



DOI: 10.30901/2658-3860-2019-1-63-72

Поступила: 12.01.2019

УДК: 929.52:576,3

ХРОНИКА, РЕЦЕНЗИИ, ЮБИЛЕИ**А. В. Родионов**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
Россия, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д 2;
e-mail: avrodionov@binran.ru

**ИННА НИКИТИЧНА ГОЛУБОВСКАЯ: ЖИЗНЬ «В МИРУ» И В НАУКЕ
(К 80-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**

DOI: 10.30901/2658-3860-2019-1-63-72

Received: 12.01.2019

CHRONICLES, CRITICAL REVIEWS, CELEBRATORY ESSAYS**A. V. Rodionov**

V. L. Komarov Botanical Institute of the RAS,
2 Prof. Popova St., St. Petersburg 197376, Russia;
e-mail: avrodionov@binran.ru

**INNA N. GOLUBOVSKAYA: LIFE 'IN THE WORLD' AND IN SCIENCE
(CELEBRATING THE 80TH BIRTHDAY)**

Инна Никитична Голубовская,
Калифорния, 2017 г.

19 января 2019 года исполнилось 80 лет многолетнему сотруднику ВИР Инне Никитичне Голубовской – выдающемуся цитогенетику, работы которой послужили краеугольным камнем для целого направления современной генетики растений – изучения генетических механизмов мейоза (Cande, Freeling, 2011; Bogdanov, 2014; Simanovsky, Bogdanov, 2018). Несомненным свидетельством международного признания вклада Инны Никитичны в современные представления о генетических механизмах мейоза служит большая статья о жизни и исследованиях И. Н. Голубовской, написанная профессорами Университета Беркли (Калифорния, США) – известным биологом-эволюционистом Заком Канде (Z. Cande) и работающим в обла-



сти сравнительной геномики растений академиком Академии наук США, лауреатом премии Барбары Мак-Клинток (B. McClintock) 2017 года Майклом Фрилингом (M. Freeling), – которую опубликовали в ведущем международном генетическом журнале *Genetics* (Cande, Freeling, 2011).

Жизненная история Инны Никитичны и ее семьи – это история нашей страны, причем история, реализованная в жестком варианте. Ее мама, Татьяна Кузьминична, родилась в 1912 г. в дер. Хвостово Вологодской губернии и в трехлетнем возрасте осталась сиротой. Танины родители, Кузьма и Анфиса, ранней весной провалились под лед при переправе через реку, промерзли, заболели и вскоре умерли. Сестра Татьяны, Софья, была удочерена семьей деревенского священника, пропавшей без вести во время гонений на церковь в 1920-х годах; связь с ними оказалась потерянной навсегда. Удочерившие Татьяну Афанасий и Серафима Ковалевы – бездетная пара из той же деревни были крестьянами-середняками. Между тем и они в 1929 г. попали в список подлежащих раскулачиванию и выселению, но предупрежденные добрыми людьми, в одну ночь собрались, спасаясь от преследований, и скрытно бежали в Ленинград, где Афанасий Михайлович со временем нашел себе место сторожа, а затем пожарного.

Повзрослев, Татьяна устроилась работать на фабрику «Красный Треугольник», вступила в ДОСААФ (Добровольное общество содействия армии, авиации и флоту). В 1937 г. вышла замуж за Никиту Ивановича Гришина и переехала к мужу в деревню Антропшино Слуцкого (сейчас Гатчинского) района Ленинградской области. В январе 1939 г. у них родилась дочь Инна,

а в июне 1941 г. за две недели до войны появился на свет сын Коля.

Гришины – предки Инны Никитичны со стороны отца – в начале XIX века были крепостными крестьянами слободы Антропшины мызы Графская Славянка, вотчины Ея Сиятельства графини Марии Павловны Скавронской, в замужестве графини Пален, внучатой племянницы императрицы Екатерины I, имения, затем перешедшего по наследству к ее дочери, полковнице графине Юлии Павловне Самойловой, урожденной графине Пален¹.

Семьи прадеда Инны Никитичны, Никиты Евдокимовича Гришина (1829–1902), и деда Ивана Никитича (1861–?) держались древнего благочестия были староверами. Ежегодно их имена и имена их домашних попадали в списки крестьян по три года и более не бывших у исповеди и святого причастия «за расколом»².

Дед Инны Никитичны, Иван Никитич Гришин, в возрасте 27 лет в 1888 г. женился на восемнадцатилетней «слободы Антропшины крестьянке» Анне Федоровне Захаровой³. Старшие их дети Михаил и Иван умерли в 1895 г. в возрасте пяти с половиной и трех лет, затем родились Василий (1899), Александра, в замужестве Киселева (1901), Михаил (1906), Анастасия, в замужестве Панова, и, наконец, Никита (1911), отец Инны Никитичны.

