом повторов данного мотива (специфического сочетания нескольких нуклеотидов). В результате совместная с Марком Фелдманом статья была опубликована в «Докладах Американской академии наук» (1995). Эта статья до сих пор цитируется, но главное – Лев Анатольевич заинтересовался генетической дифференциацией этнических групп, выявляемой с помощью микросателлитных маркеров, и возможностью оценить время дифференциации, зная экспериментальные данные по темпам мутирования микросателлитных аллелей.

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

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

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

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

Не сомневаемся, что и недавняя статья Льва Анатольевича об экогеографическом районировании нерестового ареала лососёвых рыб (раздел 10: Животовский, 2022) вызовет некоторое волнение – судите сами по ее заключению: «Поэтому в целях рационального использования запасов лососёвых рыб и других гидробионтов существующая государственная система районирования и управления рыболовством должна перестроиться так, чтобы управлять водными биологическими ресурсами как природными биологическими объектами» (Там же. С. 494).

И даже в области эволюционной генетики много лет шли, правда спокойные, научные дебаты об эволюционных скоростях мутирования в Y-хромосоме, предложенные Львом

Анатольевичем, о чем мы упомянули выше. Одно можно сказать с определенностью, зная много лет Льва Анатольевича: он всегда все говорил и делал искренне и главное – профессионально. В очередную катавасию Лев Анатольевич попал, занявшись судебно-медицинской генетической экспертизой. Но… все по порядку.

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

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

Однако государственная машина пересилила: отечественные журналы отказались публиковать статью Льва Анатольевича, в результате чего она вышла в свет в английском издании с запретом указывать в публикации название института (Zhivotovsky, 1999). Впоследствии в сотрудничестве со стэнфордскими коллегами ученый опубликовал статью, усиливающую сомнения в правомерности отнесения «екатеринбургских останков» к царской семье (Knight et al., 2004).

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

Методические рекомендации и авторские свидетельства (раздел 15)

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

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

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

Заключение

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

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

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

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

1. Монографии

Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хромов-Борисов Н.Н., Хованов Н.В. *Биометрия*. Л.: ЛГУ, 1982;264.

Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984;183.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991;271.

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

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

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

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

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

2. Научный редактор переводных монографий

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

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

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

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

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

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

3. Статьи по математике

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

4. Методы анализа данных

Эрнст Л.К., Животовский Л.А. Показатель фенотипического сходства животных и использование его при организации экспериментов. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1971;(6):63-65.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

5. Количественные признаки: наблюдения и эксперименты

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

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

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

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

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

Гиндилис В.М., Финогенова С.А., Животовский Л.А. Некоторые аспекты генетического анализа полигенных признаков человека на основе семейных корреляций. В: Проблемы генетической психофизиологии человека / ред. Б.Ф. Ломов, И.В. Равич-Щербо. М.: Наука, 1978;196-221.

Имашева А.Г., Холоденко Д.Б., Животовский Л.А. Уменьшение изменчивости по признакам крыла в лабораторных популяциях *Drosophila melanogaster*. *Генетика*. 1986;22(9):2291-2294.

Imasheva A.G., Kholodenko D.B., Zhivotovsky L.A. The change in variation of metric wing characters in experimental lines of *Drosophila melanogaster*. *Drosophila Information Service*. 1987;66:76-77.

Животовский Л.А., Имашева А.Г., Лазебный О.Е., Холоденко Д.Б. Взаимодействие направленного и стабилизирующего отбора в экспериментальных популяциях дрозофилы. *Доклады АН СССР.* 1987;297(4):982-985.

Imasheva A.G., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. The effect of directional and stabilizing selection on size of experimental *Drosophila populations*. *Drosophila Information Service*. 1988;67:45.

Имашева А.Г., Животовский Л.А., Лазебный О.Е., Холоденко Д.Б., Гунашвили Н.Ю. Стабилизация по признакам крыла и рост изменчивости фотоактивности под действием отбора у дрозофилы. *Генетика*. 1989;25(1):87-97.

Имашева А.Г., Животовский Л.А. Отбор по количественным признакам в экспериментах на дрозофиле. В: Успехи современной генетики. Т. 16. М., 1989;82-106.

Имашева А.Г. Животовский Л.А., Лазебный О.Е. Сопряженные эффекты направленного и стабилизирующего отбора у *Drosophila melanogaster*. *Доклады АН СССР*. 1989;309(1):215-219.

Имашева А.Г., Животовский Л.А., Лазебный О.Е. Влияние направленного и стабилизирующего отбора на численность популяций *Drosophila melanogaster. Генетика*. 1989;25(8):1531-1533.

Zhivotovsky L.A., Imasheva A.G., Lazebny O.E. Effect of directional and stabilizing selection on photoactivity variation in *Drosophila melanogaster*. *Biologisches Zentralblatt*. 1990;109(3):215-222.

Лазебный О.Е., Имашева А.Г., Животовский Л.А. Взаимодействие направленного и стабилизирующего отбора по признакам крыла у *Drosophila melanogaster*. *Генетика.* 1990;26(11):1960-1968.

Imasheva A.G., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. Effects of artificial stabilizing selection on *Drosophila* populations subject to directional selection for another trait. *Genetica.* 1991;83(3):247-256. DOI 10.1007/BF00126231.

Лазебный О.Е., Имашева А.Г., Животовский Л.А. Приспособленность экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* при направленном и стабилизирующем отборе. *Генетика.* 1991;27(10):1726-1732.

Имашева А.Г., Бублий О.А., Лазебный О.Е., Животовский Л.А. Географическая дифференциация формы крыла у *Drosophila melanogaster*. *Генетика.* 1995;96:303-306.

Imasheva A.G., Bubli O.A., Lazebny O.E., Zhivotovsky L.A. Geographic differentiation in wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Genetica.* 1995;96(3):303-306. DOI 10.1007/BF01439584.

Животовский Л.А., Имашева А.Г., Давид Ж.Р., Лазебный О.Е., Кариу М.-Л. Фенотипическая пластичность размера и формы крыла у *Drosophila melanogaster* и *D. simulans*. *Генетика*. 1996;32:447-452.

Imasheva A.G., Loeschcke V., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. Effects of extreme temperatures on phenotypic variation and developmental stability in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila buzzatii*. *Biological Journal of the Linnean Society.* 1997;61(1):117-126. DOI 10.1006/bijl.1996.0125.

Imasheva A.G., Loeschcke V., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. Stress temperatures and quantitative variation in *Drosophila melanogaster*. *Heredity.* 1998;81(Pt. 3):246-253. DOI 10.1046/j.1365-2540.1998.00384.x.

Zelentsova H., Poluektova H. Mnjoian L., Lyozin G., Veleikodvorskaja V., Zhivotovsky L.A., Kidwell M.G., Evgen'ev M.B. Distribution and evolution of mobile elements in the *virilis* species group of *Drosophila*. *Chromosoma.* 1999;108(7):443-456. DOI 10.1007/s004120050396.

Evgen'ev M.B., Zelentsova H., Poluectova H., Lyozin G.T., Veleikodvorskaja V., Pyatkov K.I., Zhivotovsky L.A., Kidwell M.G. Mobile elements and chromosomal evolution in the *virilis* group of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000;97(21):11337-11342. DOI 10.1073/pnas.210386297.

Bittles A.H., Sullivan S.G., Zhivotovsky L.A. Consanguinity, caste and deafmutism in Punjab, 1921. *Journal of Biosocial Science.* 2004;36(2):221-234. DOI 10.1017/s0021932003006230.

6. Количественные признаки: модели и методы

Животовский Л.А. Машинные модели количественных признаков в генетике. I. Влияние генетической структуры популяции на распределение признака. *Генетика.* 1972;8(4):154-159.

Животовский Л.А. Машинные модели количественных признаков в генетике. 2. Динамика частот аллелей при различных формах отбора. *Генетика*. 1972;8(7):175-180.

Животовский Л.А. Машинные модели количественных признаков в генетике. 3. Влияние сцепления на изменчивость признака в F2. *Генетика.* 1973;9(12):119-125.

Животовский Л.А., Эрнст Л.К., Янушпольский И.И. Машинные модели количественных признаков в генетике. 4. Влияние направленного отбора и сцепления на динамику популяций и оценки показателя наследуемости. *Генетика.* 1974;10(6):163-169.

Виноградова Е.В., Животовский Л.А. Влияние положительного ассортативного скрещивания на распределение генотипов в популяциях. *Генетика*. 1974;10(7):138-142.

