

УДК 575.1/2: 576.162 (092)

ТАЛАНТЛИВЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ МЕЙОЗА. К 75-ЛЕТИЮ И.Н. ГОЛУБОВСКОЙ

© 2014 г. Ю.Ф. Богданов

ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия,
e-mail: yubogdanov@vigg.ru

Поступила в редакцию 21 февраля 2014 г. Принята к публикации 21 марта 2014 г.



19 января 2014 г. исполнилось 75 лет со дня рождения Инны Никитичны Голубовской, доктора биологических наук, действительного члена Российской академии естественных наук (РАЕН), талантливого российского цитогенетика, имеющего широкое международное признание как выдающегося исследователя генетики и цитогенетики процесса мейоза у растений.

Выпускница Ленинградского государственного университета, научный сотрудник Института цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск, 1963–1986 гг.) и руководитель коллектива во Всесоюзном научно-исследовательском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова в Ленинграде (Санкт-Петербурге) (1986–1998 гг.), Инна Никитична провела око-

ло двух десятилетий своей исследовательской деятельности в США в двух лабораториях: в Университете Северной Дакоты и Калифорнийском университете Беркли. В 2011 г. в журнале «Genetics» американские коллеги И.Н. Голубовской опубликовали статью: «Inna Golubovskaya: The life of a geneticist studying meiosis» (Cande, Freeling, 2011). Статья начиналась словами о том, что у кукурузы, генетика которой великолепно изучена, включая скрининг мужской стерильности, открыто более 50 мутаций, относящихся к 35 генам, которые влияют на ключевые события в профазе мейоза: спаривание, синапсис и рекомбинацию гомологичных хромосом в мейозе. Большинство из этих мутаций и генов открыты И. Голубовской в ходе ее замечательной карьеры цитогенетика. Помимо предпринятого ею общего цитологического исследования для классификации мутантных фенотипов, Голубовская сосредоточила усилия на изучении нескольких ключевых регуляторных мутаций ... Эта фраза, как и сам факт «бенефисной» статьи в «Genetics» – авторитетнейшем журнале Генетического общества Америки – свидетельство выдающейся роли исследований Инны Никитичны Голубовской в мировой литературе о генетических механизмах мейоза и цитологическом проявлении действия этих генов.

Генетикой и цитогенетикой мейоза у кукурузы Инна Никитична занялась через несколько лет после окончания кафедры генетики и селекции Ленинградского государственного университета (1963 г.). На этой кафедре, руко-

водимой тогда профессором М.Е. Лобашёвым, она и ее сокурсник М.Д. Голубовский, ставший ее мужем, получили прекрасное генетическое образование для тех лет лысенковского господства в биологии. Методы генетического анализа и генетику растений они изучали у высококвалифицированного генетика и педагога профессора В.С. Федорова. О нем хранят добрую память выпускники ЛГУ 1950–1960-х гг.

После выполнения дипломных работ под руководством В.С. Федорова, Инна и Михаил Голубовские уехали в Новосибирск, где в Академгородке разворачивал работу молодой Институт цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР.

Увлечение И.Н. Голубовской малоизвестной для советских генетиков 1960–1970-х годов, но абсолютно фундаментальной проблемой мейоза («генетикой генетического процесса», каким является мейоз) началось в конце 1960-х годов, когда Инна Никитична работала в лаборатории цитогенетики растений ИЦиГ СО РАН, руководимой замечательным генетиком «довоенной» школы профессором Верой Вениаминовной Хвостовой. Исследуя мейоз у пшенично-пырейных амфидиплоидов, что было темой ее кандидатской диссертации (Голубовская, 1970), и, знакомясь с мировой литературой, Инна Никитична убедилась, что фундаментальные генетические процессы – рекомбинация, репарация и возникновение мутаций и их судьба – связаны с мейозом. Этот вывод послужил для зарубежных генетиков, а в СССР для И.Н. Голубовской, «идейной и методической основой целевого поиска мейотических мутантов» (слова И.Н. Голубовской). Но у И.Н. Голубовской были и другие аргументы. Она обладает даром четко улавливать и весомо выражать существенные явления и их следствия. В 1983 г. она писала в автореферате своей докторской диссертации: «Необходимость прямого изучения генетики мейоза неотвратимо следовала из другой линии исследований, а именно из работ в области цитогенетики амфидиплоидов отдаленных гибридов подтрибы *Triticinae*» (Голубовская, 1983).