«Жить бы всем поживать и добра наживать, но это – в сказках, а в реальности – две войны одна за другой» – пишет в своих воспоминаниях о матери Инна Никитична (Golubovskaya, 2018).

С началом Великой Отечественной войны Никита Иванович Гришин и братья его были мобилизованы. Никита служил сначала в 1-м Балтийском флотском экипаже, погиб в морской

1 Образ этой владелицы мызы Графская Славянка широко известен на картине Карла Брюллова «Последний день Помпеи» она написана четыре раза: это женщина с кувшином на голове в левой части полотна; разбившаяся насмерть женщина в центре; мать, привлекающая к себе дочерей, в левом углу картины; и, наконец, это женщина, закрывающая детей и спасающаяся вместе с мужем.

2 ЦГИА СПб. Фонд 19. Опись 112. Дело 1311. Л. 277 об.; Дело 1402. Л. 557 об.; Дело 1462. Л. 942, 944 об., 986 об.

3 ЦГИА СПб. Фонд 19. Опись 125. Дело 1183. Л. 136 об.–137.



пехоте 13 или 18 февраля 1943 г. во время Красноборской наступательной операции и был похоронен в братской могиле на проспекте Карла Маркса в Красном Бору. Погиб на фронте и его брат Михаил.

Инна Никитична в возрасте двух с половиной лет оказалась без матери в блокадном Ленинграде. Случилось так, что 8 сентября 1941 г., когда немцы замкнули кольцо блокады, Инна с бабушкой и дедом, Серафимой Максимовной и Афанасием Михайловичем Королевыми, оказались в Ленинграде, а Татьяна Кузьминична с новорожденным Колей задержалась в Антропшино – надо было убрать урожай – и неожиданно оказалась на оккупированной территории. Вскоре немцы выгнали ее из дома, где хранились все запасы на зиму, и она, оставшись без крова и еды, с грудным ребенком на руках скиталась по людям... После войны это будет стоить ей неоднократных изнурительных вызовов на допросы к следователям МВД – проверяли слухи, не она ли была в числе сельских жителей, согнанных на площадь в марте 1942 г., когда в Антропшино казнили пленных партизан (Golubovskaya, 2018).

Дом Королевых на улице Плеханова в начале блокады был разрушен бомбой, и семью переселили в Лештуков переулок, дом 11. Зимой или ранней весной 1942 г. дедушка Афанасий Михайлович, поскользнувшись на льду Невы, где он набирал воду, повредил спину и вскоре умер, после чего Серафима Максимовна помутилась разумом, у нее украли хлебные карточки, и вскоре она умерла от голода. Соседи отнесли чудом оставшуюся живой девочку в интернат, который 25 июня 1942 г. был эвакуирован через Ладогу и далее в Костромскую область, где Инна прожила в детском доме всю войну и лишь 25 июля 1945 г. вернулась в Антропшино к матери (Golubovskaya, 2018).

После войны семья Гришиных – мама, Инна и брат Коля – поселилась в деревне Покровское

(рядом с Антропшино) в 7 км от Павловска. Инна училась в Покровской семилетней школе, в той послевоенной школе, где 80% детей потеряли во время войны отца или обоих родителей. После окончания Покровской средней школы можно было либо поступать в техникум и получать профессию, либо кончать десятилетку. Инна, с одобрения мамы, выбрала последнее. Мама на протяжении всех лет учебы Инны в школе твердила ей как заклинание: «Учись, Инка, учись. Хочу, чтобы ты была грамотным образованным человеком, а не убирать за всеми грязь, как я, неграмотная» (Golubovskaya, pers. comm.). Инна поступила в Павловскую школу-десятилетку № 14, где обрела то, что искала интересных одноклассников, замечательных учителей и благожелательную атмосферу. Окончила школу в 1956 г., затем в 1959 г. закончила с отличием Медицинское училище по подготовке фельдшеров, что на ул. Кирочной, и была принята без экзаменов на вечернее отделение Биологического факультета ЛГУ. Днем она работала в 28-й поликлинике г. Ленинграда на Загородном проспекте напротив Технологического института, а после работы посещала лекции на вечернем отделении биофака. Учиться на дневном отделении университета было ее заветной мечтой, и неожиданно для нее мечта осуществилась. В конце 1959 г. на биофаке открылась кафедра биохимии, и ее заполнили студентами дневного отделения. Освободившиеся места на дневном отделении предложили студентам-вечерникам. Инна оказалась в числе этих счастливицев еще и потому, что среди немногих хорошо написала контрольную работу и сдала «на отлично» экзамены по высшей математике. С нового учебного года (сентябрь 1960 г.) ей дали место в общежитии на Васильевском острове, ул. Детская 50. На втором курсе она вышла замуж связала свою судьбу с Михаилом Давидовичем Голубовским, ныне известным генетиком и историком науки.



