

ХРОНИКА, СОБЫТИЯ, ФАКТЫ

К СТОЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ВЛАДИМИРА АЛЕКСАНДРОВИЧА СТРУННИКОВА

^{1,2}В. А. Соколов, доктор биологических наук

³О. Б. Вайшля, кандидат биологических наук

¹Институт молекулярной и клеточной биологии

Сибирского отделения Российской академии наук

²Новосибирский государственный аграрный университет

³Национальный исследовательский Томский государственный университет

E-mail: sokolov@mcb.nsc.ru

В текущем году исполняется 100 лет со дня рождения выдающегося советского, российского генетика – Героя Социалистического Труда, лауреата Государственной премии Владимира Александровича Струнникова. Он родился 15 июля 1914 г. в Тамбове в семье священника. Еще в детстве, увлекшись жизнью природы, он выбрал изучение живых организмов в качестве своей профессии.

Основные моменты жизни Владимира Александровича изложены в автобиографической книге «Шелковый путь» [1]. Возможно, он хотел подчеркнуть, что все главное в его жизни связано с наукой и объектом, которым он занимался со студенческой скамьи и до конца дней – тутовым шелкопрядом. Он являлся одним из создателей генетической биотехнологии этого важного хозяйственного объекта. До Великой Отечественной войны шелк был стратегическим сырьем – из него изготавливали парашюты для армии. На основе методов, разработанных В. А. Струнниковым, и при его участии были созданы полтора десятка районированных производственных пород и гибридов шелкопряда. Предложенный им метод массового получения самцов широко используется в шелководстве Узбекистана и Китая, что увеличивает рентабельность на 20%.

Однако наиболее значительное научное достижение Владимира Александровича связано с формулировкой гипотезы о компенсационном комплексе генов как генетическом механизме гибридной силы. В начале 70-х годов прошлого столетия работы по механизмам гетерозиса велись в мире достаточно активно. При этом мож-

но было выделить два аспекта исследований. На генетическом уровне проверялись классические гипотезы Джонса, Иста и Шелла [2–5] с использованием изозимной техники и, кроме того, у растений были очень популярны физиологические направления в связи с фотосинтезом и общей энергетикой метаболизма [6]. Модель, которую использовали в лаборатории В. К. Шумного, стабильно и в разных условиях демонстрировала гетерозисный эффект в F_1 . Эти гибриды получали, скрещивая исходную сортолинейную форму гороха Торсдаг с полученными от него хлорофилльными мутантами [7]. Поскольку одна из гибридных комбинаций F_1 в зависимости от условий выращивания проявляла продуктивность на 15–40% выше относительно лучшего из родителей, мы предположили, что у него идет более активный анаболизм, требующий соответствующего энергетического обеспечения. Для подтверждения этой гипотезы по интенсивности метаболизма сравнивали нормального по содержанию хлорофилла родителя, гетерозисный гибрид F_1 и гибриды первого поколения, не проявляющие эффекта гибридной мощности. Последние получали от скрещивания других хлорофилльных мутантов сорта Торсдаг. Оказалось, что у гетерозисных гибридов ключевые ферменты, входящие в последовательные метаболические пути, проявляют большую активность, чем у родительских форм и негетерозисных гибридов.

Эти результаты и были содержанием доклада одного из авторов этой статьи на отчетной сессии ИЦиГ СО АН в 1976 г. По скупым замечаниям стало ясно, что директору института

академику Д.К. Беляеву отчет не понравился, так как он не приветствовал уклонения от генетического содержания исследований. При этом он настойчиво попросил познакомиться с работой В.А. Струнникова, где были показаны генетические механизмы, приводящие к проявлению гетерозиса при гибридизации нормы с некоторыми мутантами у шелкопряда [8, 9]. Замечание не казалось серьезным, поскольку много исследований, выполнявшихся на растениях за рубежом, шли как раз в направлении поиска физиолого-биохимических маркеров этого явления [6]. Первая относительно короткая встреча одного из авторов данной публикации с Владимиром Александровичем произошла в зале Президиума ВАСХНИЛ в Харитоньевском переулке в 1982 г. К сожалению, Владимир Александрович прибыл на совещание незадолго до начала своего доклада, и общение было весьма кратким. Но будучи человеком вежливым и внимательным, он через некоторое время прислал свою статью из «Вестника сельскохозяйственной науки» [10].

