АКАДЕМИКУ СЕРГЕЮ ВАСИЛЬЕВИЧУ ШЕСТАКОВУ 70 ЛЕТ

23 ноября 2004 г. исполнилось 70 лет Сергею Васильевичу Шестакову, академику, профессору, заведующему кафедрой генетики Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. С.В. Шестаков – крупный специалист в области генетики микроорганизмов и растений, геномики, молекулярной и радиационной генетики, генной инженерии и биотехнологии. Его работы по мутагенезу, генетической репарации и рекомбинации, по генетике фотосинтеза, азотфиксации, резистентности к стрессовым факторам получили международное признание. В 1988–2004 гг. С.В. Шестаков был председателем научного совета РАН по генетике и селекции. В настоящее время он вице-президент ВОГиС, председатель координационного совета «Науки о жизни» МГУ, заместитель председателя экспертного совета по биологии и медицинской науке Российского фонда фундаментальных исследований, председатель научного совета программы фундаментальных исследований президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека», член комиссии РАН по связям с высшей школой и ряда научных советов РАН и экспертных советов министерств и ведомств.

С.В. Шестаков удостоен Государственной премии СССР (1988 г.) за цикл работ по биологии и биотехнологии фотосинтезирующих микроорганизмов, Ломоносовской премии первой степени (МГУ, 1995 г.) за работы по молекулярной генетике фотосинтеза и азотфиксации, Золотой медали им. Н.И. Вавилова Российской академии наук (1997 г.) за цикл работ по генетике цианобактерий, почетного звания «Заслуженный деятель науки Российской Федерации». В 1987 г. он был избран членом-корреспондентом АН СССР по специальности «Общая биология», а в 2000 г. – действительным членом РАН. С.В. Шестаков – член Международной академии наук с 1989 г., почетный профессор университета Уэлса (Великобритания), заслуженный профессор МГУ.

С.В. Шестаков родился 23 ноября в г. Ленинграде. Отец, Василий Иванович, рабочий-металлист, участник февральской и октябрьской революций 1917 г. в Петрограде, в 1938 г. был наркомом легкой промышленности СССР. В 1952 г. Сергей Шестаков окончил среднюю школу № 12 в Москве и поступил на биолого-почвенный факультет МГУ, в 1957–1960 гг. учился в аспирантуре на кафедре биохимии животных МГУ под руководством академика С.Е. Северина. Кандидатская диссертация и первые научные публикации были посвящены вопросам биохимии мышц.

В годы учебы он активно занимался спортом, был чемпионом МГУ по легкой атлетике, неоднократным призером первенств г. Москвы, Всесоюзных студенческих спартакиад и ДСО «Наука» и «Буревестник». Любовь к спорту – одна из составляющих его жизни. Он занимался спортивной журналистикой, в 1987–1991 гг. был членом президиума научного совета Госкомспорта СССР.

В декабре 1960 г. С.В. Шестаков был зачислен младшим научным сотрудником на кафедру генетики и селекции МГУ. Новый заведующий кафедрой В.Н. Столетов поручил ему освоить новейшее оборудование для хроматографии и электрофореза, закупленное на международной выставке. В 1961 г. С.В. Шестаков организовал первый в МГУ практикум по биохимической генетике. Важную роль в его приобщении к генетике сыграл состоявшийся в 1961 г. в Москве 5-й Международный биохимический конгресс, где выступали Ф. Крик, Ф. Жакоб, М. Ниренберг и многие другие выдающиеся молекулярные биологи. Он увлекся оперонной теорией регуляции генного действия и стал изучать механизмы индуцированного синтеза ферментов у бактерии *Bacillus brevis* GB – продуцента антибиотика грамицидина. В 1964 г. С.В. Шестаков начал исследования по генетике синезеленых водорослей: под действием нитрозометилмочевины были впервые получены пигментные мутанты, а позднее – и радиочувствительные мутанты *Anacystis nidulans*, вызвавшие интерес в зарубежных лабораториях.

Большое влияние на становление С.В. Шестакова как генетика оказали С.И. Алиханян, Н.И. Шапиро, В.В. Сахаров, А.А. Прокофьева-Бельговская, привлеченные в 1960-е гг. В.Н. Столетовым к преподаванию на кафедре генетики и селекции МГУ. С.В. Шестаков был ученым секретарем Оргкомитета первого Всесоюзного семинара по генетике для преподавателей университетов (февраль 1965 г.), с которого началось восстановление генетического образования в стране. С.В. Шестаков активно участвовал в создании ВОГиС им. Н.И. Вавилова – он был ученым секретарем Оргкомитета Учредительного съезда Всесоюзного общества генетиков и селекционеров (май 1966 г.). В 1966 г. С.В. Шестаков был направлен на стажировку по биохимической генетике в США, где работал год в Принстонском университете под руководством А. Парди и Н. Суеока, участвовал во многих научных конференциях, встречался с известными молекулярными биологами и генетиками: Ф. Добржанским, Г. Стентом, Э. Льюисом, У. Гилбертом, Б. Албертсом и др. Он самостоятельно прошел полный практикум по генетике микроорганизмов, освоил многие методы молекулярной биологии, выполнил большой объем экспериментальной работы – выделил новый тип мутаций по лактозному оперону у *E. coli*, картировал гены сульфатпермеазной системы у сальмонеллы, исследовал репликацию ДНК при прорастании спор у *Bacillus subtilis*. Полученные на стажировке знания позволили С.В. Шестакову внедрить на кафедре новые методы исследования и успешно работать в различных научных направлениях с широким кругом биологических объектов. В 1974 г. он защитил докторскую диссертацию «Генетика одноклеточных синезеленых водорослей», в 1978 г. получил ученое звание профессора по кафедре генетики и селекции.