Инна и Михаил стали студентами кафедры генетики ЛГУ. Возрождение генетики в стране после печально известной августовской сессии ВАСХНИЛ тогда только начиналось. Не будет преувеличением сказать, что в конце 1950-х – начале 1960-х гг. руководимая М. Е. Лобашевым кафедра была единственной кафедрой генетики в СССР, где преподавали менделевскую генетику, а не пресловутое «мичуринское учение». Научным руководителем дипломной работы Инны был известный генетик растений Василий Сергеевич Федоров (о нем: Zakharov, 2003).

Оттепель начала 1960-х...

В августе 1963 г. сразу по окончании университета Инна с мужем поехали работать в Академгородок под Новосибирском в только еще создаваемый Институт цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР. Здесь она проведет 25 самых счастливых лет своей жизни. Здесь, по ее словам, ей «посчастливилось попасть в обогащенную научную среду, в окружение множества интересных, оригинальных, талантливых и мудрых личностей».



Вера Вениаминовна Хвостова, 1970-е гг.,
Академгородок, ИЦиГ СО АН СССР

В ИЦиГе Инна Никитична работала в лаборатории цитогенетики у Веры Вениаминовны Хвостовой, ставшей руководителем ее кандидатской диссертации. «Мой добрый ангел, благословивший и поддерживающий меня в моих исследованиях по генетике мейоза», так через много лет напишет о Вере Вениаминовне Инна Никитична. Защищенная в 1970 г. диссертация

Инны Никитичны «Цитогенетическое исследование неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов ($2n = 56$)» была посвящена исследованию причин пониженной плодовитости гибридов пшеницы с ее дикими сородичами.

Семь лет работы с гибридами показали: хромосомы гибридов не умеют правильно расходиться. «Заманчивая идея селекционеров объ-



единить в одном гибриде хромосомы пшеницы и пырея натолкнулась на сито мейоза – у гибридных растений в мейозе хромосомы расходились как попало и в итоге плодовитость падала. Стало ясно, что необходимо знать, каким образом гены контролируют поведение хромосом. В самом начале 70-х годов я наметила долгосрочную программу изучения цитогенетики мейоза» (Golubovskaya, 1997).

Прежде всего надо было выбрать объект для исследования, на котором можно было бы вести систематический поиск мутаций, ведущих к нарушению мейоза. Таким объектом оказалась кукуруза, у которой было относительно просто идентифицировать мейотические мутации – у кукурузы стерильные метелки и початки без зерен видны невооруженным глазом. Всестороннюю поддержку на начальном, самом сложном этапе работе Инны Никитичны с кукурузой оказал заведующий отделением селек-

ции и семеноводства кукурузы Краснодарского научно-исследовательского института сельского хозяйства имени П. П. Лукьяненко Михаил Иванович Хаджинов один из первооткрывателей явления цитоплазматической мужской стерильности у кукурузы. М. И. Хаджинов не только предоставил Голубовской возможность работать на кукурузных полях и пользоваться научно-технической базой своего отдела кукурузы, но и открыл доступ к изучению накопленных к 1975 г его аспирантом А. С. Машенковым мутантов с мужской стерильностью, мутантов, индуцированных химическими супермутагенами И. А. Раппопорта (Golubovskaya, 1997).

Сотрудничество было успешным – если до этого за 50 лет работы с кукурузой генетиками было открыто только 8 мутаций, затрагивающих мейоз, то в совместных с А. С. Машенковым работах И. Н. Голубовская описала 13 мейотических мутантов (Golubovskaya, Mashnenkov, 1981).



Инна Никитична Голубовская и Михаил Иванович Хаджинов на территории Краснодарского НИИ сельского хозяйства в Краснодаре, 1976 г.

Анализ mei-мутантов кукурузы позволил И. Н. Голубовской прийти к выводу, что есть, по крайней мере, семь ключевых этапов, которые находятся под контролем генов: запуск мейоза или переключение деления с митоза на мейоз; попарное сближение и синапсис гомо-

логов; кроссинговер; образование хиазм; расхождение гомологов; инициация второго деления; и собственно разделение клетки надвое (Golubovskaya, 1975, 1979). Далее была кропотливая работа – проверка мутаций на аллелизм, картирование мутаций. Затем – исследо-



вание цитологических механизмов выявленных мутаций с помощью светового и электронного микроскопов, позже – с применением иммуноцитохимии и FISH-гибридизации, еще позже – выделение, клонирование, секвенирование генов, влияющих на мейоз. В результате была создана первая представительная коллекция *mei*-мутантов одного из классических объектов генетики растений – кукурузы, что послужило стимулом для развертывания аналогичных работ на ржи (Sosnikhina et al., 2005), арабидопсисе и рисе (обзоры: Mercier, Grelon, 2008; Simanovsky, Bogdanov, 2018).