Еще во время работы над кандидатской диссертацией Голубовская убедилась в эффективности генетической стратегии в деле изучения мейоза. К тому времени генетики, работавшие

с дрозифилой, кукурузой, горохом, томатом, грибами *Coprinus* и *Podospora*, открыли у каждого объекта по несколько мутаций мей-генов, и И.Н. Голубовской стало ясно, что описание того, как изменяется мейоз в результате этих мутаций, может позволить «препарировать» его генетически, разделить его на этапы. Основы такой стратегии Инна Никитична изложила в своем первом обзоре проблем мейоза «Генетический контроль поведения хромосом в мейозе» в коллективной монографии, опубликованной советскими цитологами и генетиками (Голубовская, 1975), и затем усилила эту концепцию в обзоре, опубликованном в «*International Review of Cytology*» (Golubovskaya, 1979).

В 1970-х годах И.Н. Голубовская приступила к работе над собственным проектом: начала насыщать геном кукурузы химически индуцированными мутациями, влияющими на ход мейоза. Голубовская выбрала кукурузу среди всех цветковых растений, так как кукуруза была генетически наиболее изученным объектом. Заведующая лабораторией В.В. Хвостова волновалась: удастся ли молодому генетику индуцировать и сохранить мутации, которые не затрагивали бы аппарат митоза, позволили бы растениям сформироваться, заложить колосья и затронуть только мейоз в пыльниках и завязях? Она просила директора ИЦиГ Дмитрия Константиновича Беляева создать благоприятные условия для проведения этой работы, и эти условия были созданы. Голубовская проводила работу на поле в Краснодарском крае. Вспоминая о начальном периоде этой работы, Инна Никитична писала в частном письме: «В Краснодаре я работала с благословения и при полной поддержке Михаила Ивановича Хаджинова на базе КНИИСХ (Краснодарский НИИ сельского хозяйства). Более 50 семей кукурузы, расщепляющихся по мужской стерильности и накопившихся в отделе кукурузы от опытов с химическими супермутагенами И.А. Раппопорта, послужили источником 13 мейотических мутантов, которые я описала в 1970-х».

Некоторые мутации напоминали таковые, описанные Бидлом в 1930-е годы (Beadle, 1932). Поэтому в 1976 г. Голубовская попросила Сток-центр Генетической кооперации кукурузы в США прислать ей семена референтных аллелей 6 доступных мутаций мей-генов и немедленно

начала тестирование изолированных ею мутаций на аллелизм, картирование генов и создала все возможные комбинации аллелей на известном генетическом фоне. Один из выделенных ею мутантов оказался аллелем гена *polymitotic* (Beadle, 1929), другой, *pral*, – аллелем мутации *ameiotic1* (Golubovskaya *et al.*, 1997), который блокирует инициацию мейоза. У гомозигот по мутации *aml*, открытой Бидлом, спорогенные клетки заканчивают предмейотические митозы, но в мейоз не вступают. Аллель *aml-pral*, открытый Голубовской, отличался тем, что при его наличии мейоз начинается, но на стадии лептотены–зиготены блокируется. Абсолютно новой и уникальной оказалась мутация *afd1* (*absence of first division*). У гомозигот по этой мутации в клетках, вступивших в профазу I мейоза, сестринские хроматиды расходятся во время анафазы I эквационно, как в митозе, вместо редукционного расхождения гомологичных хромосом (Голубовская, Машенков, 1975). Затем Голубовская совместно с Н.Б. Христоролюбовой изучила проявление этого и других генов мейоза на ультраструктурном уровне (Golubovskaya, Khristolubova, 1985). Позднее, в 2000-е годы, Голубовская сумела существенно обновить описание этого гена и опубликовала фундаментальное описание его функции (Golubovskaya *et al.*, 2006). В статьях, опубликованных в 1970–1980-е гг., И.Н. Голубовская шаг за шагом создала серию двойных мутантов, установила эпистатические взаимоотношения нескольких ключевых генов мейоза и вместе с соавторами описала свою оригинальную коллекцию мутаций генов мейоза у кукурузы (Голубовская, Машенков, 1977; Голубовская, Ситникова, 1980; Голубовская и др., 1980; Голубовская, Урбах, 1981; Шамина и др., 1981; Голубовская, 1988). Используя серию из 17 транслокаций между В-хромосомами и хромосомами основного набора в качестве маркеров для поиска сцепления и проявив высокую культуру генетического анализа, Инна Никитична локализовала мутацию *afd* в хромосоме 6L, а другую мейотическую мутацию – *ms28* – в хромосоме 1S (Голубовская, 1987).