Частная генетика любого сельскохозяйственного объекта необычайно интересна и трудна одновременно. Интересна, поскольку связана с изучением реальных хозяйственных видов, а трудна по причине малой плотности генетических карт, иногда полностью отсутствующих. Правда, в настоящее время ситуация меняется радикально, и секвенированные геномы становятся доступными в сети, что позволяет очень быстро получать необходимую информацию.

Научное творчество Владимира Александровича обширно, и мы не сможем коснуться всех аспектов его работ с тутовым шелкопрядом. Проблема поддержания приемлемо продуктивных инбредных линий была решена, и далее перешли к решению задачи стабильного получения гетерозисных гибридов. Из сотен семей выбирали лучшую по гибридной мощности. Материнскую форму клонировали путем апомейотического партеногенеза, а отца – с помощью мейотического партеногенеза и андрогенеза. Генотипы матери и отца полностью воспроизводились у потомков. В результате получаемые гибриды F_1 от скрещивания массово размножаемых клонов родителей точно повторяли исходную семью.

Главное препятствие в массовом использовании гетерозиса – отсутствие четких представлений о его генетических механизмах. В 60-х годах прошлого века Владимир Александрович занялся поисками возможности получения гибридных

самцов с увеличенной продуктивностью шелка. В частности, он проводил работу с линией шелкопряда, несущей ген *white 4* (w_4). В гомозиготе он давал светлую окраску яиц и непигментированный покров гусениц, что было удобно для маркировки пола у гибридов F_1 . Вместе с тем эта линия (A_1) имела очень низкую жизнеспособность, поэтому решили усилить этот признак путем отбора. Одновременно с этой работой, чисто случайно, проводили селекцию на комбинационную способность другой генетически такой же линии A_2 , не содержащей полуплетальный ген w_4 . Обе эти линии при скрещивании с одной и той же неродственной им породой (B) давали гетерозисное потомство. Удивительным в этом опыте оказалось то, что неселектированная специально на комбинационную способность линия с геном w_4 давала больший гетерозис, чем селектированная линия! Подчеркнем еще раз – спонтанный отбор на генотипическом провокационном фоне мутации w_4 оказался более эффективным, чем специально проводимый на комбинационную способность.

Получив столь неожиданные результаты, Владимир Александрович с коллегами провели специальные сравнения в пяти опытах, поставленных разными исследователями в отличающихся условиях. Гибрид от неселектированной специально линии (A_1) оказался в среднем по пяти опытам на 15% продуктивнее гибрида, происходящего от сравниваемой линии (A_2) при $P=0,001$. Анализ родословной линии A_1 показал непрерывный рост жизнеспособности ее гусениц в ряду девяти поколений отбора.

В 1970 г. линия A_1 была скрещена с породой, имевший дикий генотип по гену w_4 (W/W). Жизнеспособность полученного гетерозиготного по гену W гибрида была около 96% в выкормках 1971 г. В 1972 г. было получено F_2 , жизнеспособность выщепившихся рецессивов (w/w) была на уровне первоначально полученной мутантной линии. Отсюда напрашивался вывод, что возрастание жизнеспособности мутантов в ряду поколений связано не с изменением эффекта гена w , а с изменением генотипической среды при отборе.