Научные исследования С.В. Шестакова характеризуются высокой степенью интегрированности в мировую науку. Он активно и успешно участвовал в международных научных проектах, поддержанных престижными грантами: Национального научного фонда США; Министерства образования, науки и технологий ФРГ; Международной ассоциации INTAS; Национального научного фонда Германии; Научного фонда Фольксваген; Международной программы «Human Frontier Science Program» (совместно с Р. Херрманном, Мюнхенский университет; Х. Пакраси, Вашингтонский университет, Сент-Луис; Б. Андерссоном, Стокгольмский университет и др.). С.В. Шестаков вел научную и преподавательскую работу во многих зарубежных научных центрах: в 1973 г. читал курс лекций по генетике бактерий в Берлинском университете, в 1975 г. по радиационной генетике в университете штата Пенсильвания, США (по программе Фулбрайта-Хейса) и в 1994 г. по молекулярной генетике растений в Чикагском университете (в качестве приглашенного профессора). Работал в лаборатории Р. Стениера в Пастеровском институте в Париже (1981 г.); в Уорик университете, Ковентри, Великобритания (1985 г., по гранту ЮНЕСКО); в университете штата Мичиган, США (1992 г.); в университете Уэлса, Сванси (1998 г., по гранту Британского Королевского общества); сотрудничал с учеными из Центра ядерных исследований в Гренобле (Франция), Института генетики растений в Гатерслебене (Германия), Национального института фундаментальных исследований в Оказаки (Япония). О большом авторитете

С.В. Шестакова в международных кругах свидетельствует его участие в качестве пленарного докладчика или председателя заседаний на многих международных научных форумах. Он был членом оргкомитетов 14 международных конференций и конгрессов по азотфиксации, по фототрофным прокариотам, по микробиологии, по генетике (в том числе: 1976 г. – Данди, Великобритания; 1979 г. – Оксфорд, Великобритания; 1985 г. – Гринденвальд, Швейцария; 1988 г. – Кельн, ФРГ; 1990 г. – Ноксвилл, США; 1991 г. – Флоренция, Италия; 1991 г. – Амерст, США; 1994 г. – Урбино, Италия). С.В. Шестаков выступал с научными докладами на семинарах в 88 зарубежных университетах и научных центрах.

Среди приоритетных научных достижений С.В. Шестакова и его лаборатории можно выделить следующие.

1. Разработка основ генетики, геномики и генной инженерии цианобактерий. В 1970 г. он вместе с аспиранткой Н.Т. Хьен открыл генетическую рекомбинацию у синезеленой водоросли *Anacystis nidulans*, а в 1976 г. совместно с Г.А. Григорьевой разработал систему генетической трансформации у цианобактерии *Synechocystis* 6803. Эти штаммы были введены С.В. Шестаковым в практику молекулярно-генетических исследований и стали модельными объектами во многих лабораториях мира. В 1996 г. японскими авторами была определена полная нуклеотидная последовательность генома *Synechocystis* 6803 – это был первый секвенированный геном фотосинтезирующих организмов. В лаборатории С.В. Шестакова созданы векторные системы для клонирования генов и комплементационного анализа у цианобактерий; построены первые физическая и генетическая карты хромосомы цианобактерии, методами «обратной генетики» исследованы клеточные функции большого числа ранее неизученных генов, кодирующих пептидазы, протеинкиназы, регуляторы транскрипции, белки фотосистем и различные ферменты.

2. Разработаны (совместно с В.В. Зинченко, С.В. Каменевой и др.) системы переноса и клонирования генов у нового объекта – пурпурной фотосинтезирующей бактерии *Rhodobacter sphaeroides*; создана серия оригинальных векторных плазмид для генно-инженерных целей и впервые получены трансгенные фототрофные бактерии с чужеродными генами.

3. Большой цикл работ выполнен в области радиационной генетики. Впервые осуществлена *in vitro* энзиматическая репарация радиационных повреждений ДНК на модели фаговой трансформации (1970 г.), сформулированы представления о ведущей роли репарации ДНК-мембранных комплексов в пострадиационном восстановлении компактных хромосом у прокариот, расшифрованы этапы рекомбинационной репарации у цианобактерий, грибов аспергиллов, дрожжей сахаромицетов. Совместно с В.М. Глазером и др. у дрожжей раскрыт механизм репарации двунитевых разрывов в ДНК, являющихся основной причиной радиационной гибели клеток.

4. Предложена новая схема генетического контроля азотного метаболизма и азотфиксации у пурпурных фотосинтезирующих бактерий; выяснена роль ранее неизвестных регуляторных генов, установлена сопряженность систем регуляции процессов азотного и углеродного метаболизма у этих бактерий. Изучение дефектных по аэробной азотфиксации мутантов цианобактерии *Gloeothece* позволило выяснить значение альтернативных оксидаз в защите нитрогеназной системы от инактивации кислородом. Выделены уникальные мутантные штаммы азотфиксирующей цианобактерии *Anabaena variabilis*, способные к суперпродукции и секреции ионов аммония. Осуществлен молекулярно-генетический анализ клонированных генов бинаправленной гидрогеназы у *Anacystis nidulans*. Созданы не имеющие аналогов мутанты *Anabaena variabilis*, продуцирующие молекулярный водород в аэробных условиях; эти штаммы с измененной регуляцией синтеза гидрогеназ нашли применение в фотобиотехнологии.