Животовский Л.А. Абсолютная устойчивость генетического полиморфизма. В: Математические модели генетических систем / ред. В.А. Ратнер. Новосибирск: ИЦИГ, 1976;57-62.

Животовский Л.А. Влияние скорости развития особей и изменения численности популяции на приспособленность. В: Математические модели генетических систем / ред. В.А. Ратнер. Новосибирск: ИЦИГ, 1976;63-68.

Животовский Л.А. Машинные модели количественных признаков в генетике. 5. О возможности использования генетических маркеров для ранней оценки продуктивности животных. *Генетика.* 1976;12(1):147-152.

Животовский Л.А., Янушпольский И.И. Динамика популяционно-генетических параметров и их статистических оценок при отборе по количественным признакам. 1. Аддитивная модель. Один признак. *Генетика.* 1976;12(1):139-146.

Животовский Л.А., Глотов Н.В. Популяционно-генетическая интерпретация статистического анализа количественных признаков. В: Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск: Наука, 1976;81-93.

Животовский Л.А. О теореме Фишера. *Генетика*. 1981;17(2):324-331.

Алтухов Ю.П., Найдич В.А., Животовский Л.А. Машинное моделирование взаимодействия случайного дрейфа и миграции генов в системе частично изолированных популяций. *Генетика.* 1984;20(4):605-609.

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Heterogeneous selection in subdivided populations. *Journal of Mathematical Biology.* 1993;31(7):747-759. DOI 10.1007/BF00160423.

Zhivotovsky L.A., Bergman A., Feldman M.W. A model of individual adaptive behavior in a fluctuating environment. In: Belew R.K., Mitchell M. (Eds.). Adaptive Individuals in Evolving Populations. SFI Studies in the Science of Complexity. Santa Fe, NM: Addison-Wesley, 1996;131-153.

7. Количественные признаки: мультилокусный отбор и комплексы признаков

Животовский Л.А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков. *Журнал общей биологии.* 1980;41(2):177-191.

Животовский Л.А. Обобщенные показатели популяционной изменчивости по совокупности количественных признаков. *Доклады АН СССР*. 1980;250(6):1459-1462.

Животовский Л.А., Алтухов Ю.П. Метод выделения морфологически «средних» и «крайних» фенотипов по совокупности количественных признаков. *Доклады АН СССР*. 1980;251(2):473-476.

Животовский Л.А. Динамика полигенных систем под действием отбора. В: Математические модели в экологии и генетике. М.: Наука, 1981;120-148.

Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях и проблемы анализа комплекса признаков. Дис. … докт. биол. наук. 03.00.15. М., 1982. 211 с.

Животовский Л.А. Проблема анализа комплекса признаков. В: Экологическая генетика и эволюция. Кишинев, 1987;117-134.

Семериков Л.Ф., Глотов Н.В., Животовский Л.А. Пример эффективности обобщенной дисперсии признаков древесных растений. *Экология.* 1987;(3):22-26.

Zhivotovsky L.A. Some methods of analysis of correlated characters. In: Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics: 2nd. 1987. Raleigh, N.C. USA. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 1988;423-432.

Гаврилец С.Ю., Животовский Л.А. Влияние стабилизирующего отбора на генотипическую дисперсию и неравновесие по сцеплению. *Доклады АН СССР*. 1989;304(3):730-733.

Zhivotovsky L.A., Gavrilets S.Yu. Selection models in quantitative genetics. In: Proceedings XV International Biomass Conference. Budapest, 1990;79-90.

Животовский Л.А., Гаврилец С.Ю. Стабилизирующий отбор и неравновесие по сцеплению. *Генетика*. 1990;26(2):222-231.

Zhivotovsky L.A., Gavrilets S. Quantitative variability and multilocus polymorphism under epistatic selection. *Theoretical Population Biology*. 1992;42(3):254-283. DOI 10.1016/0040-5809(92)90015-L.

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. On the difference between mean and optimum of quantitative characters under selection. *Evolution*. 1992;46(5):1574-1578. DOI 10.2307/2409962.

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. On models of quantitative genetic variability: a stabilizing selection-balance model. *Genetics*. 1992;130(4):947-955. DOI 10.1093/genetics/130.4.947.

Feldman M.W., Zhivotovsky L.A. Gene-culture coevolution: toward a general theory of vertical transmission. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1992;89(24):11935-11938. DOI 10.1073/pnas.89.24.11935.

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. On the probability of loss of new mutations in the presence of linkage disequilibrium. *Journal of Mathematical Biology*. 1993;31(2):177-188. DOI 10.1007/BF00171225.

Feldman M.W., Cavalli-Sforza L.L., Zhivotovsky L.A. On the complexity of cultural transmission and evolution. In: Cowan G., Pines D., Meltzer D. (Eds.). Complexity: Metaphors, Models, and Reality. Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity. Santa Fe: Addison-Wesley, 1994;19:47-64.

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Christiansen F.B. Evolution of recombination among multiple selected loci: a generalized reduction principle. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1994;91(3):1079-1083. DOI 10.1073/pnas.91.3.1079.

Zhivotovsky L.A., Christiansen F.B. The selection barrier between populations subject to stabilizing selection. *Evolution*. 1995;49(3):490-501. DOI 10.1111/j.1558-5646.1995.tb02281.x.

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. The reduction principle for recombination under densitiy-dependent selection. *Theoretical Population Biology*. 1995;47(2):244-256. DOI 10.1006/tpbi.1995.1010.

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Bergman A. Fitness patterns and phenotypic plasticity in a spatially heterogeneous environment. *Genetics Research*. 1996;68(3):241-248. DOI 10.1017/s0016672300034212.

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Bergman A. On the evolution of phenotypic plasticity in a spatially heterogeneous environment. *Evolution*. 1996;50(2):547-558. DOI 10.2307/2410830.

Zhivotovsky L.A. Environmental stress and evolution: A theoretical study. In: Bijlsma R., Loeschcke V. (Eds.). Environmental Stress, Adaptation, and Evolution. Basel, Switzerland: Birkhaeuser Verlag, 1997;241-254.

Животовский Л.А. Приспособленность и популяционный стресс. В: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. Йошкар-Ола: МарГУ, 1998;126-140.

Zhivotovsky L.A., Pylkov K.V. A general multilocus two-allele model for epistatic selection. *Journal of Genetics*. 1998;77:115-121. DOI 10.1007/BF02966597.

Pylkov K.V., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Migration versus mutation in the evolution of recombination under multilocus selection. *Genetics Research*. 1998;71(3):247-256. DOI 10.1017/s0016672398003243.

Pylkov K.V., Zhivotovsky L.A., Christiansen F.B. The strength of the selection barrier between populations. *Genetics Research*. 2000;76(2):179-185. DOI 10.1017/s001667230000464x.

8. Популяционная биология горбуши

Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флюктуирующих стад. *Биология моря*. 1986;12(2):39-44.

Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. Селективные процессы по ферментным локусам у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). *Генетика*. 1987;23(10):1876-1883.

Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. Факторы изменчивости размера и веса личинок горбуши. В: Генетические методы селекции рыб: Материалы совещания, 9–11 сент. 1986 г., Тарту. (Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва Науч.-произв. об-ния по пром. и тепловод. рыбоводству. Вып. 261). Л.: ГосНИОРХ, 1987;66-76.

Животовский Л.А., Глубоковский М.К. Дальневосточная горбуша: два взгляда – два решения. *Рыбное хозяйство*. 1989;7. http://ribovodstvo.com/books/item/f00/s00/z0000011/st017.shtml.

Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная организация горбуши: факты и модели. В: Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989;47-67.

Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная организация горбуши. В: Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989;34-51.

Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М., Броневский А.М., Афанасьев К.И., Ефремов В.В., Ермоленко Л.Н., Калабушкин Б.А., Ковалев В.Г., Макоедов А.Н., Малинина Т.В., Пустовойт С.П., Рубцова Г.А. Генетическая дифференциация горбуши. *Генетика*. 1989;25(7):1261-1274.

Глубоковский М.К., Животовский Л.А., Викторовский Р.М., Броневский А.М., Афанасьев К.И., Ефремов В.В., Ермоленко Л.Н., Калабушкин Б.А., Ковалев В.Г., Макоедов А.Н., Малинина Т.В., Пустовойт С.П., Рубцова Г.А. Популяционная организация горбуши. *Генетика*. 1989;25(7):1275-1285.