Работы И. Н. Голубовской по генетике мейоза стали известны западным исследователям после выступления Инны Никитичны на XIV Международном генетическом конгрессе в Москве. Время было беспокойное. Часть американских и французских генетиков бойкотировали конгресс в Москве в знак протеста против преследования правозащитников в СССР. Организаторы конгресса боялись провокаций, на заседаниях секций сидели «кураторы». Советским участникам конгресса рекомендовалось делать доклады на русском языке. Инна Никитична сделала блестящий доклад на английском. Пришло международное признание.

В 1986 г. И. Н. Голубовская вернулась из Новосибирска в Ленинград и возглавила исследовательскую группу во Всесоюзном НИИ растениеводства (ВНИИР). Вокруг нее сложилась группа исследователей – генетиков, цитологов, электронных микроскопистов (Grebennikova, Golubovskaya, 1991; Golubovskaya et al., 1992, 1993, 1997; Golubovskaya, Avalkina, 1994; Bogdanov, 2014).

Трудные времена в отечественной науке в конце 1980-х – первых годах 1990-х гг. вынуждали многих отечественных ученых искать временные позиции в зарубежных исследовательских центрах. Чаша сия не миновала и Инну Никитичну, и – нет худа без добра – это позволило ей значительно разнообразить возможно-

сти изучения созданной ею коллекции мейотических мутантов кукурузы.

Этот этап жизни Инны Никитичны начался с того, что в 1991 г. она получила приглашение принять участие в 33-й Ежегодной конференции по генетике кукурузы в США, а в 1992 г. – в Рабочем двустороннем совещании генетиков кукурузы США и России. Началось плодотворное сотрудничество с американскими учеными. В 1993–1998 гг. Инна Никитична ежегодно приезжала в лабораторию Шеридана на несколько месяцев, проводила исследования в Северной Дакоте и в исследовательском центре на Гавайских островах. Голубовская разрабатывала общий план исследования, привлекала к совместной работе коллег из Петербурга (Sheridan et al., 1996, 1999; Golubovskaya et al., 1997, 2003). В этот период ею с соавторами были найдены и охарактеризованы 14 новых мутантов с дефектами конъюгации хромосом (Golubovskaya et al., 2003).

Новые возможности для исследования цитологических нарушений появились в 1999 г., когда Инна Никитична начала работать в Университете Беркли в Калифорнии. Здесь, в лаборатории Зака Канде, ее мутанты были использованы при изучении организации цитоскелета в мейоцитах, при наблюдениях поведения мейотических хромосом в профазе мейоза методами иммуноцитохимии и FISH (Pawlowski et al., 2003; Franklin et al., 2003; Ronceret et al., 2009; Wang et al., 2009 и др.). При ее участии были клонированы многие из найденных ею аллелей мейотических генов кукурузы (Pawlowski et al., 2009; Ronceret et al., 2009; Golubovskaya et al., 2011; Wang et al., 2012; Simanovsky, Bogdanov, 2018). Ее работы показали многим исследователям эффективность использования мейотических мутантов при изучении ключевых этапов мейоза и послужили толчком к созданию генетических коллекций мейотических мутантов у дрожжей и нематоды. Вклад Инны Никитичны Голубовской в исследование генетического кон-



троля мейоза ее любимого объекта – кукурузы всесторонне рассмотрен в обзорах Ю. Ф. Богданова и С. А. Симановского (Bogdanov, 1914; Simanovsky, Bogdanov, 2018). 

Долгие лета, дорогая Инна Никитична!