5. На основе созданной коллекции дефектных по фотосинтезу мутантов *Synechocystis* 6803 и новых молекулярно-генетических подходов были определены функционально значимые участки ряда генов ключевых белков фотосистемы II. Установлена функция ранее неизвестного гена *ctpA*, кодирующего протеазу нового типа, необходимую для С-терминального процес-

синга и активации белка D1 фотосистемы II (совместно с Х. Пакраси и др.). С помощью методов функциональной геномики доказано участие белка psbJ в регуляции транспорта электронов в фотосистеме II и выяснены функции ряда хлоропластных *ycf*-генов (имеющих высокую степень гомологии с генами цианобактерий) в сборке и стабилизации комплекса фотосистемы I. Показана важная роль специфических пептидаз и шаперонов в адаптации клеток в условиях высокой интенсивности света. Расшифрованы функции дивергентных *gap*-генов, кодирующих сходные ферменты (глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназы), но участвующих в альтернативных путях энергетического метаболизма в фотосинтезирующих клетках.

6. Разработаны новые подходы в изучении механизмов резистентности фотосинтезирующих организмов к гербицидам и стрессовым факторам. Созданы коллекции мутантов цианобактерий и модельного объекта генетики растений *Arabidopsis thaliana* с измененной чувствительностью к индукторам окислительного стресса. Открыты, клонированы и охарактеризованы новые гены, контролирующие устойчивость к гербицидам различного типа: диносебу, дифуноону, параквату, амитролу, ацифлуорфену. Идентифицирован и изучен новый ген, кодирующий транскрипционный регулятор экспрессии антиоксидантных ферментов и антипортерных систем, защищающих клетки цианобактерий от действия параквата. Осуществлен молекулярно-генетический анализ ряда пероксидазных генов *Arabidopsis thaliana*, участвующих в защите растительных клеток от окислительного стресса. Предложена новая классификация гербицидов, отражающая характер их взаимодействия с клеточными мишенями.

7. В области биотехнологии получено 11 авторских свидетельств и патентов за новые типы биореакторов; создание микробных штаммов – продуцентов ионов аммония, фотоводорода, убихинона Q10; разработку методов определения нуклеаз и некоторых биологически активных соединений.

8. В последние годы С.В. Шестаков уделяет большое внимание вопросам эволюционной геномики, проблемам происхождения эукариот и клеточных органелл, изучению инновационной роли горизонтального переноса генов в биологической эволюции, задачам математического моделирования систем генетического контроля процессов развития растений.

Главным в своей многогранной деятельности С.В. Шестаков считает преподавательскую работу в Московском госуниверситете, где он возглавляет с 1980 г. кафедру генетики. С 1974 г. он ежегодно читает курс лекций по молекулярной генетике (в 1976–1989 гг. – с основами генной инженерии). С 1985 г. читает основной курс по общей генетике и ведет семинар «Актуальные проблемы генетики». Он координирует учебно-методическую работу по генетическому образованию в МГУ, разработку и обновление программ по генетике для университетов и для сдачи экзаменов кандидатского минимума. На кафедре генетики МГУ прошли стажировку и курсы повышения квалификации в 1975–1990 гг. более 400 сотрудников вузов и сельскохозяйственных учреждений. Большой вклад С.В. Шестаков внес в 1980–1991 гг. в работу курсов повышения квалификации и специализации работников в области биотехнологии и молекулярной биологии при филиале МГУ в Пущино. В 1991–2003 гг. он был директором Международного учебно-научного биотехнологического центра МГУ (сейчас является его научным руководителем). Работая в 1988–1991 гг. директором Института общей генетики им. Н.И. Вавилова, С.В. Шестаков инициировал создание учебно-научного центра по генетике ИОГен и кафедры генетики МГУ. В этом центре, получившем поддержку ФЦП «Интеграция», ведутся практикумы по биохимической и популяционной генетике, выполняются курсовые, дипломные, аспирантские работы и совместные научные проекты.

В 1980–2004 гг. кафедру окончило по специальности «генетика» более 400 студентов, сотрудниками кафедры защищено 8 докторских и около 100 кандидатских диссертаций. Получила признание научная школа С.В. Шестакова в области генетики фотосинтезирующих организмов. На кафедре успешно развиваются работы по генетике растений и микроорганизмов, генотоксикологии, изучению мобильных элементов у дрозофилы. Среди учеников С.В. Шестакова, работающих на кафедре, В.В. Зинченко, И.В. Еланская, Т.А. Ежова, В.М. Глазер, М.М. Бабыкин, Л.Е. Михеева и др. Многие выпускники кафедры стали известными учеными, профессорами, руководителями ведущих генетических лабораторий, успешно работают в различных городах России и зарубежных научных центрах.