Анализ этих результатов привел Владимира Александровича к формулировке новой гипотезы генетических причин гетерозиса. Он предположил, что у полуплетальных мутантов, к которым относилась и рецессивная мутация *white*, выживают только те носители, которые несут гены, компенсирующие негативный эффект поврежденного гена. Длительный отбор на жизнеспособ-

ность в таких линиях приводит к формированию компенсационного комплекса генов (ККГ). При гибридизации с нормой в F_1 негативный эффект мутации будет компенсирован экспрессией нормального аллеля. В свою очередь, ККГ проявит свое действие в форме мощного развития гибридов. Владимир Александрович писал об этом: «Избыточное количество благоприятных генов, неуравновешенное полудеталью, вызовет вспышку жизнедеятельности, что и приведет к повышенной стойкости и более мощному развитию признаков, или, одним словом, к гетерозису». Сам же он подчеркивал, что предлагаемая гипотеза не противоречит классическим – доминирования и сверхдоминирования. Она их дополняет, объясняя, почему необходим длительный процесс гомозиготизации (самоопыления) исходных для гетерозисной технологии линий. Более того, его гипотеза позволяет активно и целенаправленно вести процесс создания исходного материала для гибридной селекции, особенно у растений. Так, В.Д. Наволоцкий, используя его подход, создал целую серию сортов у ячменя [11]. Интересно напомнить, как после всех перипетий, связанных с преследованием генетиков, Владимир Александрович советовал вести исследования на стыке практики и генетики.

Развивая идею В.А. Струнникова, нам удалось показать, что гетерозис, наблюдаемый у потомков от скрещивания некоторых мутантов с исходной формой, также связан с эффектом ККГ [12, 13]. Позже, в рамках выполнения гранта РФФИ, мы выявили две группы сцепления, с которыми сцеплены главные гены, входящие в комплекс, но привязать их к конкретным хромосомам не смогли (Тараканова, Соколов, не опубликовано). Дело в том, что в этот момент случился казус – у гороха генетически тестировалось 8 групп сцепления при наличии семи хромосом. Мы добросовестно написали о проблеме интерпретации наших результатов, что привело к потере гранта. У чиновников нет сомнений и интерпретация всегда однозначна, а результаты только положительны! Здесь необходимо подчеркнуть, что в МГУ аналогичная работа на горохе велась Сергеем Александровичем Гостимским. Он с коллегами также показал наличие высокой комбинационной способности у некоторых хлорофилльных мутантов при скрещивании с исходной формой [14].

Дальнейшее развитие теория ККГ на уровне физиологии растений получила в лаборатории фотосинтеза Томского госуниверситета, когда

Т.П. Астафурова инициировала изучение физиологии продукционного процесса у мутантов гороха, полученных из лаборатории В.К. Шумного. Она с коллегами изучала взаимосвязь фотосинтеза и дыхания в ассимилирующих клетках. У мутанта 2004 был обнаружен первичный эффект мутации *chi*: нарушение синтеза одного из белков и формирования комплекса реакционного центра первой фотосистемы [15]. На этом фоне все физиолого-биохимические системы проходят отбор, и формируется мощный комплекс специфических, хорошо скоординированных генов, работающий на всех стадиях онтогенеза и компенсирующий вредное действие мутации. Было изучено 85 фотосинтетических, 70 дыхательных и 90 ростовых показателей, у мутантов доказано включение компенсаторных реакций, основанных на донорно-акцепторных отношениях фотосинтеза и дыхания, определены физиологические маркеры ККГ [16].

В настоящее время, как и 10 лет назад, ясно, что огромная проделанная работа по отдельным физиолого-биохимическим параметрам ни на йоту не приблизила ученых к пониманию физиологии гетерозиса [17, 21], поэтому нами был проведен факторный анализ данных. В каждой системе связности обнаружено, что факторные нагрузки изученных параметров для общей системы гороха (пять генотипов, от самого низкопродуктивного мутанта до самого высокопродуктивного гибрида) коррелируют со средними значениями тех же физиологических показателей этого же фактора отдельных генотипов! По-видимому, физиологическая реализация универсального принципа получения на основе ККГ эффекта гетерозиса по зерновой продуктивности связана с тем, что гибрид наследует от исходной формы Торсдаг нормальную структуру фотосинтетического аппарата и значения показателей из фактора «продуктивность» (показатели фотосинтеза, дыхания, роста с факторными нагрузками не менее 0,75, сильно связанные с зерновой урожайностью), а от мутанта 2004 – значения показателей ККГ из фактора «гомеостаз» (система компенсаторных физиологических реакций).