**Выборочный список научных публикаций
Инны Никитичны Голубовской**

1. Голубовская И. Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе // Цитология и генетика мейоза / Ред. В. В. Хвостова, Ю. Ф. Богданов, Москва: Наука. 1975. С. 312–343.
2. Голубовская И. Н., Машенков А. С. Генетический контроль мейоза. I. Мейотический мутация у кукурузы (*Zea mays* L.) *afd*, вызывающая отсутствие первого деления мейоза // Генетика. 1975. Т. 11 С. 810–816.
3. Голубовская И. Н., Машенков А. С. Генетический контроль мейоза. II. Десинаптический мутант кукурузы (*dsy1*) индуцированный N-нитрозо-N-метилмочевинной // Генетика. 1976. Т. 12. С. 123–128.
4. Голубовская И. Н., Машенков А. С. Множественные нарушения мейоза у кукурузы, вызванные одной рецессивной мутацией *pat1-A344* // Генетика. 1977. Т. 13. С. 1278–1287.
5. Golubovskaya, I. N. (1979) Genetic control of meiosis. *Int. Rev. Cytol.*, 58: 247–290.
6. Голубовская И. Н., Сафонова В. Т., Христолюбова Н. Б. Последовательность вступления мейотических генов кукурузы в мейоз // Доклады Академии Наук СССР. 1980. Т. 250. С. 458–467.
7. Голубовская И. Н., Урбах В. Г. Изучение аллелизма мейотических мутаций с фенотипически сходными нарушениями мейоза // Генетика. 1981. 17. С. 1975–1985.
8. Голубовская И. Н., Христолюбова Н. Б., Урбах В. Г., Сафонова В. Т. Двойные мейотические мутанты кукурузы и проблема генетического контроля мейоза // Доклады Академии

Наук СССР. 1984. Т. 274. С. 423–427.

9. Golubovskaya, I. N.; Khristolyubova, N. B. (1985) The cytogenetic evidence of the gene control of meiosis. In: Plant Genetics: UCLA Symposium on Molecular and Cellular Biology, New Series. Ed. by M. Freeling, New York: Alan R. Liss, New York: 723–738.
10. Голубовская И. Н., Дистанова Е. Е. Локализация мей-гена *ms43* кукурузы с помощью В-А транслокаций // Генетика. 1986. Т. 22. С. 1173–1180.
11. Голубовская И. Н. Локализация двух мейотических генов кукурузы с помощью В-А транслокаций // Генетика. 1987. Т. 23. С. 473–480.
12. Golubovskaya, I. N. (1989) Meiosis in maize: *mei* genes and conception of genetic control of meiosis. *Adv. Genet.* 26: 149–192.
13. Гребенникова З. К., Голубовская И. Н. Блок синипсиса хромосом и мейоза у *pra1* мейотического мутанта кукурузы // Цитология. 1991. Т. 33. С. 20–26.
14. Голубовская И. Н., Гребенникова З. К., Авалкина Н. А. Новый аллель *ameiotic 1* гена и проблема генного контроля инициации мейоза у высших растений // Генетика. 1992. Т. 27. С. 137–146.
15. Golubovskaya, I. N.; Avalkina, N. A.; Sheridan, W. F. (1992) Effects of several meiotic on female meiosis of maize. *Dev. Gen.* 13: 411–424.
16. Liu, Q.; Golubovskaya, I.; Cande, W. Z. (1993) Abnormal cytoskeletal and chromosome distribution in *po*, *ms4* and *ms6*: Mutant alleles of polyploid that disrupt the cell cycle progression from meiosis to mitosis. *J. Cell Sci.* 106: 1169–1178.
17. Golubovskaya, I.; Grebennikova, Z. K.; Avalkina, N. A.; Sheridan, W. F. (1993) The role of the *ameiotic1* gene in the initiation of meiosis and in subsequent meiotic events in maize. *Genetics* 135: 1151–1166.
18. Голубовская И. Н., Авалкина Н. А., Перемышлова Е. Е. Гены *pat1* и *pat2* контролируют цитокinesis на разных стадиях онтогенеза споро-



генных клеток кукурузы // Генетика. 1994. Т. 30. С. 1392–1399.

19. Golubovskaya, I. N.; Avalkina N. A. (1994) Protocol for preparing maize macrospore mother cells for the study of female meiosis and embryo-sac development. In: M. Freeling and V. Walbot (eds): The Maize Handbook. N. Y.: Springer-Verlag: 450–454.

20. Sheridan, W. F.; Avalkina, N. A.; Shamrov, I. I.; Batygina, T. B.; Golubovskaya, I. N. (1996) The *mac1* gene: controlling the commitment to the meiotic pathway in maize. *Genetics* 142: 1009–1020.

21. Golubovskaya, I. N.; Grebennikova, Z. K.; Auger, D. L.; Sheridan, W. F. (1997) The maize desynaptic1 mutation disrupts meiotic chromosome synapsis, *Developmental Genetics* 21: 146–159.

22. Golubovskaya, I. N.; Grebennikova, Z. K.; Avalkina, N. A.; Sheridan, W. F. (1997) New insights into the role of the maize *ameiotic1* locus. *Genetics* 147: 1339–1350.

23. Sheridan, W. F.; Golubeva, E. A.; Abramova, L. I.; Golubovskaya, I. N. (1999). The *mac1* mutation alters the developmental fate of the hypodermal cells and their cellular progeny in the maize anther. *Genetics* 153: 933–941.

24. Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А., Пыженкова З. С., Голубовская И. Н. Эмбриологическое проявление мутации *mac1* у *Zea mays* (Poaceae) // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 1. С. 28–32.

25. Golubovskaya, I. N.; Harper, L. C.; Pawlowski, W. P.; Schichnes, D.; Cande, W. Z. (2002) The *pam1* gene is required for meiotic bouquet formation and efficient homologous synapsis in maize (*Zea mays* L.). *Genetics* 162: 1979–1993.

26. Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А., Голубовская И. Н. Эмбриологические аномалии развития двойных мутантов *Zea mays* (Poaceae) // Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 6. С. 32–35.

27. Golubovskaya, I. N.; Sheridan, W. F.; Harper, L. C.; Cande, W. Z. (2003) Novel meiotic mu-

tants of maize identified from Mu transposon and EMS mutant screens. *Maize Genetics Coop. Newsletter* 77: 10–12.

28. Pawlowski, W. P.; Golubovskaya, I. N.; Cande, W. Z. (2003) Altered nuclear distribution of recombination protein RAD51 in maize mutants suggests the involvement of RAD51 in meiotic homology recognition. *The Plant Cell* 15: 1807–1816.

29. Franklin, A. E.; Golubovskaya, I. N.; Bass, H. W.; Cande, W. Z. (2003) Improper chromosome synapsis is associated with elongated RAD51 structures in the maize desynaptic2 mutant. *Chromosoma* 112: 17–25.

30. Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А., Пыженкова З. С., Голубовская И. Н. Эмбриологическое проявление у мутантных растений рат 1 *Zea mays* (Poaceae) // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 2. С. 177–185.

31. Pawlowski, W. P.; Golubovskaya, I. N.; Timofejeva, L.; Meeley, R.; Sheridan, W. F.; Cande, W. Z. (2004) Coordination of meiotic recombination, pairing and synapsis by PHS1. *Science* 303: 89–92.

32. Hamant, O.; Golubovskaya, I.; Meeley, R.; Fume, E.; Timofejeva, L.; Schleiffer, A.; Nasmyth, K.; Cande, W. Z. (2005). A REC8-dependent plant shugoshin is required for maintenance of centromeric cohesion during meiosis and has no mitotic functions. *Current Biology* 15: 948–954.

33. Golubovskaya, I. N.; Hamant, O.; Timofejeva, L. P.; Wang, C. R.; Braun, D.; Meeley, R.; Cande, W. Z. (2006) Alleles of *afd1* dissect REC8 functions during meiotic prophase I // *J. Cell Sci.* 119: 3306–3315.

34. Li, J.; Harper, L. C.; Golubovskaya, I.; Wang, C. R.; Weber, D.; Meeley, R. B.; McElver, J.; Bowen, B.; Cande, W. Z.; Schnable, P. S. (2007) Functional analysis of maize RAD51 in meiosis and DSBs repair. *Genetics* 176: 1469–1482.

35. Gustafsson, M. G. L.; Shao, L.; Carton, P. M.; Wang, C. J. L.; Golubovskaya, I. N.; Cande, W. Z.; Agard, D.; Sedat, J. (2008) Three-dimensional resolution doubling in wide-field



fluorescence microscopy by structural illumination. *Biophysical Journal* 94: 4957–4970.

36. Cande, W. Z.; Golubovskaya, I.; Wang, C. J. R.; Harper, L. (2009) Meiotic genes and meiosis in maize. In: Bennetzen, J.; Hake, S. (eds) *The Maize Handbook*, New York, Springer: 375 – 392.

37. Ronceret, A.; Doutriaux, M.-P.; Golubovskaya, I. N.; Pawlowski, W. P. (2009) PHS1 regulates meiotic recombination and homologous chromosome pairing by controlling the transport of RAD51 to the nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106: 20121–20126.

38. Wang, C.-J. R.; Carlton, P. M.; Golubovskaya, I. N.; Cande, W. Z. (2009) Interlock formation and coiling of meiotic chromosome axes during synapsis. *Genetics* 183: 915–915.

39. Pawlowski, W.; Wang, R.; Golubovskaya, I.; Szymaniak, J.; Shi, L.; Hamant, O.; Zhu, T.; Harper, L.; Sheridan, W.; Cande, Z. (2009) Maize AME1-OTIC1 is essential for multiple early meiotic processes and likely required for the initiation of meiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106 (9): 3603–3608.

40. Golubovskaya, I. N.; Wang, R.; Timofejeva, L.; Cande, W. Z. (2011) Maize meiotic mutants

with improper or nonhomologous synapsis due to problems in pairing or synaptonemal complex formation. *Journal of Experimental Botany* 62 (5): 1533–1544.