Много сил и энергии С.В. Шестаков отдавал и отдает научно-организационной и общественной работе. В период 1968–1974 гг. он был председателем Совета молодых ученых биолого-почвенного факультета, членом бюро Совета молодых ученых МГУ, комиссии по высшему образованию при ЦК ВЛКСМ, комиссии по присуждению премий Ленинского комсомола в области науки и техники. В 1967–1972 гг. был ученым секретарем Научно-методического совета по биологии Министерства высшего и среднего специального образования СССР, в 1981–1988 гг. – председателем секции биологии и членом бюро Научно-технического совета Минвуза СССР, в 1986–1991 гг. – членом президиума Научно-методического совета по биологическому образованию Минвуза СССР, членом бюро проблемной комиссии АН СССР и ГКНТ СМ по развитию науки в высшей школе (1984–1988 гг.), членом экспертного совета по биологии Высшей аттестационной комиссии при СМ СССР (1978–1990 гг.), членом Межведомственного совета ГКНТ СМ по научно-техническим проблемам агропромышленного комплекса, координатором программы сотрудничества стран СЭВ по подготовке кадров в области биотехнологии и генной инженерии (1988–1991 гг.), членом Консультативного совета программы сотрудничества университетов России и США в области современных технологий (1992–1996 гг.), председателем Межведомственного совета РАСХН по проблеме «Биологический азот», в 1989–2002 гг. – членом бюро отделения общей биологии АН СССР (РАН). В 1978 г. был заместителем председателя оргкомитета XIV Международного генетического конгресса в Москве, в 1995 г. – заместителем председателя оргкомитета IX Международного конгресса по азотфиксации в Санкт-Петербурге, в 1992–1996 гг. – председателем оргкомитетов российско-германских симпозиумов по молекулярной биологии, генетике и биотехнологии растений. В 1988 г. участвовал в организации Всесоюзного совещания «О состоянии и перспективах развития генетики в СССР», в работе комиссии АН, ВАСХНИЛ и АМН по анализу истории генетики в СССР. Он внес большой вклад в создание Государственной научно-технической программы «Приоритетные направления генетики». В качестве директора Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН он сделал многое для строительства нового здания института, модернизации материально-технической базы, для повышения авторитета института. В научно-организационной работе С.В. Шестаков неизменно пользовался поддержкой академиков А.А. Баева, А.Н. Белозерского, Ю.А. Овчинникова, Г.К. Скрябина, В.Е. Соколова.

С.В. Шестаков был или является членом редколлегий журналов «Известия АН, серия «Биологическая», «Успехи современной биологии», «Экологическая генетика», «Информационный вестник ВОГиС», «Вестник Московского университета, «Биологическая серия», «FEMS Microbiology Reviews», информационных изданий ВИНИТИ по биологии и биотехнологии, членом редсоветов журналов «Генетика», «Молекулярная генетика, микробиология и вирусология», «Биологические науки», «Journal of Biosciences (Zeitschrift für Naturforschung C), отдела «Бактериология» Большой Медицинской энциклопедии.

С.В. Шестаков – человек с активной жизненной позицией, принципиальный и ответственный, пользуется заслуженно высоким авторитетом в научных кругах, в Московском госуниверситете и в Российской академии наук. Он встречает свой юбилей на гребне творческих успехов, в расцвете многогранной деятельности. Пожелаем Сергею Васильевичу дальнейших успехов и крепкого здоровья, радостей и удачи его семье и коллективу его родной кафедры.

С.В. Шестаковым опубликовано более 300 научных работ, 4 учебных пособия. С.В. Шестаков является редактором 14 монографий, сборников, учебных пособий, переводных изданий.

Основные работы С.В. Шестакова

Северин С.Е., Шестаков С.В. О свойствах дегидразы пировиноградной кислоты из скелетных мышц // Докл. АН СССР. 1961. Т. 140, № 6. С. 1452–1455.

Кирзон М.В., Аллик Т.А., Шестаков С.В. Биохимические характеристики скелетной мышцы лягушки на разных стадиях утомления при одиночных раздражениях нерва // Бюл. эксперим. биол. медицины. 1962. № 9. С. 29–34.

Столетов В.Н., Жевнер В.Д., Гарибян Д.В., Шестаков С.В. Индуцированные нитрозометилмочевиной пигментные мутации у синезеленой водоросли *Anacystis nidulans* // Генетика. 1965. № 6. С. 61–66.

Шестаков С.В., Филиппов В.Д. Регуляция ионами аммония синтеза ферментов аминирования у *Bacillus brevis* GB // Докл. АН СССР. 1966. Т. 169, № 3. С. 705–708.

Shestakov S.V., Barbuer S.V. The relationship between recombination and transcription of the lactose genes of *Escherichia coli* K-12 // Genetics. 1967. V. 57. P. 283–289.

Глазер В.М., Шестаков С.В. Два типа энергетического обмена у *Bacillus brevis* GB // Биология *Bacillus brevis* GB / Ред. В.Н. Столетов. М.: Изд-во МГУ, 1968. С. 74–86.

Шестаков С.В., Жевнер В.Д. Хроматические изменения у пигментных мутантов *Anacystis nidulans* // Микробиология. 1969. Т. 38, № 1. С. 118–125.

Шестаков С.В., Жевнер В.Д. Введение в генетику синезеленых водорослей // Биология синезеленых водорослей / Ред. В.Д. Федоров, М.М. Телитченко. М.: Изд-во МГУ, 1969. С. 110–124.

Шестаков С.В., Грошев В.В. О регуляции активности ферментов цикла трикарбоновых кислот у *Bacillus brevis* GB // Микробиология. 1970. Т. 39, № 2. С. 288–292.

Shestakov S.V., Nguen Than Khyen. Evidence for genetic transformation in blue-green alga *Anacystis nidulans* // Mol. Gen. Genet. 1970. V. 107. P. 372–375; перепечатано в «Selected papers of Phytology». Ed. B. Parker. 1971. P. 491–494.

Постнова Т.И., Глазер В.М., Шестаков С.В. Репарация полинуклеотидлигазой *in vitro* повреждений в ДНК, индуцированных рентгеновскими лучами // Докл. АН СССР. 1970. Т. 195, № 4. С. 976–978.

Шестаков С.В., Жевнер В.Д., Митронова Т.Н. Репарационные процессы у синезеленых водорослей: изучение мутантов, чувствительных к инактивирующим факторам // Молекулярные механизмы генетических процессов / Ред. Н.П. Дубинин, Д.М. Гольдфарб. М.: Наука, 1972. С. 358–364.

Shestakov S.V. Mutagenesis and repair processes in unicellular blue-green algae // Taxonomy and Biology of Blue-Green Algae / Ed. T.V. Desikachary. Madras Univ. Press, 1972. P. 262–264.