Животовский Л.А. Глубоковский М.К. Роль миграций и отбора в генетической дифференциации горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). *Доклады АН СССР*. 1989;308(5):1235-1240.

Zhivotovsky L.A., Gharrett A.J., McGregor A.J., Glubokovsky M.K., Feldman M.W. Gene differentiation in Pacific Salmon (*Oncorhynchus* sp.): Facts and Models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1994;51(Suppl. 1):223-232. DOI 10.1139/F94-308.

Животовский Л.А., Храмцов В.В., Глубоковский М.К. Модель динамики численности горбуши. *Вопросы ихтиологии*. 1996;36(2):1-17.

Geiger H.J., Smoker W.W., Zhivotovsky L.A., Gharrett A.J. Variability of family size and marine survival in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) has implications for conservation biology and human use. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1997;54(11):2684-2690. DOI 10.1139/f97-154.

McGregor A.J., Lane S., Thomason M.A., Zhivotovsky L.A., Smoker W.W., Gharrett A.J. Migration timing, a life history trait important in the genetic structure of pink salmon. *Bulletin North Pacific Anadromous Fish Commission*. 1998;1:262-273.

Животовский Л.А., Ким Х.Ю. Морфологические маркёры пола у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae). *Вопросы ихтиологии*. 2015;55(1):107-109. DOI 10.7868/S0042875215010233.

Каев А.М., Животовский Л.А. Новые данные к дискуссии о локальных и флуктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. *Известия ТИНРО*. 2016;187:122-144.

Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад. *Вопросы ихтиологии*. 2017;57(3):264-274. DOI 10.7868/S0042875217030080.

Зеленина Д.А., Животовский Л.А., Сошнина В.А., Вилкова О.Ю., Глубоковский М.К. Внутривидовая дифференциация азиатской горбуши по данным о последовательности митохондриального гена *cytb*. *Генетика*. 2022;58(11):1280-1291. DOI 10.31857/S0016675822110145.

9. Генетическая дифференциация и популяционная структура кеты

Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Салменкова Е.А., Омельченко Т.В., Животовский Л.А. Микросателлитная изменчивость и дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum), воспроизводимых сахалинскими рыбоводными заводами. *Генетика*. 2006;42(12):1694-1702.

Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Салменкова Е.А., Фёдорова Л.К., Борзов С.И., Погодин В.П. О создании базы ДНК-данных для решения проблем воспроизводства, идентификации и сертификации популяций тихоокеанских лососей на примере кеты о. Итуруп. *Вопросы рыболовства*. 2008;9(1):96-109.

Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Животовский Л.А. Межрегиональная дифференциация кеты Сахалина и Южных Курил по микросателлитным локусам. *Генетика*. 2008;44(7):956-963.

Каев А.М., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Шитова М.В., Борзов С.И., Фёдорова Л.К., Животовский Л.А. О генетической дифференциации кеты речного и озёрного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова). В: Современное состояние водных биоресурсов. Владивосток: ТИНРО-центр, 2008;372-374.

Рубцова Г.И., Афанасьев К.И., Малинина Т.В., Шитова М.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Животовский Л.А. Дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) по микросателлит-

ным и аллозимным маркерам: сравнительный анализ. *Генетика*. 2008;44(7):964-971.

Шитова М.В., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Сидорова С.В., Животовский Л.А. Микросателлитная изменчивость заводских популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) о. Сахалин. *Вопросы рыболовства*. 2009;10(1):102-115.

Животовский Л.А., Рубцова Г.И., Шитова М.В., Шевляков Е.А., Фёдорова Л.К., Афанасьев К.И. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России. В: Бюллетень № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-центр, 2010;5:53-63.

Животовский Л.А., Фёдорова Л.К., Шитова М.В., Воронова Л.А., Борзов С.И., Погодин В.П., Рубцова Г.И., Афанасьев К.И. Изменчивость цвета мяса у кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп. *Вопросы рыболовства*. 2010;11(2):313-326.

Кордичева С.Ю., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Шайхаев Г.О., Афанасьев К.И., Животовский Л.А. Выявление нуль-аллелей в микросателлитном локусе кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum). *Генетика*. 2010;46(8):1143-1147.

Животовский Л.А. О сохранении генофондов лососей в лососевых рыбохозяйственных заповедных зонах. В: Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. М.: ФГУП ВНИРО-ИПЭЭ РАН, 2010;83-93.

Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Шевляков Е.А., Заварина Л.О., Бачевская Л.Т., Черешнев И.А., Брыков В.А., Ковалёв М.Ю., Шевляков В.А., Сидорова С.В., Борзов С.И., Погодин В.П., Фёдорова Л.К., Животовский Л.А. Популяционная структура кеты O*ncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам. *Биология моря*. 2011;37(1):39-47.

Афанасьев П.К., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А. Расширение набора микросателлитных маркеров с целью повышения точности идентификации кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum). *Генетика*. 2011;47(11):1473-1480.

Zhivotovsky L.A., Fedorova L.K., Rubtsova G.A., Shitova M.V., Rakitskaya T.A., Prokhorovskaya V.D., Smirnov B.P., Kaev A.M., Chupakhin V.M., Samarsky V.G., Pogodin V.P., Borzov S.I., Afanasiev K.I. Rapid expansion of an enhanced stock of chum salmon and its impacts on wild population components. *Environmental Biology of Fishes*. 2012;94:249-258. DOI 10.1007/s10641-011-9873-4.

Тетерина А.А., Малинина Т.В., Животовский Л.А. Филогенетический анализ популяций кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока по маркерам митохондриальной ДНК. В: Проблемы популяционной и общей генетики / ред. Д.В. Политов. СПб: Нестор-История, 2012;139-151.

Лапшина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. Искусственное воспроизводство летней кеты при низких температурах воды в период выдерживания: перспективы замены горбуши летней кетой на холодноводных лососевых рыбоводных заводах. *Вопросы рыболовства*. 2014;15:238-249.

Лапшина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. Летняя кета Сахалина: происхождение, биологические особенности и перспективы использования. В: Ученые записки Сахалинского государственного университета. Южно-Сахалинск: СахГУ, 2015;11-12:77-81.

Zhivotovsky L.A., Kordicheva S.Yu., Shaikhaev E.G., Rubtsova G.A., Afanasiev K.I., Shitova M.V., Fuller S.A., Shaikhaev G.O., Gharrett A.J. Efficiency of the inbreeding coefficient *f* and other estimators in detecting null alleles, as revealed by empirical data of locus *Oke*3 across 65 populations of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Journal of Fish Biology*. 2015;86:402-408. DOI 10.1111/jfb.12568.

Животовский Л.А. Провизорное районирование единиц запаса кеты Дальнего Востока России. *Бюллетень изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. 2016;(11):193-198.

Лапшина А.Е., Самарский В.Г., Животовский Л.А. Летняя кета Сахалина: происхождение, биологические особенности, перспективы использования. В: Ученые записки Сахалинского государственного университета. Южно-Сахалинск: СахГУ, 2016;77-81.

Животовский Л.А, Лапшина А.Е., Михеев П.Б., Подорожнюк Е.В., Пасечник О.И., Мамаева А.В., Ракицкая Т.А., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И., Шитова М.В. Дивергенция сезонных рас кеты (*Oncorhynchus keta*) рек Амур и Поронай: Экология, генетика, морфология. *Биология моря*. 2017;43(4):284-292.

Шитова М.В. Марковцев В.Г., Животовский Л.А., Прохоровская В.Д., Кордичева С.Ю., Афанасьев П.К., Брыков В.А. Микросателлитная изменчивость кеты Приморья. *Генетика*. 2017;53(9):1071-1076. DOI 10.7868/S0016675817090120.

Лапшина А.Е., Животовский Л.А., Самарский В.Г., Зеленников О.В. Перспективы и обоснование искусственного воспроизводства летней кеты в Сахалинской области. В: Современное состояние и перспективы развития лососевого хозяйства на Дальнем Востоке России. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2018;135-142.

Лапшина А.Е., Игнатьев Ю.И., Животовский Л.А. Летняя кета р. Поронай (о. Сахалин): сохранение, охрана, воспроизводство. В: Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: VII научно-практическая конференция молодых учёных с международным участием. М., 2019;240-244.