41. Wang, C.-J. R.; Nan, G.-L.; Kelliher, T.; Timofejeva, L.; Vernoud, V.; Golubovskaya, I. N.; Harper, L.; Egger, R.; Walbot, V.; Cande, W. Z. (2012). Maize multiple archesporial cells 1 (*mac1*), an ortholog of rice TDL1A, modulates cell proliferation and identity in early anther development. *Development* 139: 2594–2603.

42. Timofejeva, L.; Skibbe, D. S.; Lee, S.; Golubovskaya, I.; Wang, R.; Harper, L.; Walbot, V.; Cande, W. Z. (2013) Cytological characterization and allelism testing of anther developmental mutants identified in a screen maize sterile lines. *3 G Genes/Genome/Genetics* 3: 231–249.

43. Ronceret, A.; Golubovskaya, I.; Ku, J. C.; Lee, D. H.; Timofejeva, L.; Angoa, A. K. G.; Kao, Y. H.; Kleming, K.; Williams-Carrier, R.; Meeley, R.; Barkan, A. (2018). The dynamic association of SPO11-1 with conformational changes of meiotic axial elements in maize. *bioRxiv*, 489278. [V](#)

References/Литература

Bogdanov Y. F. (2014) Talented researcher of the genetic control of meiosis (Talantliviy issledovatel geneticheskogo kontrolya meyoza). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 18(2): 228–234. [in Russian] (Богданов Ю. Ф. Талантливый исследователь генетического контроля мейоза. К 75-летию И. Н. Голубовской // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 18. № 2. С. 228–234).

Cande W. Z., Freeling M. (2011) Inna Golubovskaya: the life of a geneticist studying meiosis. *Genetics*, 188(3): 491–498.

Franklin A. E., Golubovskaya I. N., Bass H. W., Cande W. Z. (2003) Improper chromosome synapsis is associated with elongated RAD51 structures in the maize desynaptic2 mutant. *Chromosoma*, 112: 17–25.

Golubovskaya I. N. (1975) Genetic control of chromosomes behavior in meiosis (Geneticheskiy kontrol povedeniya khromosom v meyoze) In: V. V. Khvostova & Y. F. Bogdanov (eds) *Cytology and Genetic of Meiosis (Tsitologiya i genetika meyoza)*, Moscow: Nauka, 312–343 [in Russian] (Голубовская И. Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе // Цитология и генетика мейоза. Ред. В. В. Хвостова, Ю. Ф. Богданов. М.: Наука. 1975. С. 312–343).

Golubovskaya I. N. (1979) Genetic control of meiosis. *Int. Rev. Cytol.* 58: 247–290.

Golubovskaya I. N. (1997) Meiosis and genes (Meyoz i geny). *Priroda – Nature*, 10: 64–72 [in Russian] (Голубовская И. Н.

Мейоз и гены // Природа. 1997. № 10. С. 64–72).

Golubovskaya I. N. (2018) Little daughters and mommies. Divided by the war, reunited by the victory (Dochki-materi. Razvedennyye voynoy i vossoyedinennyye Pobedoy). In: A. Hodos & M. Zolotarevskaya (eds) *Images of Life (Obrazy zhizni): A literary miscellany*, San Francisco, 117–129 [in Russian] (Голубовская И. Н. Дочки-матери. Разведенные войной и воссоединенные Победой. История моей мамы Татьяны Кузьминичны Ковалевой (Гришиной) // Образы жизни. Литературный альманах. 2017–2018. Ред. Алла Ходос и Марина Золотаревская. Сан-Франциско, 2018. С. 117–129).

Golubovskaya I. N., Avalkina N. A. (1994) Protocol for preparing maize macrospore mother cells for the study of female meiosis and embryo-sac development. In: M. Freeling and V. Walbot (eds) *The Maize Handbook*, Springer-Verlag, NY, 450–454.

Golubovskaya I. N., Avalkina N. A., Sheridan W. F. (1992) Effects of several meiotic on female meiosis of maize. *Dev. Gen.*, 13: 411–424.

Golubovskaya I. N., Avalkina N. A., Sheridan W. F. (1997) New insight into the role of the maize *ameiotic 1* locus. *Genetics*, 147: 1339–1350.

Golubovskaya I. N., Grebennikova Z. K., Avalkina N. A., Sheridan W. F. (1993) The role of *ameiotic 1* gene in the initiation of meiosis and subsequent meiotic events in maize. *Genetics*, 135: 1151–1166.

Golubovskaya I. N., Mashnenkov A. S. (1981) Genetic control of chromosome segregation during the first meiotic division. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, 55: 78–81.



- Golubovskaya I. N., Sheridan W. F., Harper L. C., Cande W. Z. (2003) Novel meiotic mutants of maize identified from Mu transposon and EMS mutant screens. *Maize Genetics Coop. Newsletter*, 77: 10–12.
- Golubovskaya I. N., Wang R., Timofejeva L., Cande W. Z. (2011) Maize meiotic mutants with improper or nonhomologous synapsis due to problems in pairing or synaptonemal complex formation. *Journal of Experimental Botany*, 62(5): 1533–1544.
- Grebennikova Z. K., Golubovskaya I. N. (1991) A block of both chromosome synapsis and meiosis in pral mei-mutant of maize. *Cytology*, 33(6): 20–26 [in Russian] (Гребенникова З. К., Голубовская И. Н. 1991. Блок синипсиса хромосом и мейоза у пра1 мейотического мутанта кукурузы // Цитология. 1991. Т. 33. С. 20–26).
- Mercier R., Grelon M. (2008) Meiosis in plants: ten years of gene discovery. *Cytogenet. Genome Res.*, 120 (3–4): 281–290.
- Pawlowski W. P., Golubovskaya I. N., Cande W. Z. (2003) Altered nuclear distribution of recombination protein RAD51 in maize mutants suggests the involvement of RAD51 in meiotic homology recognition. *The Plant Cell*, 15: 1807–1816.
- Pawlowski W., Wang R., Golubovskaya I., Szymaniak J., Shi L., Hamant O., Zhu T., Harper L., Sheridan W., Cande Z. (2009) Maize AME10TIC1 is essential for multiple early meiotic processes and likely required for the initiation of meiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106 (9): 3603–3608.
- Ronceret A., Doutriaux M.P., Golubovskaya I. N., Pawlowski W. P. (2009) PHS1 regulates meiotic recombination and homologous chromosome pairing by controlling the transport of RAD51 to the nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 20121–20126.
- Sheridan W. F., Avalkina N. A., Shamrov I. I., Batygina T. B., Golubovskaya I. N. (1996) The *mac1* gene controlling the commitment to the meiotic pathway in maize. *Genetics*, 142:1009–1020.
- Sheridan W. F., Golubeva E. A., Abramova L. I., Golubovskaya I. N. (1999) The *mac1* mutation alters the developmental fate of the hypodermal cell and their cellular progeny in the maize anther. *Genetics*, 158: 933–941.
- Simanovsky S. A., Bogdanov Y. F. (2018). Genetic Control of Meiosis in Plants. *Russian Journal of Genetics*, 54 (4): 389–402.
- Sosnikhina S. P., Mikhailova E. I., Tikhoniz O. A., Priyatkina S. N., Smirnov V. G., Dadashev S. Y., Kolomiets O. L., Bogdanov Y. F. (2005). Meiotic mutations in rye *Secale cereale* L. *Cytogenetic and Genome Research*, 109 (1–3): 215–220.
- Wang C.-J. R., Carlton P. M., Golubovskaya I. N., Cande W. Z. (2009) Interlock formation and coiling of meiotic chromosome axes during synapsis. *Genetics*, 183: 915–915.
- Wang C.-J. R., Nan G.-L., Kelliher T., Timofejeva L., Vernoud V., Golubovskaya I. N., Harper L., Egger R., Walbot V., Cande W. Z. (2012) Maize multiple archesporial cells 1 (*mac1*), an ortholog of rice TDL1A, modulates cell proliferation and identity in early anther development. *Development*, 139: 2594–2603.
- Zakharov I. A. (2003) In memoriam of the teacher. On the 100-year anniversary of Vasilii Sergeevich Fedorov (Pamyati uchite-lya. K 100-letiyu Vasiliya Sergeevich Fedorova). *Informatsionnyi vestnik VOGiS – VOGiS Information Bulletin* 7 (24–25): 5 [in Russian] (Захаров И. А. Памяти учителя. К 100-летию Василия Сергеевича Федорова // Информационный вестник ВОГиС. 2003. Т. 7. № 24–25. С. 5.

ПРОЗРАЧНОСТЬ ФИНАНСОВОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ: авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ ОТСУТСТВУЕТ.

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Родионов А. В.
Инна Никитична Голубовская: Жизнь «в Мире» и в Науке
(к 80-летию со дня рождения).
VAVILOVIA. 2019; 2(1): 63–72.
DOI: 10.30901/2658-3860-2019-1-63-72

HOW TO CITE THIS ARTICLE: Rodionov A. V.
INNA N. Golubovskaya: Life 'in the World' and in Science
(celebrating the 80th birthday).
VAVILOVIA. 2019; 2(1): 63–72.
DOI: 10.30901/2658-3860-2019-1-63-72