Zhevner V.D., Shestakov S.V. Studies of ultraviolet sensitive mutants of blue-green alga *Synechocystis aquatilis* // Arch. Microbiol. 1972. T. 86. P. 349–360.

Жевнер В.Д., Глазер В.М., Шестаков С.В. Мутанты *Anacystis nidulans* с измененным процессом клеточного деления // Микробиология. 1973. Т. 42, № 2. С. 290–297.

Glaser V.M., Al-Nuri M.A., Groshev V.V., Shestakov S.V. Labelling of nucleic acids by radioactive precursors in the blue-green algae *Anacystis nidulans* and *Synechocystis aquatilis* // Arch. Microbiol. 1973. V. 92. P. 217–226.

Shestakov S.V., Glaser V.M., Zhevner V.D. *et al.* Repair of DNA in wild type and radiation sensitive mutants of blue-green algae // Genetics. 1973. V. 74, № 2. P. 251.

Шестаков С.В. Мутационная изменчивость синезеленых водорослей // Актуальные проблемы биологии синезеленых водорослей / Ред. В.Д. Федоров, М.М. Телитченко. М.: Наука, 1974. С. 18–38.

Shestakov S.V., Postnova T.I., Shakhnabatian L.G. *In vitro* repair of UV or X-irradiated bacteriophage T4 DNA // Mol. Biol. Reports. 1975. № 2. P. 89–94.

Шестаков С.В., Еланская И.В., Глазер В.М., Жевнер В.Д. Репарация разрывов, индуцированных рентгеновскими лучами в ДНК синезеленой водоросли *Anacystis nidulans* // Докл. АН СССР. 1975. Т. 222, № 5. С. 1217–1219.

Grigorieva G.A., Shestakov S.V. Application of the genetic transformation method for taxonomic analysis of unicellular blue-green algae // Proc. Intern. Symp. Photosynthetic Prokaryotes / Ed. G.A. Codd, W.D.P. Stewart. 1976. P. 220–222.

Полухина Л.Е., Шестаков С.В. Чувствительные и устойчивые к ультрафиолетовым лучам мутанты синезеленой водоросли *Anacystis nidulans* // Генетика. 1977. Т. 13, № 4. С. 689–695.

Luchnik A.N., Glaser V.M., Shestakov S.V. Repair of DNA double-strand breaks requires two homologous DNA duplexes // Mol. Biol. Reports. 1977. № 3. P. 437–442.

Зинченко В.В., Каменева С.В., Шестаков С.В. Выделение и генетическое исследование мутантов *Aspergillus nidulans* дефектных по биосинтезу пиримидинов // Генетика. 1978. Т. 14, № 10. С. 1724–1729.

Лучник А.Н., Глазер В.М., Солдатов С.П., Шестаков С.В. О механизме репарации двунитевых разрывов в ДНК дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* // Докл. АН СССР. 1979. Т. 244, № 1. С. 213–216.

Grigorieva G.A., Shestakov S.V. Transformation in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. 6803 // FEMS Microbiol. Lett. 1982. V. 13. P. 367–370.

Шестаков С.В., Карбышева Е.А., Еланская И.В. О природе нарушений у мутанта *Anacystis nidulans* с измененной способностью к генетической трансформации // Генетика. 1982. Т. 18, № 8. С. 1271–1275.

Полухина Л.Е., Сахуриева Г.Н., Шестаков С.В. Устойчивые к этилендиамину мутанты *Anabaena variabilis* с дерепрессированной системой азотфиксации // Микробиология. 1982. Т. 51, № 1. С. 90–95.

Вишневецкая О.Ю., Лучник А.Н., Арутюнова Л.С., Шестаков С.В. Нарушение репарации двунитевых разрывов ДНК у радиочувствительных мутантов дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* // Генетика. 1983. Т. 19, № 1. С. 26–32.

Кудряшова Н.Ю., Грошев В.В., Шестаков С.В. Генетический контроль процессов пострадиационного восстановления компактной хромосомы в клетках *Micrococcus radiodurans* // Радиобиология. 1984. Т. 21, № 5. С. 600–606.

Zinchenko V.V., Babykin M.M., Shestakov S.V. Mobilization of nonconjugative plasmids into *Rhodopseudomonas sphaeroides* // J. Gen. Microbiol. 1984. V. 130. P. 1587–1590.

Shestakov S.V. End of blue-green algae // Nature. 1984. V. 307. P. 300.

Шестаков С.В. Перспективы использования фототрофных бактерий в биотехнологии // Биотехнология / Ред. А.А. Баев. М.: Наука, 1984. С. 212–217.

Глазер В.М., Зинченко В.В., Каменева С.В., Шестаков С.В. Большой практикум по генетике микроорганизмов. М.: Изд-во МГУ, 1985. 92 с.

Шестаков С.В., Еланская И.В., Бибикова М.В. Векторы интеграции для цианобактерии *Synechocystis* 6803 // Докл. АН СССР. 1985. Т. 282, № 1. С. 176–179.

Михеева Л.Е., Кокшарова О.А., Шестаков С.В. Штамм ЦМЛМ А-13 *Anabaena variabilis*, использумый для получения водорода: А. с. № 127064. 1986.

Kerby N.W., Musgrave S., Rowell P., Shestakov S.V., Stewart W.D.P. Photoproduction of ammonia by immobilized mutant strains of *Anabaena variabilis* // Appl. Microbiol. Biotechnol. 1986. V. 24. P. 42–46.

Каменева С.В., Поливцева Т.П., Белавина Н.В., Шестаков С.В. Hfr-доноры фототрофной бактерии *Rhodopseudomonas sphaeroides*; локализация мутаций, контролирующих азотфиксацию // Генетика. 1986. Т. 22, № 11. С. 2664–2672.