Шитова М.В., Хохлов Ю.Н., Никифоров А.И., Афанасьев П.К., Орлова С.Ю., Ельников А.Н., Бугаев А.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Малинина Т.В., Политов Д.В., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Животовский Л.А. Дифференциация северной азиатской кеты (*Oncorhynchus keta* W.) по микросателлитным маркерам. *Генетика*. 2020;56(6):677-689. DOI 10.31857/S0016675820060119.

Животовский Л.А., Подорожнюк Е.В., Кульбачный С.Е., Шитова М.В., Ракицкая Т.А., Никифоров А.И., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. Экогеографические единицы и единицы запаса кеты *Oncorhynchus keta* Амурской зоогеографической провинции. *Вопросы ихтиологии*. 2021;61(4):432-440. DOI 10.31857/S0042875221040214.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Каев А.М., Шитова М.В., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г., Афанасьев К.И. Эколого-географическая и генетическая дифференциация – единицы запаса кеты (*Oncorhynchus keta*) южных Курильских островов. *Вопросы ихтиологии*. 2022;62(3):335-344. DOI 10.31857/S0042875222030249.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Прохоровская В.Д., Ракицкая Т.А., Афанасьев К.И. Популяционная структура кеты Дальнего Востока России: биогеографическая классификация, генетическая дифференциация и экогеографические единицы вида. *Генетика*. 2022;58(4):438-449. DOI 10.31857/S0016675822040154.

10. Другие виды лососёвых рыб и иных гидробионтов

Пудовкин А.И., Животовский Л.А. Дефицит гетерозигот в популяциях морских донных беспозвоночных. *Биология моря*. 1980;6(5):57-61.

Животовский Л.А. Эколого-генетические принципы разведения тихоокеанских лососей. В: Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока: Материалы международного научно-практического семинара (30 ноября – 1 декабря 2006 г., Петропавловск-Камчатский) в рамках VII научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2006;153-159.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Афанасьев К.И. Генетические принципы экологической сертификации промысла тихоокеанских лососей. В: Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей» / ред. В.П. Шунтов. Владивосток: ТИНРО-центр, 2009;4:117-125.

Животовский Л.А., Фёдорова Л.К., Смирнов Б.П., Чупахин В.М. Статистические проблемы анализа данных «скат-возврат» при оценке работы лососевых рыбоводных заводов (на примере Курильского ЛРЗ, о. Итуруп). В: Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей» / ред. В.П. Шунтов. Владивосток: ТИНРО-центр, 2009;4:140-147.

Багров А.М., Животовский Л.А., Гамыгин Е.А., Рекубратский А.В., Ананьев В.И. Проблемы создания и использования инновационных технологий аквакультуры России. *Рыбное хозяйство*. 2010;(2):18-22.

Rand P.S., Berejikian B.A., Bidlack A., Bottom D., Gardner J., Kaeriyama M., Lincoln R., Nagata M., Pearsons T.N., Schmidt M, Smoker W.W., Weitkamp L.A., Zhivotovsky L.A. Ecological interactions between wild and hatchery salmonids and key recommendations for research and management actions in selected regions of the North Pacific. *Environmental Biology of Fishes*. 2012;94:343-358. DOI 10.1007/s10641-012-9988-2.

Шитова М.В., Юрченко А.А., Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А. Панель микросателлитных локусов для популяционных исследований

сахалинского тайменя *Parahucho perryi* (Brevoort). *Генетика*. 2012;48(8):976-982.

Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А. Микросателлитная изменчивость кунджи *Salvelinus leucomaenis* Сахалинской области. *Генетика*. 2013;49(9):1088-1092. DOI 10.7868/S0016675813090026.

Строганов А.Н., Мухина Н.В., Афанасьев К.И., Коткин К.С., Никифоров А.И., Рубцова Г.А., Тетерина А.А., Животовский Л.А. О комплексных экспедициях на озеро Могильное (остров Кильдин, Баренцево море) в 2011, 2012 годах. *Вестник Астраханского государственного университета*. *Серия: Рыбное хозяйство*. 2013;(3):86-90.

Животовский Л.А., Шайхаев Е.Г., Шитова М.В. Метод идентификации биологических образцов лососевых рыб по микросателлитным маркерам с использованием идентичного набора ПЦР-праймеров. *Биология моря*. 2013;39(6):459-466.

Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А. Эволюция микросателлитных локусов лососевых рыб. *Генетика*. 2014;50(8):967-974. DOI 10.7868/S0016675814080074.

Животовский Л.А. Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus*. *Генетика*. 2015;51(5):584-599. DOI 10.7868/S0016675815050100.

Животовский Л.А. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей. *Труды ВНИРО*. 2015;157(2):4-23.

Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D., Safronov S.N., Shitova M.V., Zolotukhin S.F., Makeev S.S., Weiss S., Rand P.S., Semenchenko A.Yu. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi*. *Conservation Genetics*. 2015;16:431-441. DOI 10.1007/s10592-014-0670-4.

Zhivotovsky L.A., Tochilina T.G., Shaikhaev E.G., Pogodin V.P., Malinina T.V., Gharrett A.J. Hybrids between chum salmon (*Oncorhynchus keta*) and pink salmon (*O. gorbuscha*): High growth rate, intermediate age, intermediate color pattern, different scale shape, and potential negative effects on pink and chum salmon production. *Journal of Fish Biology*. 2016;89:2098-2106. DOI 10.1111/jfb.13118.

Животовский Л.А. Популяционная структура вида: Эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций. *Биология моря*. 2016;42(5):323-333.

Животовский Л.А., Шайхаев Е.Г., Павлов С.Д., Пивоваров Е.А. К вопросу о статусе белого гольца *Salvelinus albus* и его идентичности из разных мест описания. *Биология моря*. 2016;42(2):159-161.

Рубцова Г.А., Пономарёва Е.В., Афанасьев К.И., Шайхаев Е.Г., Холодова М.В., Павлов С.Д., Животовский Л.А. Выявление аллельных вариантов микросателлитных маркеров методами капиллярного и традиционного электрофорезов. *Генетика*. 2016;52(4):482-487.

Teterina A.A., Zhivotovsky L.A. Genomic testing of landlocked Kildin cod (*Gadus morhua kildinensis*) for its ancestral state: stationary or migratory ecotype? *PeerJ Preprints*. 2016;4:e2497v1. DOI 10.7287/peerj.preprints.2497v1.

Zhivotovsky L.A., Teterina A.A., Mukhina N.V., Stroganov A.N., Rubtsova G.A., Afanasiev K.I. Effects of genetic drift in a small population of Atlantic cod (*Gadus morhua kildinensis* Derjugin) landlocked in a meromictic lake: Genetic variation and conservation measures. *Conservation Genetics*. 2016;17:229-238. DOI 10.1007/s10592-015-0774-5.

Животовский Л.А. Две ветви исследований популяционной структуры вида – экологическая и генетическая: история, проблемы, решения. *Генетика*. 2017;53:1244-1253.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Никитин В.Д., Прохоров А.П., Шайхаев Е.Г., Коткин К.С., Гво Д.Ч., Афанасьев К.И. Генетическая дифференциация и вопросы сохранения популяций симы *Oncorhynchus masou* Brevoort, 1856 (Pisces: Salmonidae). *Биология моря*. 2017;43(1):70-78.

Строганов А.Н., Афанасьев К.И., Бурменский В.А., Животовский Л.А., Зуйкова Н.В., Криксунов Е.А., Мухина Н.В., Поляков М.П., Рубцова Г.А., Семенова А.В., Шадрин А.М., Фролов О.Ю. Механизмы адаптации кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920 (Pisces: Gadidae) к специфическим условиям озера Могильное. *Биология моря*. 2017;43(2):102-109.

Тетерина А.А., Животовский Л.А. ДНК-маркеры для идентификации стационарного и мигрирующего экотипов атлантической трески *Gadus morhua*. *Генетика*. 2017;53(7):872-876. DOI 10.7868/S0016675817070128.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Абдуразакова З.Ш., Семенова А.В., Ракицкая Т.А., Афанасьев К.И. Генетическая дивергенция кумжи *Salmo trutta* Каспийского и Белого морей по микросателлитным локусам. *Генетика*. 2018;54(13):46-49. DOI 10.1134/S0016675818130234.

Животовский Л.А., Смирнов Б.П. Стратегия воспроизводства тихоокеанских лососей в Сахалинской области. *Вопросы рыболовства*. 2018;19(3):285-299.