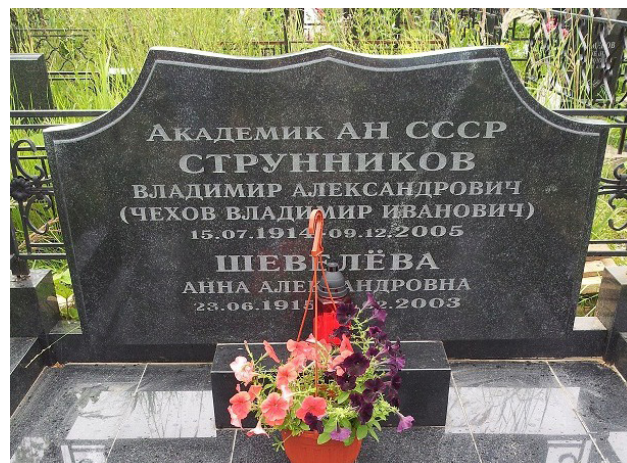
Рискнем предположить, что если в многочисленных работах по эпигенетике [18, 19], транскриптомике [20], метаболомике гетерозиса [21] проводить анализ не по отдельным генам, а по их вкладу в определенные нами физиологические факторы, то, возможно, столь сложный организменный феномен, как гетерозис, определяемый

математиками как «многофакторная неформализуемая задача лабиринтного типа», будет раскрыт в ближайшем будущем. О необходимости поиска системных биохимических маркеров и режимов работы генов в раскрытии явления гетерозиса указывается в обзорной статье П. Шнэйбла и Н. Спрингера [17].

Именно теория ККГ В. А. Струнникова помогла нам понять многолетние данные и предложить

принципиально новый системный подход к оценке селекционного материала *Pisum sativum* L. на комбинационную способность не по отдельным физиолого-биохимическим показателям, а по факторам их связности.

Фотографии для данной публикации нам прислала дочь Владимира Александровича – Лариса Владимировна, за что мы искренне ей благодарны.



БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Струнников В. А. Шелковый путь. – М.: Наука, 2004. – 276 с.
2. Jones D. F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis // Genetics. – 1917. – Vol. 2. – P. 466–479.
3. East E. M. Inbreeding in corn // Rep. Conn. Agric. Exp. Stn. – 1908. – P. 419–428.
4. Shull A. F. The influence of inbreeding on vigor in *Hydratina senta* // Biol. Bull. – 1912. – N 24. – P. 1–13.
5. Shull G. H. What is «heterosis»? // Genetics. – 1948. – Vol. 33. – P. 439–446.
6. Hageman R. H., Leng E. R., Dudley I. M. A biochemical approach to corn breeding // Advanced of Agronomy. – 1967. – Vol. 19. – P. 45–86.
7. Соколов В. А. Локализация мутантного гена, контролирующего пигментацию типа *chlorotica* у гороха // Докл. АН СССР. – 1989. – Т. 308, № 5. – С. 1244–1246.
8. Струнников В. А. Возникновение компенсационного комплекса генов – одна из причин гетерозиса // Журн. общ. биологии. – 1974. – Т. 35, № 5. – С. 666–677.
9. Струнников В. А. Генетический анализ повышенной гетерозисности гомозиготных по всем локусам партеногенетических самцов тутового шелкопряда // Докл. АН СССР. – 1976. – Т. 227, № 6. – С. 1457–1460.
10. Струнников В. А. Природа гетерозиса: ее научное и практическое значение // Вестн. с.-х. науки. – 1983. – № 1. – С. 34–40.
11. Наволоцкий В. Д. Селекция ярового ячменя для условий недостаточного увлажнения: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. – Л., 1989. – 35 с.
12. Соколов В. А. Биометрическое изучение гетерозиса // Докл. АН СССР. – 1990. – Т. 315, № 2. – С. 491–494.
13. Соколов В. А. Компенсационный комплекс генов – причина гетерозиса у гороха // Докл. АН СССР. – 1990. – Т. 310, № 5. – С. 1242–1244.
14. Гостимский С. А., Хартина Г. А., Багрова А. М. Селекция гороха на высокую комбинационную способность на фоне полупетального рецессивного гена хлорофильной недостаточности // Докл. АН СССР. – 1987. – Т. 294, № 5. – С. 1228–1232.

15. *Vaishlya O. B., Ladygin V. G. Sokolov V. A.* Characterization of photosynthetic apparatus of pea chlorophyll mutants and their F_1 hybrids with standard genotype (cv. Torsdag) // *Photosynthetica*. – 1998. – Vol. 35, N 3. – P. 428–443.
16. *Вайшля О. Б.* Физиолого-биохимические особенности продукционного процесса гетерозисных гибридов и родительских форм *Pisum sativum* L.: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Иркутск, 2004. – 50 с.
17. *Schnable P. S., Springer N. M.* Progress Toward Understanding Heterosis in Crop Plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2013. – Vol. 64. – P. 71–88.
18. *The role of epigenetics in hybrid vigor* / M. Groszmann, I. K. Greaves, R. Fujimoto [et al.] // *Trends in Genetics*. – 2013. – Vol. 29, N. 12. – P. 684–690.
19. *He G., He H., Deng X. W.* Epigenetic Variations in Plant Hybrids and Their Potential Roles in Heterosis // *Journal of Genetics and Genomics*. – 2013. – Vol. 40. – P. 205–210.
20. *Ng D. W.-K., Lu J., Chen Z. J.* Big roles for small RNAs in polyploidy, hybrid vigor, and hybrid Incompatibility // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2012. – Vol. 15. – P. 154–161.
21. *Goff S. A., Zhang Q.* Heterosis in elite hybrid rice: speculation on the genetic and biochemical mechanisms // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2013. – Vol. 16. – P. 221–227.

ЮБИЛЕЙ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК ВИКТОРА АНДРЕЕВИЧА СОКОЛОВА

В. Л. Петухов, доктор биологических наук, профессор
Новосибирский государственный аграрный университет
E-mail: vpetukhov@ngs.ru

Девятого декабря 2013 г. исполнилось 80 лет доктору биологических наук Виктору Андреевичу Соколову.

Он родился в Кузбассе, в городе металлургов и горняков – Гурьевске. Окончил там среднюю школу № 10 в 1961 г. и целенаправленно решил получить университетское образование и заниматься наукой. Первая попытка поступления в НГУ после школы не была успешной. Отработав год на Гурьевском металлургическом заводе, он снова подал документы в НГУ. На этот раз, получив по химии, математике и физике (профилирующие предметы) отличные оценки, он поступил на факультет естественных наук. На большом цитогенетическом практикуме, который вела профессор В. В. Хвостова, произошло их знакомство. Далее оно переросло в длительное сотрудничество и творческое взаимодействие, продолжавшееся до конца жизни Веры Вениаминовны.

После окончания университета Виктор Андреевич поступил к ней в аспирантуру и, выполнив исследования, в 1974 г. защитил кандидатскую диссертацию. В 1976 г. Вера Вениаминовна рекомендовала его для прочтения курса общей генетики и проведения практикума в Алтайском государственном университете. После аспирантуры Виктор Андреевич перешел в лабораторию гетерозиса, возглавляемую будущим академиком В. К. Шумным, где изучал генетические, физио-



логические и биохимические механизмы формирования гетерозиса. Эти исследования, проведенные им совместно с учениками, были защищены в качестве докторской диссертации в 1992 г. В 1986 г. он прошел по конкурсу и возглавил лабораторию цитологии и апомиксиса растений в Биологическом институте СО АН СССР.

С этого момента и по настоящее время В. А. Соколов занимается генетическими про-