Зинченко В.В., Саано А.К., Бабыкин М.М., Шестаков С.В. Использование репликона плазмиды R89S для конструирования векторов интеграции // Мол. генетика, микробиол., вирусол. 1987. № 7. С. 11–14.

Shestakov S.V., Reaston J. Gene-transfer and host-vector systems in cyanobacteria // Surveys of Plant Molecular and Cell Biology / Ed. B.J. Miflin. Oxford Univer. Press, 1987. P. 137–166.

Еланская И.В., Бибикова М.В., Богданова С.Л., Бабыкин М.М., Шестаков С.В. Бирепликонные векторные плазмиды для цианобактерии *Synechocystis* 6803 и *Escherichia coli* // Докл. АН СССР. 1987. Т. 293, № 3. С. 716–719.

Бабыкин М.М., Великодворская Г.А., Могутов М.А., Пирузян Э.С., Шестаков С.В. Экспрессия целлюлазного гена *Clostridium thermocellum* в клетках фототрофной бактерии *Rhodobacter sphaeroides* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1988. № 2. С. 186–190.

Зинченко В.В., Коптева А.В., Фролова В.Д., Шестаков С.В. Исследование экспрессии *nif*- и *ntr*-генов *Klebsiella pneumoniae* в клетках *Rhodobacter sphaeroides* // Генетика. 1988. Т. 24, № 6. С. 998–1007.

Шестаков С.В., Фролова В.Д., Митронова Т.Н., Белавина Н.В. Мутанты *Rhodobacter sphaeroides* с дерепрессированной нитрогеназой // Микробиология. 1988. Т. 57, № 1. С. 80–85.

Корсунский О.Ф., Гоготов И.Н., Фролова В.Д., Митронова Т.Н., Шестаков С.В. Штамм бактерии *Rhodobacter sphaeroides* – продуцент убихинона Q_{10}: А. с. № 1406163. 1988.

Shestakov S.V., Zinchenko V.V. *et al.* Genetic studies on the regulation of nitrogen fixation in *Rhodopseudomonas sphaeroides* // Nitrogen Fixation: 100 years after / Ed. H. Bothe *et al.* Stutgart–New York: Fisher Publ., 1988. P. 163–169.

Шестаков С.В., Бабыкин М.М., Бибикова М.В., Зинченко В.В. Клонирование гена, ответственного за регуляцию азотфиксации у фототрофной бактерии *Rhodobacter sphaeroides* // Докл. АН СССР. 1989. Т. 305, № 4. С. 984–986.

Шестаков С.В., Еланская И.В., Ермакова С.Ю., Андрианов В.М., Ульмасов Т.Н., Кокшарова О.А. Клонирование фрагментов ДНК, восстанавливающих способность к фотосинтезу в клетках мутантов *Synechocystis 6803* // Докл. АН СССР. 1989. Т. 306, № 3. С. 211–214.

Shestakov S.V., Churin Yu.N., Zinchenko V.V., Bibikova M.V. Genetic organization of *Rhodobacter sphaeroides* chromosome region containing gene *glnA* // Developments in Plant and Soil Sciences: Nitrogen Fixation / Ed. M. Polsinelly *et al.* Kluwer Acad. Publ., 1990. P. 573–576.

Zinchenko V.V., Babykin M.M., Shestakov S.V., Allibert P., Vignais P.M., Willison J.C. Ammonium-dependent growth mutants of *Rhodobacter capsulatus* and *Rhodobacter sphaeroides*: comparison of mutant phenotypes and cloning of the wild type (*adgA*) genes // J. Gen. Microbiol. 1990. V. 136. P. 2385–2393.

Glaser V.M., Glazunov A.Y., Tevzadze G.G., Perera J.R., Shestakov S.V. Genetic control of plasmid DNA double-strand gap in yeast *Saccharomyces cerevisiae* // Current Genet. 1990. V. 18, № 1. P. 1–5.

Shestakov S.V. Ecological aspects of nitrogen fixation // Nitrogen Fixation: Achievements and Objectives / Ed. Gresshov *et al.* New York–London: Chapman-Hall, 1990. P. 369–371.

Зинченко В.В., Коптева А.В., Белавина Н.В., Митронова Т.Н., Фролова В.Д., Шестаков С.В. Исследование мутантов *Rhodobacter sphaeroides* с дерепрессированной нитрогеназой // Генетика. 1991. Т. 27, № 6. С. 991–999.

Shukla V., Stanbekova G., Shestakov S.V., Pakrasi H.V. The D1 protein of the Photosystem II reaction center complex accumulates in the absence of D2: analysis of cytochrome b559-lessmutant of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Mol. Microbiol. 1992. V. 6(7). P. 947–956.

Ermakova S.Yu., Elanskaya I.V., Kallies K-U., Weihe A., Borner T., Shestakov S.V. Cloning and sequencing of mutant *psbB* genes of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Photosynthesis Res. 1993. V. 37. P. 139–146.

Еланская И.В., Броун М.Н., Гаджиев А.Г., Шестаков С.В. Мутационный анализ генов, кодирующих белки фотосистемы II у цианобактерии *Synechocystis* 6803 // Генетика. 1993. Т. 29, № 10. С. 1620–1629.

Чеснавичене Э.А., Еланская И.В., Барцевич В.В., Шестаков С.В. Молекулярный анализ нового гена, контролирующего устойчивость цианобактерии *Synechocystis* 6803 к метронидазолу и нитрофенольным гербицидам // Докл. АН. 1994. Т. 334. С. 657–659.