Эти исследования И.Н. Голубовской развивались параллельно с началом интенсивного исследования генов мейоза у делящихся и почкующихся дрожжей *Schizosaccharomyces pombe*

и *Sacharomyces cerevisiae* в США, Израиле, Японии и Европе. Однако в своем обзоре Голубовская первая в мировой литературе изложила концепцию анализа генетического контроля мейоза (Golubovskaya, 1979). Для этого она использовала собственный экспериментальный материал и сравнение его с достижениями мировой науки в этой области. Проведенный ею анализ показал, что сходство основных цитологических явлений, происходящих в мейозе у самых разных организмов, сопровождается сходством фенотипического проявления мутаций мей-генов и можно построить универсальную картину генетического контроля мейоза как процесса, весьма консервативного для эукариот: от одноклеточных водорослей и грибов до высших растений и человека. Исходя из общего положения о важности определения места и времени действия каждого гена, Голубовская разделила совокупность всех известных генов на три категории: 1) гены, контролирующие блоки (начало каскадов) событий, такие как инициация мейоза, спаривание и синнапис хромосом, рекомбинации и т. д.; 2) гены, контролирующие «элементарные» явления, например элонгацию синнаписа или десинапис хромосом и 3) гены, оказывающие действие на поведение отдельных хромосом; половую специфику мужского и женского мейоза или его специфику у разных объектов (Golubovskaya, 1979). Эту концепцию она проверила и подтвердила экспериментально на мейозе у кукурузы и включила в свою докторскую диссертацию, которую защитила в 1983 г. в ИЦиГ СО АН СССР. Еще до защиты диссертации ее доклад на секции 14-го Генетического конгресса в Москве в 1978 г. получил высокую оценку ведущего американского генетика кукурузы Эдварда Кои (E. Coe). Он включил И.Н. Голубовскую в список адресатов для рассылки информационного бюллетеня «The Maize Genetics Cooperation Newsletters». Профессор Кои начал снабжать Голубовскую генетической литературой, его поддержка сыграла важную роль в последующее десятилетие ее научной карьеры.

В результате этого этапа исследований генетики мейоза у кукурузы к концу 1980-х годов достижения И.Н. Голубовской заслужили международное признание. Свидетельством этого стала публикация ее генетической концепции мейоза в «Advances of Genetics» (Golubovskaya, 1989).

Позднее зарубежные биографы И.Н. Голубовской, З. Канди и М. Фриллинг, квалифицировали ее как ученого, получившего в мировом сообществе генетиков репутацию «лучшего генетика кукурузы в СССР» 1980-х годов. В период бурного развития молекулярной и клеточной биологии, а в генетике – изучения прокариот и одноклеточных эукариот, работы Голубовской привлекли внимание генетиков к мейозу у цветковых растений. По мнению американских ученых, ставших ее коллегами в 1990-е годы, работы Голубовской «оживили цитогенетику кукурузы во всем мире» (Cande, Freeling, 2011).

В 1986 г. Голубовская вернулась из Новосибирска в родной Ленинград и возглавила исследовательскую группу во Всесоюзном НИИ растениеводства (ВНИИР). Вокруг нее сложилась группа исследователей: Н.А. Авалкина, И.И. Абрамова, Е.А. Голубева, З.К. Гребенникова, Л.П. Тимофеева (г. Таллин) и другие, овладевшие методами исследования цитологии мейоза в мегаспорах и новыми методами анализа синаптонемных комплексов в пыльниках. Группа Голубовской включила в круг своих научных интересов изучение действия генов в женском мейозе в семяпочках у кукурузы, исследование которого намного сложнее, чем мужского мейоза в пыльниках.