Животовский Л.А., Смирнов Б.П. Стратегия воспроизводства лососевых рыб в Сахалинской области. В: Современное состояние и перспективы развития лососевого хозяйства на Дальнем Востоке России. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2018;84-103.

Животовский Л.А., Павлов С.Д., Афанасьев К.И., Ракицкая Т.А., Пономарёва Е.В., Ковалёв М.Ю., Рубцова Г.А. Генетическая дифференциация популяций жилой и проходной нерки п-ва Камчатка: эволюционный статус жилой нерки Кроноцкого озера. *Биология моря*. 2019;45(6):412-421. DOI 10.1134/S0134347519060111.

Животовский Л.А. Промысловое районирование и выделение районов воспроизводства дальневосточных лососей. *Успехи современной биологии*. 2022;142(5):487-497. DOI 10.31857/S004213242205012X.

11. Генетика и популяционная биология растений

Духарев В.А., Животовский Л.А. Адаптивность биохимического полиморфизма популяций сосны обыкновенной. В: Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1981;31-33.

Правдин Л.Ф., Алтухов Ю.П., Духарев В.А., Животовский Л.А., Полозова Л.Я. Полиморфизм популяций сосны обыкновенной по сцепленным локусам эстераз. *Доклады АН СССР*. 1982;262(4):998-1000.

Алтухов Ю.П., Духарев В.А., Животовский Л.А. Отбор против редких электрофоретических вариантов белка и темпы спонтанного мутационного процесса в популяциях. *Генетика*. 1983;19(2):264-276.

Гриценко В.В., Глотов Н.В., Животовский Л.А. Изменчивость природных популяций овсяницы Воронова *Festuca woronowii Hack* в Дагестане. *Экология*. 1984;(1):8-14.

Животовский Л.А., Духарев В.А. «Сжатие» генотипической изменчивости при стабилизирующем отборе и ее проявление на ранних стадиях онтогенеза. *Журнал общей биологии*. 1985;46(1):32-40.

Духарев В.А., Животовский Л.А. Генетическая интеграция и отбор по локусам эстераз в панмиктических популяциях сосны обыкновенной. *Генетика*. 1985;21(1):138-146.

Животовский Л.А., Духарев В.А. Гаметическая интеграция у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* (L.). В: Молекулярные механизмы генетических процессов: молекулярная генетика, эволюция, молекулярно-генетические основы селекции. М., 1985;203-212.

Животовский Л.А., Бияшев Р., Зильберман С.А., Поморцев А.А., Малинина Т.В., Алтухов Ю.П. Изучение взаимосвязей между количественными и полиморфными признаками на основе метода главных компонент (на примере двух сортовых популяций ярового ячменя Черниговский 5). *Генетика*. 1986;22(3):481-492.

Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А., Подгорный Ю.К. Изучение генетической изменчивости крымской сосны (*Pinus pallasiana* Asch., Graebn.). *Генетика*. 1988;24(2):311-315.

Шурхал А.В., Подогас А.В., Семериков В.Л., Животовский Л.А. Аллозимный полиморфизм лиственницы сибирской *Larix sibirica*. *Генетика*. 1989;25(10):1899-1901.

Подогас А.В., Шурхал А.В., Семериков В.Л., Животовский Л.А. Оценка генетической дифференциации между двумя видами сосен *Pinus sibirica* (подрод *Strobus*) и *P. sylvestris* (подрод *Pinus*) в выборках из ботанического сада и из природных популяций. *Генетика*. 1991;27(4):758-762.

Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А. Генетическая дифференциация 18 видов сосен по аллозимным локусам; *род Pinus*: подрод *Strobus*, подрод *Pinus*. *Доклады АН СССР*. 1991;316(2):484-488.

Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А. Филогенетический анализ рода *Pinus* по аллозимным локусам: генетическая дифференциация подродов. *Генетика*. 1991;27(7):1193-1205.

Shurkhal A.V., Podogas A.V., Zhivotovsky L.A. Allozyme differentiation in the genus *Pinus*. *Silvae Genetica*. 1992;41(2):105-109.

Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А. Уровни генетической дифференциации жёстких сосен (род *Pinus*, подрод *Pinus*) по аллозимным данным. *Генетика*. 1993;29(1):77-90.

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. *Экология*. 2001;32(1):3-7.

Поморцев А.А., Лялина Е.В., Животовский Л.А., Калабушкин Б.А., Пухальский В.А. Электрофорез запасных белков как метод сортового контроля у ярового ячменя. *Селекция и семеноводство*. 2004;(3):20-28.

Животовский Л.А. Поморцев А.А., Лялина Е.В., Калабушкин Б.А., Пухальский В.А. Оценка максимальной частоты «чужих» биотипов в популяции с учётом априорных данных. *Экология*. 2005;36(2):106-109.

Животовский Л.А., Османова Г.О. Эколого-географический подход к выявлению популяционной структуры вида у растений. В: Экология и география растений и растительных сообществ: Материалы IV Международной научной конференции. Екатеринбург, 2018;282-285.

Османова Г.О., Богданов Г.А., Животовский Л.А. Выделение многовидовых экогеографических агрегаций редких видов растений в целях организации охраняемых природных территорий (на примере флоры Республики Марий Эл). *Экология*. 2019;50(5):373-377. DOI 10.1134/S0367059719050093.

Животовский Л.А., Османова Г.О. Экогеографические единицы и охрана внутривидового разнообразия. *Известия РАН. Серия Биологическая*. 2020;(2):124-136. DOI 10.31857/S0002332920020149.

Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений. *Известия РАН. Серия Биологическая*. 2020;(2):144-152. DOI 10.31857/S0002332920020058.

Животовский Л.А., Османова Г.О. Фитоиндикационный индекс разнообразия условий среды. *Известия РАН. Серия Биологическая*. 2021;(2):193-199. DOI 10.31857/S0002332921020156.

12. Микросателлитная изменчивость и дивергенция популяций человека

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Microsatellite variability and genetic distances. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1995;92(25):11549-11552. DOI 10.1073/pnas.92.25.11549.

Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Grishechkin S.A. Biased mutations and microsatellite variation. *Molecular Biology and Evolution*. 1997;14(9):926-933. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025835.

Zhivotovsky L.A. A new genetic distance with application to constrained variation at microsatellite loci. *Molecular Biology and Evolution*. 1999;16(4):467-471. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026128.

Jin L., Baskett M.L., Cavalli-Sforza L.L., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W., Rosenberg N.A. Microsatellite evolution in modern humans: a comparison of two data sets from the same populations. *Annals of Human Genetics*. 2000;64(Pt. 2):117-134. DOI 10.1017/S0003480000008034.

Wang W., Sullivan S., Suhaib A., Chandler D., Zhivotovsky L.A., Bittles A. A genome-based study of consanguinity in three endogamous Pakistan communities using autosomal microsatellite analysis. *Annals of Human Genetics*. 2000;64(Pt. 1):41-49. DOI 10.1017/S0003480000007946.

Zhivotovsky L.A., Bennett L., Bowcock A.M., Feldman M.W. Human population expansion and microsatellite variation. *Molecular Biology and Evolution*. 2000;17(5):757-767. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026354.

Zhivotovsky L.A. Estimating divergence time with use of microsatellite genetic distances: impacts of population growth and gene flow. *Molecular Biology and Evolution*. 2001;18(5):700-709. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a003852.

Zhivotovsky L.A., Goldstein D.B., Feldman M.W. Genetic sampling error of distance $(\delta\mu)^2$ and variation in mutation rate among microsatellite loci. *Molecular Biology and Evolution*. 2001;18(12):2141-2145. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a003759.

Rosenberg N.A., Pritchard J.K., Weber J.L., Cann H.M., Kidd K.K., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Genetic structure of human populations. *Science*. 2002;298(5602):2381-2385. DOI 10.1126/science.1078311.

Rosenberg N.A., Pritchard J.K, Weber J.L., Cann H.M., Kidd K.K., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Response to comment on «Genetic Structure of Human Populations». *Science*. 2003;300(5627):1877-1877. DOI 10.1126/science.1084688.

Zhivotovsky L.A., Rosenberg N.A., Feldman M.W. Features of evolution and expansion of modern humans inferred from genome-wide microsatellite markers. *American Journal of Human Genetics*. 2003;72(5):1171-1186. DOI 10.1086/375120.

Ramachandran S., Rosenberg N.A., Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Robustness of the inference of human population structure: A comparison of X-chromosomal and autosomal microsatellites. *Human Genomics*. 2004;1(2):87-97. DOI 10.1186/1479-7364-1-2-87.