Фролова В.Д., Муронец Е.М., Митронова Т.Н., Белавина Н.В., Каменева С.В., Шестаков С.В. Мутанты *Agrobacterium radiobacter* с измененной способностью к азотфиксации и взаимодействию с растением // Микробиология. 1994. Т. 63, № 2. С. 239–246.

Шестопалов В.И., Нащекина О.О., Шестаков С.В., Янковский Н.К. Конструирование космидной библиотеки генов цианобактерии *Synechocystis* 6803 // Генетика. 1994. Т. 30. С. 452–455.

Zinchenko V.V., Churin Yu.N., Shestopalov V.I., Shestakov S.V. Nucleotide sequence and characterization of *Rhodobacter sphaeroides gln A* and *glnB* genes // Microbiology. 1994. V. 140. P. 2143–2151.

Shestakov S.V., Anbudurai P.R., Stanbekova G.E. *et al.* Molecular cloning and characterization of the *ctpA* gene encoding a carboxyl-terminal protease // J. Biol. Chemistry. 1994. V. 269. P. 19354–19359.

Anbudurai P.R., Mor T.S., Ohad I., Shestakov S.V., Pakrasi H.B. The *ctpA* gene encodes the carboxyl-terminal processing protease for the D1 protein of Photosystem II // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1994. V. 90. P. 8082–8086.

Лысенко Е.С., Огаркова О.Н., Еланская И.В., Тарасов В.А., Шестаков С.В. Новая открытая рамка считывания в геноме цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Генетика. 1995. Т. 31. С. 162–169.

Churin Yu.N., Shalak I.N., Borner T., Shestakov S.V. Physical and genetic map of the chromosome of the unicellular cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 // J. Bacteriol. 1995. V. 177. P. 3337–3343.

Mikheeva L.E., Schmitz O., Shestakov S.V., Bothe H. Mutants of the cyanobacterium *Anabaena variabilis* altered in hydrogenase activities // Z. Naturforch. 1995. V. 50. P. 505–510.

Wilde A., Hartel H., Hubschmann T., Shestakov S.V., Borner T. Inactivation of a *Synechocystis* sp. PCC 6803 gene with homology to conserved chloroplast open reading frame 184 increases the Photosystem II to Photosystem I ratio // Plant Cell. 1995. V. 7. P. 649–658.

Bartsevich V., Shestakov S. The *dspA* gene product of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 influences sensitivity to chemically different growth inhibitors and has amino acid similarity to histidine protein kinase // Microbiology. 1995. V. 141. P. 2915–2920.

Kennedy C., Shestakov S. Regulation of nitrogen fixation: progress and prospects // Nitrogen fixation: Fundamentals and Application / Ed. I. Tikhonovich *et al*. Kluwer Acad. Publ., 1995. P. 167–170.

Pakrasi H.B., Oelmuller R., Herrmann R.G., Shestakov S.V. Molecular analysis of CtpA, the carboxyl-terminal processing protease for the D1 protein of Photosystem II in higher plants and cyanobacteria // Photosynthesis: from Light to Biosphere / Ed. P. Matis. Kluwer Acad. Publ., 1995. V. 3. P. 719–724.

Ermakova-Gerdes S., Shestakov S., Vermaas W. Development of a Photosystem I-less strain of *Synechocystis* sp. PCC 6803 for analysis of mutations in the Photosystem II proteins D2 and CP43 // Photosynthesis: from Light to Biosphere / Ed. P. Matis. Kluwer Acad. Publ., 1995. V. 1. P. 483–486.

Ermakova-Gerdes S., Shestakov S., Vermaas W. Random chemical mutagenesis of specific *psbD1* region coding for a lumenal loop of the D2 protein of Photosystem II in *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Plant Mol. Biol. 1996. V. 30. P. 243–254.

Руслякова М.В., Каменева С.В., Шестаков С.В. Создание кольцевой генетической карты хромосомы *Agrobacterium radiobacter*: локализация генов азотного метаболизма // Генетика. 1966. Т. 32. С. 359–365.

Boison G., Schmitz O., Mikheeva L., Shestakov S., Bothe H. Cloning, molecular analysis and insertional mutagenesis of the bidirectional hydrogenase genes from the cyanobacterium *Anacystis nidulans* // FEBS Lett. 1996. V. 394. P. 153–158.

Zinchenko V., Babykin M., Glaser V., Mekhedov S., Shestakov S. Mutation in *ntrC* gene leading to the derepression of nitrogenase synthesis in *Rhodobacter sphaeroides* // FEMS Lett. 1997. V. 147. P. 57–61.

Шестопалов В.И., Нащокина О.О., Чурин Ю.Н., Малахова О.А., Чудинов О.С., Борбиев Т.Э., Борнер Т., Шестаков С.В., Янковский Н.К. Конструирование упорядоченной библиотеки генов цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Генетика. 1997. Т. 33. С. 1629–1639.

Ежова Т.А., Солдатова О.П., Ондар У.Н., Маманова Л.Б., Радюкина Н.Л., Софьин А.В., Романов В.И., Шестаков С.В. Толерантные к норфлуразону карликовые мутанты *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. как объекты изучения резистентности к окислительному стрессу // Физиол. растений. 1997. Т. 44, № 5. С. 665–670.

Hubschmann T., Wilde A., Elanskaya I., Shestakov S., Borner T. A putative cytochrome-c biogenesis gene in *Synechocystis* sp. PCC 6803 // FEBS Lett. 1997. V. 408. P. 201–205.

Koksharova O., Schubert M., Shestakov S., Cerff R. Genetic and biochemical evidence for distinct key functions of two highly divergent GAPDH genes in catabolic and anabolic carbon flow of the cyanobacterium

Synechocystis sp. PCC 6803 // Plant Mol. Biol. 1998. V. 31. P. 183–194.