Перестройка и бедственное положение науки в России в 1990-е годы вынудили Голубовскую воспользоваться возможностью продолжения ее исследований в США. Доктор В.Ф. Шеридан пригласил группу советских генетиков участвовать в 33-й Ежегодной конференции в США по генетике кукурузы, а в 1992 г. – в Рабочем двустороннем совещании генетиков кукурузы США и России, и Голубовская впервые посетила Америку. Шеридан включил Голубовскую в свой проект. Сотрудничество с Шериданом в описании результатов изучения действия мутантных генов на женский мейоз у кукурузы привело к публикации статей в ведущих международных и американских генетических журналах (Golubovskaya *et al.*, 1992, 1993). С 1993 г. по 1998 г. Инна Никитична ежегодно приезжала в лабораторию Шеридана на 3–6 месяцев и регулярно вызывала на работу в США своих петербургских и таллинских коллег.

В 1990-е годы быстрыми темпами развивались исследования генетики мейоза у дрожжей.

Это происходило в США, Японии и Европе. К 1995 г. было открыто более 300 генов мейоза у *S. cerevisiae*. Работая в Новосибирске и в Ленинграде, Голубовская могла получать лишь одно, иногда два поколения растений в год, используя поле в субтропиках, в Адлере. В США она организовала полевую работу не только на севере и теплом юге страны, но и в тропиках, на Гавайских островах, и получала три поколения растений в год.

Благодаря хорошим условиям для научной работы в США Голубовская смогла легко использовать современные методы инсерционного мутагенеза с помощью *Mu*-транспозонов, изоляции и молекулярного анализа генов. За 6 лет работы в лаборатории Шеридана Голубовская изолировала 14 мутаций новых генов и аллелей ранее известных генов. Большинство из этих мутаций затрагивало процессы мейотического спаривания и синапсиса хромосом (Golubovskaya *et al.*, 2003). Инна Никитична нашла новые аллели «классического» гена *ameiotic1* и новые гены и их аллели *mac1* и *psh1*. Ею совместно с коллегами было установлено, что ген *Mac1* является регулятором дифференциации тканей клеток и в пыльнике, и в завязи, но не принимает участия в контроле самого мейоза. Рецессивная мутация *mac1* снимает ограничение на дифференцировку только одной материнской мегаспоры. В пыльниках гомозигот *mac1/mac1* исчезает слой клеток тапетума и появляются дополнительные материнские клетки пыльцы, а в семяпочке – множественные археспориальные клетки, которые становятся затем множественными мегаспорами. В этом исследовании Голубовская была главным разработчиком и теоретиком исследования и привлекла к исследованию своих коллег из Петербурга (Sheridan *et al.*, 1996, 1999). Изоляция и описание мейотических фенотипов гена *psh1* и новых аллелей *am485* и *am489*, сделанные Голубовской, позволили позднее молодому сотруднику Шеридана В. Павловскому, при участии Голубовской, выполнить молекулярный анализ этих генов (Pawlowski *et al.*, 2004, 2009). Работа в лаборатории Шеридана позволила Голубовской накопить ресурсы, необходимые для поддержания и размножения ее оригинальной коллекции мутантов, индуцированных с помощью химического мутагенеза, а также обновить

свой методический арсенал и освоиться с американским стилем науки.

В 1999 г. Инна Никитична была приглашена на работу в лабораторию клеточной и молекулярной биологии Калифорнийского университета в Беркли. Руководитель лаборатории в Беркли профессор В.З. Канди организовал программу исследования трехмерной организации хромосомного аппарата мейоза у кукурузы. Инна Никитична предоставила свои мутанты и курировала исследования трехмерных картин цитоскелета, организации и поведения пахитенных хромосом и другие работы. С помощью *in situ*-гибридизации ДНК иммуноцитохимии белков и новой микроскопической техники (конфокального и деконволюционного микроскопов) она повторно изучила цитологическое проявление открытой ею в Краснодаре мутации *plural abnormalities of meiosis 1 (pam1)* (Голубовская, Машенков, 1977) и установила, что первичной аномалией, которую вызывает эта мутация, является нарушение группировки теломер на внутренней оболочке ядра в ранней профазе I мейоза и формирования зиготенного букета хромосом (Golubovskaya *et al.*, 2002). С развитием в 1990-е годы молекулярной биологии мейоза эти исследования привлекли внимание цитогенетиков к необходимости изучения молекулярных механизмов формирования «букета» как этапа инициации синапсиса всех хромосом. И.Н. Голубовская стала главным экспертом по проблемам цитологии мейоза и фенотипического проявления мейотических генов в методически хорошо оснащенной лаборатории Канди, под ее контролем сотрудники лаборатории клонировали несколько мейотических генов кукурузы: *afd1*, *am1*, *psh1*, *sgo1*. Было установлено, что мутация *afd1* приводит к потере способности хромосом сохранять когезию сестринских хроматид на протяжении профазы I мейоза и проходить эту стадию, а также «инсталлировать» на синаптонемных комплексах фокусы белка Rad51 – одного из ключевых ферментов репарации и рекомбинации ДНК. Белок Afd1 оказался α -клеисинном – компонентом специфически мейотического варианта когезинового комплекса хромосом, необходимого для формирования латеральных элементов синаптонемного комплекса, помимо того что он предохраняет сестринские хрома-

тиды от разъединения в MI (Golubovskaya *et al.*, 2006). Эти находки объяснили эпистаз гена *Afd1* по отношению к остальным генам мейоза, кроме более ранних (по времени действия) генов *Mac1* и *Am1*.

Еще в Петербурге в 1980-х годах, а затем в лаборатории Шеридана Голубовская установила, что множественные мутантные аллели раннего гена *am1* действуют ступенчато. Аллель *am1-1* в пыльниках вызывает вступление клеток в дополнительный митоз вместо мейоза, а в завязи, кроме такого же действия, может «пропускать» клетки в премейотическую интерфазу, но блокирует ее развитие. Аллель *am1-pra1* «пропускает» спорогенные клетки в профазу I, но блокирует переход из лептотены в зиготену, а иногда далее в пахитену (Голубовская и др., 1992; Golubovskaya *et al.*, 1993, 1997). Исследование серии из 5 аллелей этого гена, изолированных Голубовской и клонированных в лаборатории Канди, выявило наличие двух функционально важных доменов в белке-продукте гена *am1*. Первый, N-концевой, домен необходим для вступления клеток в профазу I и дефектен у аллелей *am1-1* и *am1-2*. Второй домен необходим для перехода клеток из лептотены в пахитену и он дефектен у мутантов *am1-pra1*. Ген *Am1* оказался новым геном для однодольных растений, но сходным по действию с геном *Switch1* двудольного растения *Arabidopsis thaliana* (Pawlowski *et al.*, 2009).

Инна Никитична как генетик и цитолог мейоза, овладевшая молекулярной цитогенетикой – исследованием хромосом с помощью FISH и флюоресцентной иммуноцитохимии белков – участвовала в 1999–2011 гг. в большинстве работ лаборатории профессора Канди, в которых другие участники исследовали белки-продукты мейотических генов у кукурузы (Pawlowski *et al.*, 2003, 2004; Hamant *et al.*, 2005), а также гены цитоскелета и веретена клеточного деления. В 2011 г. в лаборатории шло клонирование нового мутантного гена *mtm00-10*, найденного Голубовской. Этот ген блокирует спаривание гомологичных хромосом и приводит к биполярной ориентации унивалентных хромосом в метафазе I. Это еще незаконченное исследование, безусловно, приведет к очередному обогащению молекулярной цитогенетики мейоза.

Целенаправленное исследование комплекса генов мейоза у кукурузы было начато И.Н. Голубовской задолго до появления больших международных проектов по исследованию мей-генов у крестоцветного растения *A. thaliana* и нематоды *C. elegans* и, несмотря на несравненно большую трудность исследования генов у кукурузы, чем у быстро размножающихся объектов, принесло выдающиеся результаты и существенно обогатило знания о генетическом контроле мейоза – консервативной составной части универсального процесса полового размножения всех эукариот и ключевого звена всей наследственности. Стратегически продуманные и методически совершенные исследования И.Н. Голубовской сыграли в этих исследованиях выдающуюся роль.

Инна Никитична Голубовская вошла в мировую элиту исследователей генетики мейоза, благодаря своим деловым и человеческим качествам, прекрасно «вписалась» в международное сообщество исследователей в этой области и подружилась со многими коллегами. Работоспособность и трудолюбие Инны Никитичны восхищали не только российских коллег, но и прагматичных и трудолюбивых американцев. В ходе регулярных международных конференций, специализированных на изучении мейоза – Гордоновских конференций в США и европейских конференций, организованных ЕМВО, я неоднократно слышал от профессоров Била Шеридана, Зака Канди, Денис Зиклер (Франция), Питера Моенса (Канада), Япа Сибенги и Ганса дейонга (Нидерланды), Нила Джонса и Глина Дженкинса (Великобритания) и других генетиков слова искреннего восхищения Инной Никитичной, ее умом, знаниями, навыками работы, неутомимостью и влюбленностью в свою работу, – слова, которые я полностью разделяю, зная Инну Никитичну более 40 лет и получая у нее «мастер-классы» работы и в поле, и за рабочим столом.

Инна Никитична закончила постоянную работу в лаборатории в 2012 г., посвятила себя семье и воспитанию внуков, но, живя неподалеку от Беркли, осталась на связи с лабораторией в Беркли, сказав, что всегда готова к решению интересных вопросов, связанных с мейозом, в который влюбилась, когда лишь познакомилась с ним в далекие годы в Новосибирске. Здоровья и радостей ей на этом пути!

ЛИТЕРАТУРА

- Голубовская И.Н. Цитогенетическое исследование неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов ($2n = 56$): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1970. 39 с.
- Голубовская И.Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе // Цитология и генетика мейоза / Под ред. и с предисл. В.В. Хвостовой, Ю.Ф. Богданова. М.: Наука, 1975. С. 312–343.
- Голубовская И.Н. Генетический контроль мейоза: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1983. 32 с.
- Голубовская И.Н. Картирование двух мей-генов кукурузы с помощью А-В транслокационных линий // Генетика. 1987. Т. 23. С. 698–706.
- Голубовская И.Н. Двойные мейотические мутанты кукурузы и генетический контроль мейоза // Генетика. 1988. Т. 24. С. 1649–1657.
- Голубовская И.Н., Гребенникова З.К., Авалкина Н.А. Новый аллель мей-гена *ameiotic 1* (*am1*) у кукурузы и проблема генного контроля инициации мейоза у высших растений // Генетика. 1992. Т. 28. № 3. С. 137–146.
- Голубовская И.Н., Машненко А.С. Генетический контроль мейоза I. Мейотическая мутация *Zea mays L. afd*, вызывающая отсутствие первого деления мейоза // Генетика. 1975. Т. 11. С. 810–816.
- Голубовская И.Н., Машненко А.С. Множественные нарушения мейоза у кукурузы, вызванные одной рецессивной мутацией *patA344* // Генетика. 1977. Т. 19. № 11. С. 1910–1921.
- Голубовская И.Н., Сафронова В.Т., Христолюбова Н.Б. Последовательное включение мейотических генов кукурузы в процессе мейоза // Докл. АН СССР. 1980. Т. 250. № 2. С. 458–460.
- Голубовская И.Н., Ситникова Д.В. Три мейотические мутации кукурузы, нарушающие расхождение хромосом в первом делении мейоза // Генетика. 1980. Т. 16. № 4. С. 656–666.
- Голубовская И.Н., Урбах В.Г. Изучение аллелизма мейотических мутантов с фенотипически сходными нарушениями мейоза // Генетика. 1981. Т. 17. № 11. С. 1975–1984.
- Шамина Н.В., Голубовская И.Н., Груздев А.Д. Морфологические нарушения веретена у некоторых мейотических мутантов кукурузы // Цитология. 1981. Т. 23. № 3. С. 275–283.
- Beadle G.W. A gene for supernumerary mitosis during spore development in *Zea mays* // Science. 1929. V. 50. P. 406–407.
- Beadle G.W. Genes in maize for pollen sterility // Genetics. 1932. V. 17. P. 413–431.
- Cande W.Z., Freeling M. Inna Golubovskaya: The life of a geneticist studying meiosis // Genetics. 2011. V. 188. P. 491–498.
- Golubovskaya I.N. Genetic control of meiosis // Int. Rev. Cytol. 1979. V. 58. P. 247–290.
- Golubovskaya I.N. Meiosis in maize: *mei*-genes and conception of genetic control of meiosis // Adv. Genet. 1989. V. 26. P. 149–192.
- Golubovskaya I.N., Avalkina N.A., Sheridan W.F. Effect of several meiotic mutations on female meiosis in maize // Develop. Genet. 1992. V. 13. P. 411–424.

- Golubovskaya I.N., Avalkina N.A., Sheridan W.F. New insight into the role of the maize *ameiotic 1* locus // *Genetics*. 1997. V. 147. P. 1339–1350.
- Golubovskaya I.N., Grebennikova Z.K., Avalkina N.A., Sheridan W.F. The role of *ameiotic 1* gene in the initiation of meiosis and subsequent meiotic events in maize // *Genetics*. 1993. V. 135. P. 1151–1166.
- Golubovskaya I.N., Hammer O., Timofeeva L.P., Wang Ch-J. R., Braun D., Meeley R., Cande W.Z. Alleles of *afd1* dissect REC8 functions during meiotic prophase I // *J. Cell Sci.* 2006. V. 119. P. 3306–3315.
- Golubovskaya I.N., Khristolubova N.B. Maize meiosis and maize genes // *Plant Genetics* / Ed. M. Freeling. N.Y.: Allan R. Liss, 1985. P. 723–738.
- Golubovskaya I.N., Sheridan W.F., Harper I.C., Pawlowski W.P., Schichnes D., Cande W.Z. The *pam1* gene is required for meiotic bouquet formation and efficient homologous synapsis in maize (*Zea mays* L.) // *Genetics*. 2002. V. 162. P. 1979–1993.
- Golubovskaya I.N., Sheridan W.F., Harper I.C., Cande W.Z. Novel meiotic mutants of maize identified from *Mu* transposons and EMS mutant screens // *Maize Genet. Coop. Newsl.* 2003. V. 77. P. 10–33.
- Hamant O.I., Golubovskaya I.N., Meeley R., Fume E., Timofeeva L. *et al.* A REC8-dependent plant Shugoshin is required for maintenance of centromeric cohesion during meiosis and has no mitotic function // *Cur. Biol.* 2005. V. 15. P. 948–954.
- Pawlowski W.P., Golubovskaya I.N., Cande W.Z. Altered nuclear distribution of recombination protein RAD51 in maize mutants suggests the involvement of RAD51 in meiotic homology recognition // *Plant Cell*. 2003. V. 15. P. 1807–1816.
- Pawlowski W.P., Golubovskaya I.N., Timofeeva L., Meeley R.B., Sheridan W.F. Coordination of meiotic recombination, pairing, and synapsis by PHS1 // *Science*. 2004. V. 303. P. 89–92.
- Pawlowski W.P., Wang C.R., Golubovskaya I.N., Szymaniak J.M., Shi L. *et al.* Maize AMEIOTIC is essential for multiple early meiotic process and likely requires for the initiation of meiosis // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2009. V. 106. P. 3603–3608.
- Sheridan W.F., Avalkina N.A., Shamrov I.I., Batygina T.B., Golubovskaya I.N. The *mac1* gene controlling the commitment to the meiotic pathway in maize // *Genetics*. 1996. V. 142. P. 1009–1020.
- Sheridan W.F., Golubeva E.A., Abramova L.I., Golubovskaya I.N. The *mac1* mutation alters the developmental fate of the hypodermal cells and their cellular progeny in the maize anther // *Genetics*. 1999. V. 158. P. 933–941.