Животовский Л.А. Исследование генетической структуры и эволюции популяций человека по данным об аутосомных микросателлитных локусах. В: Методы популяционной биологии. VII Всероссийский популяционный семинар. Сыктывкар: Ин-т биологии УрО РАН, 2004;22-38.

Животовский Л.А. ДНК-датирование древних популяционных событий. В: Этология человека и смежные дисциплины: современные методы исследования / ред. М.Л. Бутовская. М., 2004;161-165.

Животовский Л.А. ДНК-различия между этническими группами и их эволюционное становление. В: Этология человека и смежные дисциплины: современные методы исследования / ред. М.Л. Бутовская. М., 2004;166-174.

Животовский Л.А. Микросателлитная изменчивость в популяциях человека и методы ее изучения. *Информационный вестник ВОГиС*. 2006;10(1):74-96.

Животовский Л.А., Хуснутдинова Э.К. Этногеномика: генетическая история человечества, записанная в аутосомных ДНК-маркерах. В: Молекулярный полиморфизм человека. Т. II / ред. С.Д. Варфоломеев. М., 2007;742-781.

13. Генетическая история человечества по данным о ДНК-маркерах Y-хромосомы

Goldstein D.B., Zhivotovsky L.A., Nayar K., Linares A.R., Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W. Statistical properties of the variation at linked microsatellite loci: implications for the history of human Y chromosomes. *Molecular Biology and Evolution*. 1996;13(9):1213-1218. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025686.

Knight A., Underhill P.A., Mortensen H.M., Zhivotovsky L.A., Lin A.A., Henn B.M., Louis D., Ruhlen M., Mountain J.L. African Y chromosome and mtDNA divergence provides insights into the history of click languages. *Current Biology*. 2003;13(6):464-473. DOI 10.1016/s0960-9822(03)00130-1.

Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Cinnioğlu C., Kayser M., Morar B., Kivisild T., Scozzari R., Cruciani F., Destro-Bisol G., Spedini G., Chambers G.K., Herrera R.J., Yong K.K., Gresham D., Tournev I., Feldman M.W., Kalaydjieva L. The effective mutation rate at Y chromosome short tandem repeats, with application to human population-divergence time. *American Journal of Human Genetics*. 2004;74(1):50-61. DOI 10.1086/380911.

Zegura S.L., Karafet T.M., Zhivotovsky L.A., Hammer M.F. High resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of native American Y chromosomes into the Americas. *Molecular Biology and Evolution*. 2004;21(1):164-175. DOI 10.1093/molbev/msh009.

Semino O., Magri Ch., Benuzzi G., Lin A.A., Al-Zahery N., Battaglia V., Maccioni L., Triantaphyllidis C., Shen P., Oefner P.J., Zhivotovsky L.A., King R., Torroni A., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A., Santachiara-Benerecetti A.S. Origin, diffusion, and differentiation of Y-chromosome haplogroups E and J: Inferences on the Neolithization of Europe and later migratory events in the Mediterranean area. *American Journal of Human Genetics*. 2004;74(5):1023-1034. DOI 10.1086/386295.

Rootsi S., Magri Ch., Kivisild T., Benuzzi G., Help H., Bermisheva M., Kutuev I., Barać L., Pericić M., Balanovsky O., Pshenichnov A., Dion D., Grobei M., Zhivotovsky L.A., Battaglia V., Achilli A., Al-Zahery N., Parik J., King R., Cinnioğlu C, Khusnutdinova E., et al. Phylogeography of Y-chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe. *American Journal of Human Genetics*. 2004;75(1):128-137. DOI 10.1086/422196.

Zhivotovsky L.A., Underhill P.A. On the evolutionary mutation rate at Y-chromosome STRs: Comments on paper by Di Giacomo et

al. (2004). *Human Genetics*. 2005;116(6):529-532. DOI 10.1007/s00439-005-1281-4.

Gonçalves R., Freitas A., Branco M., Rosa A., Fernandes A.T., Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Kivisild T., Brehm A. Y-chromosome lineages from Portugal, Madeira and Açores record elements of Shepardim and Berber ancestry. *Annals of Human Genetics*. 2005;69(Pt. 4):443-454. DOI 10.1111/j.1529-8817.2005.00161.x.

Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Feldman M.W. Difference between evolutionarily effective and germ-line mutation rate due to stochastically varying haplogroup size. *Molecular Biology and Evolution*. 2006;23(12):2268-2270. DOI 10.1093/molbev/msl105.

Sengupta S., Zhivotovsky L.A., King R., Mehdi S.Q., Edmonds C.A., Chow C.-E.T., Lin A.A., Mitra M., Sil S.K., Ramesh A., Rani M.V.U., Thakur C.M., Cavalli-Sforza L.L., Majumder P.P., Underhill P.A. Polarity and temporality of high-resolution Y-chromosome distributions in India identify both indigenous and exogenous expansions and reveal minor genetic influence of Central Asian pastoralists. *American Journal of Human Genetics*. 2006;78(2):202-221. DOI 10.1086/499411.

Kayser M., Brauer S., Cordaux R., Casto A., Lao O., Zhivotovsky L.A., Moyse-Faurie C., Rutledge R.B., Schiefenhoevel W., Gil D., Lin A.A., Underhill P.A., Oefner P.J., Trent R.J., Stoneking M. *Melanesian and Asian origins of Polynesians: mtDNA and Y-chromosome gradients across the Pacific. Molecular Biology and Evolution.* 2006;23(11):2234-2244. DOI 10.1093/molbev/msl093.

Gayden T., Cadenas A.M., Regueiro M., Singh N.B., Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Cavalli-Sforza L.L., Herrera R.J. The Himalayas as a directional barrier to gene flow. *American Journal of Human Genetics*. 2007;80(5):884-894. DOI 10.1086/516757.

Martinez L., Underhill P.A., Zhivotovsky L.A., Gayden T., Moschonas N.K., Chow Ch.-E.T., Conti S., Mamolini E., Cavalli-Sforza L.L., Herrera R.J. Paleolithic Y-haplogroup heritage predominates in a Cretan highland plateau. *European Journal of Human Genetics.* 2007;15(4):485-493. DOI 10.1038/sj.ejhg.5201769.

RootsiS.,ZhivotovskyL.A.,BaldovicM.,KayserM.,KutuevI.A.,KhusainovaR., Bermisheva M.A., Gubina M., Fedorova S.A., Ilumäe A.M., Khusnutdinova E.K., Voevoda M.I., Osipova L.P., Stoneking M., Lin A.A., Ferak V., Parik J., Kivisild T., Underhill P.A., Villems R. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *European Journal of Human Genetics.* 2007;15(2):204-211. DOI 10.1038/sj.ejhg.5201748.

Underhill P.A., Myers N.M., Rootsi S., Chow C.-E.T., Lin A.A., Otillar R.P., King R., Zhivotovsky L.A., Balanovsky O., Pshenichnov A., Ritchie K.H., Cavali-Sforza L.L., Kivisild T., Villems R., Woodward S.R. New phylogenetic relationships for Y-chromosome haplogroup I. Reapprising its phylogeography and prehistory. In: Rethinking the Human Revolution. Cambridge: McDonald Institute for Arhaeological Research, 2007;33-42.

Cadenas A.M., Zhivotovsky L.A., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A., Herrera R.J. Y-chromosome diversity characterizes the Gulf of Oman. *European Journal of Human Genetics.* 2008;16(3):374-386. DOI 10.1038/sj.ejhg.5201934.

King R.J., Özcan S.S., Carter T., Kalfoğlu E., Atasoy S., Triantaphylldis C., Kouvatsi A., Lin A.A., Chow C.-E.T., Zhivotovsky L.A., Michalodimitrakis M., Underhill P.A. Differential Y-chromosome Anatolian influence on the Greek and Creatan Neolithic. *Annals of Human Genetics.* 2008;72(Pt. 2):205-214. DO: 10.1111/j.1469-1809.2007.00414.x.

Hammer M.F., Behar D.M., Karafet T.M., Mendez F.L., Hallmark B., Erez T., Zhivotovsky L.A., Rosset S., Skorecki K. Extended Y chromosome haplotypes resolve multiple and unique lineages of the Jewish priesthood. *Human Genetics*. 2009;126(5):707-717. DOI 10.1007/s00439-009-0727-5.

Järve M., Zhivotovsky L.A., Rootsi S., Help H., Rogaev E.I., Khusnutdinova E.K., Kivisild T., Sanchez J.J. Decreased rate of evolution in Y chromosome STR loci of increased size of the repeat unit. *PLoS One.* 2009;4(9):e7276. DOI 10.1371/journal.pone.0007276.

Underhill P.A., Myres N.M., Rootsi S., Metspalu M., Zhivotovsky L.A., King R., Lin A., Chow Ch.-E.T., Semino O. et al. Separating the post-glacial coancestry of European and Asian Y chromosomes within haplogroup R1a. *European Journal of Human Genetics.* 2010;18(4):479-484. DOI 10.1038/ejhg.2009.194.

Klarić I.M., Salihović M.P., Lauc L.B., Zhivotovsky L.A., Rootsi S., Janićijević B. Dissecting molecular architecture and origin of Bayash Romani patrilineages: Genetic influences from South-Asia and the Balkans. *American Journal of Physical Anthropology.* 2009;138(3):333-342. DOI 10.1002/ajpa.20933.

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

Zaykin D., Zhivotovsky L.A., Weir B.S. Exact tests for association between alleles at arbitrary numbers of loci. In: Human Identification: The Use of DNA Markers. London: Kluwer Acad. Publ., 1995;169-178 (reprinted from *Genetica*. 1995;96:169-178).

Zhivotovsky L.A. Recognition of the remains of Tsar Nicholas II and his Family: a case of premature identification? *Annals of Human Biology.* 1999;26(6):569-577. DOI 10.1080/030144699282480.

Orekhov V., Poltoraus A., Zhivotovsky L.A., Spitsyn V., Ivanov P., Yankovsky N. Mitochondrial DNA sequence diversity in Russians. *FEBS Letters.* 1999;445(1):197-201. DOI 10.1016/s0014-5793(99)00115-5.

Zhivotovsky L.A., Ahmed S., Wang W., Bittles A.H. The forensic DNA implications of genetic differentiation between endogamous communities. *Forensic Science International.* 2001;119(3):269-272. DOI 10.1016/s0379-0738(00)00442-4.

Животовский Л.А. Критические замечания на Методические указания П.Л. Иванова «Использование индивидуализирующих систем на основе полиморфизма длины амплифицированных фрагментов (ПДАФ) ДНК в судебно-медицинской экспертизе идентификации личности и установления родства». *Сибирский медицинский журнал*. 2002;(2):85-86.

Животовский Л.А. Митохондриальная ДНК в судебно-медицинских исследованиях: основные положения теории ДНК-идентификации и критический анализ «Методических указаний» П.Л. Иванова. *Медицинская генетика*. 2003;2(3):106-114.

Животовский Л.А., Хуснутдинова Э.К. Референтная популяция и судебно-медицинская ДНК-экспертиза: меж- и внутриэтнические различия по ДНК-маркерам и оценка вероятности идентификации. *Медицинская генетика*. 2003;2(5):201-206.

Животовский Л.А. Рецензия на «Методические указания» П.Л. Иванова по анализу митохондриальной ДНК в судебно-медицинских исследованиях. *Сибирский медицинский журнал.* 2003;(1-2):42-46.

Knight A., Zhivotovsky L.A., Kass D.H., Litwin D.E., Green L.D., White P.S., Mountain J.L. Molecular, forensic and haplotypic inconsistencies regarding the identity of the Ekaterinburg remains. *Annals of Human Biology.* 2004;31:129-138. DOI 10.1080/03014460310001652257.

Животовский Л.А. ДНК-маркеры в судебно-медицинской экспертизе: как сказывается выбор референтной популяции на вероятностных величинах. В: Криминалистические средства и методы в раскрытии и расследовании преступлений. М.: ЭКЦ МВД России, 2004;(3):12-15.

Перепечина И.О., Животовский Л.А. Оценка идентификационного значения генетических данных при судебно-медицинском установлении отцовства (материнства). В: Криминалистические средства и методы в раскрытии и расследовании преступлений. М.: ЭКЦ МВД России, 2004;(3):23-26.

Животовский Л.А. ДНК-маркеры в судебно-медицинской экспертизе: необходимость создания российской базы популяционных данных по «судебным» ДНК-маркерам. *Медицинская генетика.* 2005;4(4):131.

Zhivotovsky L.A., Veremeichyk V.M., Mikulich A.I., Udina I.G., Atramentova L.A., Kotova S.A., Kartel N.A., Tsybovsky I.S. A comprehensive population survey on the distribution of STR frequencies in Belarus. *Forensic Science International.* 2007;172(2-3):156-160. DOI 10.1016/j.forsciint.2007.01.009.

Cadenas A.M., Regueiro M., Gayden T., Singh N., Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Herrera R.J. Male amelogenin dropouts: phylogenetic context, origins and implications. *Forensic Science International.* 2007;166(2-3):155-163. DOI 10.1016/j.forsciint.2006.05.002.

Животовский Л.А. Микросателлиты и популяционные аспекты судебной генетики. В: Молекулярный полиморфизм человека: структурное и функциональное индивидуальное разнообразие биомакромолекул. Т. II. М.: Российский ун-т дружбы народов, 2007;676-698.

Цыбовский И.С., Веремейчик В.М., Крицкая С.В., Евмененко С.А., Лобацевич С.М., Павлюченко А.В., Картель Н.А., Животовский Л.А. Референтная база данных аутосомных ДНК-маркеров: возможности анализа больших массивов генотипов современного населения Беларуси. *Доклады НАН Беларуси*. 2009;53:94-99.

Цыбовский И.С., Веремейчик В.М., Крицкая С.В., Евмененко С.А., Лобацевич С.М., Павлюченко А.В., Картель Н.А., Животовский Л.А. Оценка принципиальной возможности использования больших массивов генотипов населения для создания референтной базы данных аутосомных ДНК-маркеров в Республике Беларусь. *Молекулярная и прикладная генетика*. 2009;9:103-113.

Zhivotovsky L.A., Veremeichyk V.M., Kuzub N.N., Atramentova L.A., Udina I.G., Kartel N.A., Tsybovsky I.S. A reference data base on STR allele frequencies in the Belarus population developed from paternity cases. *Forensic Science International. Genetics*. 2009;3:e107-e109. DOI 10.1016/j.fsigen.2008.10.003.

Zhivotovsky L.A., Malyarchuk B.A., Derenko M.V., Wozniak M., Grzybowski T. Developing STR databases on structured populations: The native South Siberian population *versus* the Russian population. *Forensic Science International. Genetics*. 2009;3(4):e111-e116. DOI 10.1016/j.fsigen.2008.08.001.

Zhivotovsky L.A., Akhmetova V.L., Fedorova S.A., Zhirkova V.V., Khusnutdinova E.K. An STR database on the Volga-Ural population. *Forensic Science International. Genetics*. 2009;3(4):e133-e136. DOI 10.1016/j.fsigen.2008.11.001.

Жиркова В.В., Федорова С.А., Ахметова В.Л., Животовский Л.А., Хуснутдинова Э.К. Аллельный полиморфизм шести микросателлитных локусов ДНК в популяциях республики Саха (Якутии). *Молекулярная биология*. 2011;45:249-257.

Pereira L., Alshamali F., Andreassen R., Ballard R., Chantratita W., Cho N.S., Coudray C., Dugoujon J.-M., Espinoza M., González-Andrade F., Hadi S., Immel U.-D., Marian C., Gonzalez-Martin A., Mertens G., Parson W., Perone C., Prieto L., Takeshita H., Villalobos H.R., Zeng Zh., Zhivotovsky L., Camacho R., Fonseca N.A. PopAffiliator: Online calculator for individual affiliation to a major population group based on 17 autosomal STR genotype profile. *International Journal of Legal Medicine*. 2011;125(5):629-636. DOI 10.1007/s00414-010-0472-2.

15. Методические рекомендации и авторские свидетельства

Тарасов В.Н., Животовский Л.А. Разработка и экспериментальная проверка методики решения комплексных задач животноводства с применением вычислительной техники. В: Сб. научных трудов ВИЖ. Дубровицы, 1972.

Тарасов В.Н., Животовский Л.А. Составление рационов с помощью метода линейного программирования. *Сельское хозяйство за рубежом*. 1972;4.

Гринберг Р.О., Животовский Л.А. К методике оценки наследуемости заболевания лейкозом крупного рогатого скота. В: Исследования по генетической устойчивости крупного рогатого скота к лейкозу. Бюллетень научных работ. Вып. 34. Дубровицы. 1973;61-63.

Тарасов В.Н., Животовский Л.А. Автоматическая обработка результатов балансовых опытов на свиньях. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1973;(1):35.

Тарасов В.Н., Животовский Л.А. Использование ЭВМ «Минск-22» при оценке свиней индикаторным методом по степени переваримости кормов. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1974;(4):4.

Животовский Л.А., Машуров А.М. Методические рекомендации по статистическому анализу иммуногенетических данных для использования в селекции животных. Дубровицы: ВИЖ, 1974;29.

Алтухов Ю.П., Дубинин Н.П., Сусков И.И., Животовский Л.А., Курбатова О.Л. Ботвиньев О.К. Способ обнаружения редких генотипов в популяциях высших организмов. Авт. свидетельство № 1169364. 1985.

Духарев В.А., Животовский Л.А. Способ отбора сеянцев хвойных растений. Патент № 1281216 СССР. № 3884832/30-15, заявл. 31.01.85, опубл. 07.01.87. Бюл. № 1. 3 с.

Животовский Л.А., Трошин Л.П. Способ клонового отбора винограда по комплексу признаков. Патент № 1417842 СССР. № 3998394/30-15, заявл. 27.12.85, опубл. 23.08.88. Бюл. Ф 31. 2 с.

Алтухов Ю.П., Животовский А.И., Гундаев А.И. Способ селекции и семеноводства. Патент № 1445645 СССР. № 4237196/31-13, заявл. 06.05.87, опубл. 23.12.88. Бюл. № 47. 3 с.

Клочнева В.И., Шурхал А.В., Трошин Л.П., Ракитская Т.В., Животовский Л.А. Идентификация видов, сортов и клонов винограда по белкам как маркерам генов: методические указания. М., 1990;35.

16. Научно-популярные статьи, полемика, воспоминания

Животовский Л.А. Полимерия. В: Большая советская энциклопедия. Т. 20: Плата-Проб. Гл. ред. А.М. Прохоров. 3-е изд. М., 1975;203.

Животовский Л.А. Фишер Р. В: Большая советская энциклопедия. Т. 27: Ульяновск-Франкфурт. Гл. ред. А.М. Прохоров. 3-е изд. М., 1977;482-483.

Животовский Л.А. Харди-Вайнберга закон. В: Большая советская энциклопедия. Т. 28: Франкфурт-Чага. Гл. ред. А.М. Прохоров. 3-е изд. М., 1978;199.

Животовский Л.А. Рецензия на книгу Яблокова А.В. и Лариной Н.И. Введение в фенетику популяций (новый подход к изучению природных популяций). *Биологические науки*. 1987;(2):107-108.

Алтухов Ю., Животовский Л. Памяти Мотоо Кимура. *Генетика*. 1995;31:732.

Животовский Л.А. ДНК в суде. *Химия и жизнь*. 2001;(12):23-27.

Животовский Л.А. О наследовании приобретенных признаков. В: Материалы научной генетической конференции. 26–27 февраля 2002 г. М., 2002;110-119.

Животовский Л.А. Правнуки и пращуры. *Химия и жизнь*. 2002;(6):16-19.

Zhivotovsky L.A. A model of the early evolution of soma-to-germline feedback. *Journal of Theoretical Biology*. 2002;216(1):51-57. DOI 10.1006/jtbi.2002.2533.

Животовский Л.А. Наследование приобретенных признаков: Ламарк был прав. *Химия и жизнь*. 2003;(4):22-26.

Животовский Л. Генетический аспект вопроса (комментарии к статье С. Лерман «Размышляя о расах»). *В мире науки*. 2003;(6):24-25.

Животовский Л.А. Стабилизирующий отбор и приспособленность популяций ГМО. В: ГМО – скрытая угроза России. М.: Центр экол. политики России, 2004;93-104.

Животовский Л.А. Гены и расы: все мы одного роду-племени. *Наука в России*. 2004;(4):33-38.

Животовский Л.А. Место красит человека. *Природа*. 2006;(2):54-59.

Животовский Л.А. Мы не только различны, но и удивительно схожи. *Наука и Жизнь*. 2006;(4):9-13.

Животовский Л.А. Популяционные проблемы ДНК-идентификации. *Генетика*. 2006;42(10):1426-1436.

Животовский Л.А. Популяционные и эволюционные исследования Николая Петровича Дубинина. В: К столетию академика Н.П. Дубинина. М.: Наука, 2009;49-84.

Животовский Л.А. Лосось и генетика. *Советский Сахалин* (от 26.05.2009).

Животовский Л.А., Имашева А.Г. Одиссея мужской хромосомы. *Природа*. 2009;(2):48-55.

Животовский Л., Хуснутдинова Э. Генетическая история человечества. *В мире науки*. 2003;(7):82-91.

Zhivotovsky L.A., Krutovsky K.V. Self-citation can inflate *h*-index. *Scientometrics*. 2008;77(2):373-375. DOI 10.1007/s11192-006-1716-2.

Zhivotovsky L.A. Studies in genetic structure of Pacific salmon populations in the Russian Far East with use of microsatellite markers. *Bulletins North Pacific Anadromous Fish Comission (NPAFC)*. Doc. 1274. 2010. https://npafc.org/wp-content/uploads/Public-Documents/2010/1274Russia.pdf

Животовский Л.А., Самарский В.Г., Диденко С.Ю. Заводскому и дикому лососю – дружить и умножаться! *Рыба Камчатского края*. 2010. http://fishkamchatka.ru/wild_salmon_of_the_north_pacific/details/2862/12774_zavodskomu_i_dikomu_lososyu_druzhit_i_umnozhatsya/

Животовский Л.А. Хороший рыбоводный завод – хорошо, плохой – плохо. *Сахалин.Инфо*. 2012. http://yuzhno.sakh.ru/news/ys/75132/

Животовский Л.А. Ученье – свет, а неученье – тьма. *Сахалин.Инфо*. 2012. http://www.sakhalin.info/weekly/77206/

Животовский Л.А. Генетические ресурсы лососевых рыб Сахалина и Южных Курил. В: Сахалинская область: История, Современность, Перспективы. Южно-Сахалинск: СахГУ, 2013;230-236.

Животовский Л.А. Несчастье лучше катастрофы? *Троицкий вариант*. 2013;8(137):14.

Животовский Л.А. Сохранение природных популяций – основа устойчивого воспроизводства биоресурсов (на примере лососевых рыб Сахалинской области). В: Глобализация, региональное развитие и проблемы окружающей среды. Южно-Сахалинск: СахГУ, 2013;36-41.

Животовский Л.А. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*). *Вопросы ихтиологии*. 2013;53(3):371-376. DOI 10.7868/S0042875213030144.

Животовский Л.А. Как прокормить рыбой всю Россию и сберечь естественные популяции лососевых. *Наука в мире*. 2014;4(1);8-10.

Животовский Л.А. А.В. Яблоков и популяционная биология: доклад. *Яблоковские чтения*. https://www.youtube.com/watch?v=4KjrX7tRTHU

Животовский Л.А. Природный памятник Магомедмирзе Мусаевичу Магомедмирзаеву – Горный ботанический сад в Гунибе. В: Магомедмирза Мусаевич Магомедмирзаев. Махачкала: Алеф, 2018;20-30. http://gorbotsad.ru/files/Magomedmirzaev_publications.pdf

Животовский Л.А. Две ветви исследований популяционной структуры вида – экологическая и генетическая: история, проблемы, решения. *Генетика*. 2017;53(11):1244-1253. DOI 10.7868/S0016675817110133.

Животовский Л.А. Вспышки из прошлого: в память о Н.В. Глотове. 13 авг. 2016. https://ipae.uran.ru/sites/default/files/gallery/files/Животовский%20(Вспышки%20из%20прошлого).pdf

Список литературы / References

Эльсгольц Л.Э., Норкин С.Б. Введение в теорию дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом. М.: Физматгиз, 1971. [Elsgolts L.E., Norkin S.B. Introduction to the theory of differential equations with a divergent argument. Moscow: Fizmatgiz Publ., 1971. (in Russian)]

Wei W., Ayub Q., Xue Y., Tyler-Smith C. A comparison of Y-chromosomal lineage dating using either resequencing or Y-SNP plus Y-STR genotyping. *Forensic Sci. Int. Genet.* 2013;7(6):568-572.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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