Шестаков С.В. Молекулярная генетика фотосинтеза // Соросовский образовательный журнал. 1998. № 9. С. 22–28.

Зинченко В.В., Пивен И.В., Мельник В.А., Шестаков С.В. Векторы для комплементационного анализа мутантов цианобактерий // Генетика. 1999. Т. 35, № 3. С. 291–296.

Шестаков С.В. К 70-летию кафедры генетики и селекции Московского университета // Генетика. 1999. Т. 35, № 11. С. 1443–1448.

Sidoruk K., Melnik V., Babykin M., Cerff R., Shestakov S. Cloning and molecular analysis of the gene *prqR* controlling resistance to paraquat in *Synechocystis* sp. PCC 6803 // The Phototrophic Prokaryotes / Ed. G. Peshek *et al*. Kluwer Acad/Plenum Press., 1999. P. 715–719.

Ivleva N.B., Shestakov S.V., Pakrasi H.B. The carboxyl-terminal extension of the precursor D1 protein of Photosystem II is required for optimal photosynthetic performance of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Plant Physiol. 2000. V. 124. P. 403–1413.

Ежова Т.А., Солдатова О.П., Маманова Л.Б., Радюкина Н.Л., Кудрявцева Н.В., Романов В.И., Шестаков С.В. Изучение активности ферментов антиоксидантной системы в онтогенезе мутантов *Arabidopsis thaliana*, толерантных к норфлуразону // Онтогенез. 2000. Т. 29. С. 1–7.

Бабыкин М.М., Ковач А., Церфф Р., Шестаков С.В. Мутация в гене *glmS*, контролирующем синтез клеточной стенки, повышает устойчивость к гербициду амитролу у цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Генетика. 2000. Т. 36. С. 1406–1409.

Паничкин В.Б., Глазер В.М., Зинченко В.В., Соколенко А.А., Херрманн Р.Г., Шестаков С.В. Ген *clp2*, кодирующий пептидазу у цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803, контролирует чувствительность клеток к фотоингибированию // Изв. АН. Сер. биол. 2001. № 3. С. 312–317.

Шестаков С.В. Геномика патогенных бактерий // Вестник РАМН. 2001. № 10. С. 18–25.

Ежова Т.А., Солдатова О.П., Маманова Л.Б., Мусин С.М., Гримм Б., Шестаков С.В. Коллекция мутантов *Arabidopsis thaliana* с измененной чувствительностью к индукторам окислительного стресса // Изв. АН. Сер. биол. 2001. № 5. С. 533–543.

Ивлева Н.Б., Сидорук К.В., Пакраси Х.Б., Шестаков С.В. Изучение функциональной роли белков Ctp-семейства у цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Микробиология. 2002. Т. 71, № 4. С. 509–513.

Shestakov S.V. Gene-targeted and site-directed mutagenesis of photosynthesis genes in cyanobacteria // Photosynthesis Res. 2002. V. 73. P. 279–284.

Sokolenko A., Pojidaeva E., Zinchenko V., Panichkin V., Glaser V., Herrmann R.G. Shestakov S.V. The gene complement for proteolysis in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 and *Arabidopsis thaliana* chloroplasts // Current Genet. 2002. V. 41. P. 291–310.

Ежова Т.А., Солдатова О.П., Пенин А.А., Шестаков С.В. Молекулярно-генетическое картирование генома растений. М.: Макс-Пресс, 2002. 70 с.

Лебедева О.В., Ежова Т.А., Мусин С.М., Радюкина Н.Л., Шестаков С.В. Ген *PXD* контролирует образование трех изоформ анионных пероксидаз *Arabidopsis thaliana* // Изв. АН. Сер. биол. 2003. № 2. С. 178–187.

Ежова Т.А., Лебедева О.В., Огаркова О.А., Пенин А.А., Солдатова О.П., Шестаков С.В. *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений. М.: Макс-Пресс, 2003. 219 с.

Галкин А.Н., Михеева Л.Е., Шестаков С.В. Инсерционная инактивация генов, кодирующих серин/треониновые протеинкиназы эукариотического типа у цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Микробиология. 2003. Т. 71, № 1. С. 64–69.

Бабыкин М.М., Сидорук К.В., Зинченко В.В., Нефедова Л.Н., Церфф Р., Шестаков С.В. Об участии регуляторного гена *prqR* в развитии устойчивости к метилвиологену у цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Генетика. 2003. Т. 39, № 1. С. 25–32.

Кирик И.А., Зинченко В.В., Шестаков С.В., Бабыкин М.М. Транс- и цис-действующая авторепрессия гена *prqR* у цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Мол. биология. 2003. Т. 37, № 6. С. 1035–1044.

Шестаков С.В. О ранних этапах биологиче-

ской эволюции с позиций геномики // Палеонтол. журнал. 2003. № 6. С. 50–57.
Лебедева О.В., Ежова Т.А., Шестаков С.В. Локализация и молекулярный анализ гена *PXD*, кодирующего анионную пероксидазу *Arabidopsis thaliana* // Докл. АН. 2004. Т. 394, № 1. С. 136–138.
Pojidaeva E., Zinchenko V., Shestakov S., Sokolenko A. Involvement of the SppA1 peptidase in accumulation to saturating light intensities in *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 // J. Bacteriol. 2004. V. 186, № 12. P. 3991–3999.
Шестаков С.В. Функциональная геномика цианобактерий // Информационный вестник ВОГиС. 2004. Т. 8, № 2. С. 67–72.

М.М. Асланян, В.В. Зинченко,
Е.А. Карбышева
Биологический факультет
Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова