

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ВЛАДИМИРА АЛЕКСАНДРОВИЧА СТРУННИКОВА

© 2014 г. В.А. Соколов

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт молекулярной и клеточной биологии Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: sokolov@mcb.nsc.ru

Поступила в редакцию 1 августа 2014 г. Принята к публикации 30 октября 2014 г.

15 июля 2014 г. исполнилось 100 лет со дня рождения широко известного в мире, выдающегося советского и российского генетика, кавалера Ордена Славы, Героя Социалистического Труда Владимира Александровича Струнникова.

Он родился 15 июля 1914 г. в Тамбове в семье священника. Относительно даты его рождения обнаружилось нечто мистическое, что приведено из статьи одного из классиков учения о гетерозисе Джорджа Шелла и автора самого этого термина: «*In proof of this intended coverage I will quote from my invitation lecture delivered at Gottingen, Germany, in mid-July, 1914, in which the word “heterosis” was first proposed, and from a paper written at the same period, on “Duplicate genes for capsule form in Bursa bursa-pastoris,” through which latter medium the word “heterosis” came to the attention of other geneticists; the Gottingen lecture was delivered less than three week before the outbreak of World War I, and its publication was delayed for eight years, finally appearing in print in 1922» (Shull, 1948. P. 441).*

Читатель может понять, что термин «гетерозис» и Владимир Александрович родились одновременно! Основные моменты жизни Владимира Александровича прекрасно описаны им в книге «Шелковый путь» (Струнников, 2004). Рискну предположить, что он умышленно дал книге такое название, поскольку его жизненный путь был достаточно тернистым. Возможно, он хотел подчеркнуть, что все главное в его жизни связано с наукой и объектом, которым

занимался со студенческой скамьи и до конца своих дней – тутовым шелкопрядом. Выражаясь современным языком, можно сказать, что он являлся одним из создателей генетической биотехнологии этого важного хозяйственного объекта. В первой половине XX века шелк был стратегическим сырьем – из него изготавливали парашюты. На основе разработанных им методов и при его участии были созданы полтора десятка районированных производственных пород и гибридов. Предложенный им метод массового получения самцов широко используется в шелководстве Узбекистана и Китая, что увеличивает рентабельность на 20 %. Но наиболее значительное научное достижение Владимира Александровича связано с формулировкой гипотезы о компенсационном комплексе генов как генетическом механизме гибридной силы. Именно в этой связи я и услышал о нем как ученом от академика Д.К. Беляева в 1976 г.

В начале 1970-х годов работы по механизмам гетерозиса велись в мире достаточно активно. При этом можно было выделить два аспекта исследований. На генетическом уровне проверялись классические гипотезы Иста, Шелла и Джонса, (East, 1908; Shull, 1912; Jones, 1917) с использованием изозимной техники и, кроме того, у растений были очень популярны физиологические направления исследований в связи с фотосинтезом и общей энергетикой метаболизма (Hageman *et al.*, 1967). Модель, которую использовали в лаборатории гетерозиса ИЦиГ под руководством В.К. Шумного, стабильно и

в разных условиях демонстрировала гетерозисный эффект в F_1 . Эти гибриды получали при скрещивании исходной сортолинейной формы гороха Торсдаг с полученными от него хлорофильными мутантами (Соколов, 1989). 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 хлорофильных мутантов этого сорта. 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 моего доклада на отчетной сессии ИЦиГ СО АН в 1976 г. По скупым замечаниям я понял, что директору Института академику Д.К. Беляеву отчет не понравился, так как он не приветствовал отклонения 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 (Струнников, 1974, 1976). Я не очень серьезно отнесся к этому замечанию, поскольку много исследований, выполнявшихся на растениях за рубежом, шли как раз в направлении поиска физиолого-биохимических маркеров этого явления (Hageman *et al.*, 1967).

Наша первая относительно короткая встреча произошла в зале Президиума ВАСХНИЛ в Харитоньевском переулке в 1982 г. Помню, получив программу совещания по наследственным резервам продукционного процесса у животных, я обратил внимание на доклад В.А. Струнникова по генетическим аспектам гетерозиса и решил рассказать ему о наших работах на горохе. Поскольку ранее я никогда его не встречал, спросил у В.К. Шумного, как он выглядит? Владимир



Константинович попытался описать его, а потом сказал, что он похож на академика Анатолия Ивановича Мальцева, что оказалось в высшей степени точной характеристикой внешности. К сожалению, Владимир Александрович прибыл незадолго до начала своего доклада, и при этой встрече мы с ним переговорили очень кратко. Но, будучи человеком вежливым и внимательным, он через некоторое время прислал мне свою статью из «Вестника сельскохозяйственной науки» (Струнников, 1983). Прежде всего, было приятно почитать очень добрую подпись четким, ровным и отработанным почерком. (Только позже я узнал, что Владимир Александрович значительное время был армейским писарем, и, возможно, здесь кроется исток его каллиграфии.)

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, а иногда и с полным их отсутствием.

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 использовании гетерозиса – отсутствие четких представлений о его генетических механизмах. В 1960-х годах 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 мутация давала 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 это признак путем отбора. Одновременно с этой работой чисто случайно проводили селекцию на комбинационную способность другой генетически такой же линии A_2 , не содержащей полулетальный 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 срав-

нения 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 сравнимой линии (A_2) при $p \geq 0,001$. Анализ родословной линии A_1 показал непрерывный рост жизнеспособности ее гусениц в ряду 9 поколений отбора.

В 1970 году линия A_1 была скрещена с породой шелкопряда, имевшей 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 с изменением генотипической среды при отборе, а не с изменением эффекта гена w . Анализ этих результатов привел Владимира Александровича к формулировке новой гипотезы генетических причин гетерозиса. Он предположил, что у полулетальных мутантов, к которым относилась и рецессивная мутация *white*, выживают только те носители, которые несут гены, компенсирующие негативный эффект поврежденного гена. Длительный отбор на жизнеспособность 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 полулеталью, вызовет вспышку жизнедеятельности, что и приведет к повышенной стойкости и более мощному развитию признаков или, одним словом, к гетерозису» (Струнников, 1983. С. 36). 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 (Наволоцкий, 1989). Здесь хотелось бы 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 компенсационного комплекса генов (Соколов, 1990а, б). 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 опубли.). Дело в том, что в этот момент случился казус – у гороха генетически тестировалось 8 групп сцепления при наличии 7 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 хлорофильных мутантов при скрещивании с исходной формой (Гостимский и др., 1987).

Фотографию в наше сообщение нам прислала дочь Владимира Александровича – Лариса Владимировна, за что мы искренне ей благодарны. Нам думается, что это очень хорошая иллюстрация живого ума замечательного ученого – истинного друга парадоксов.

ЛИТЕРАТУРА

- Гостимский С.А., Хартина Г.А., Багрова А.М. Селекция гороха на высокую комбинационную способность на фоне полуметалльного рецессивного гена хлорофильной недостаточности // Докл. АН СССР. 1987. Т. 294. № 5. С. 1228–1232.
- Gostimskii S.A., Khartina G.A., Bagrova A.M. Breeding of pea for high combinational potential against the background of the semilethal recessive gene for chlorophyll deficiency // Dokl. AN SSSR. 1987. V. 294. No. 5. P. 1228–1232. (In Russian).
- Наволоцкий В.Д. Селекция ярового ячменя для условий недостаточного увлажнения: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Ленинград, 1989. 35 с.
- Navolotskii V.D. Breeding of spring barley for insufficient watering conditions: Doctoral (Agric.) Dissertation. Leningrad, 1989. (In Russian).
- Соколов В.А. Локализация мутантного гена, контролирующего пигментацию типа *chlorotica* у гороха // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. № 5. С. 1244–1246.
- Sokolov V.A. Localization of the mutant gene controlling chlorotica coloration in pea // Dokl. AN SSSR. 1989. V. 308. No. 5. P. 1244–1246. (In Russian).
- Соколов В.А. Биометрическое изучение гетерозиса // Докл. АН СССР. 1990а. Т. 315. № 2. С. 491–494.
- Sokolov V.A. Biometric study of heterosis // Dokl. AN SSSR. 1990. V. 315. No. 2. P. 491–494. (In Russian).
- Соколов В.А. Компенсационный комплекс генов – причина гетерозиса у гороха // Докл. АН СССР. 1990б. Т. 310. № 5. С. 1242–1244.
- Sokolov V.A. Compensation complex of genes is the cause of heterosis in pea // Dokl. AN SSSR. 1990. V. 310. No. 5. P. 1242–1244. (In Russian).
- Струнников В.А. Возникновение компенсационного комплекса генов – одна из причин гетерозиса // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 5. С. 666–677.
- Strunnikov V.A. Emergence of the compensation gene complex is one of the heterosis causes // Zhurn. Obshch. Biol. 1974. V. 35. No. 5. P. 666–677. (In Russian).
- 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.
- Strunnikov V.A. Genetic analysis of the elevated heterosis potential in parthenogenetic silkworm males homozygous for all loci // Dokl. AN SSSR. 1976. V. 227. P. 1457–1460. (In Russian).
- Струнников В.А. Природа гетерозиса: ее научное и практическое значение // Вестн. с.-х. науки. 1983. № 1. С. 34–40.
- Strunnikov V.A. The nature of heterosis: its academic and practical significance // Vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki. 1983. No. 1. P. 34–40. (In Russian).
- Струнников В.А. Шелковый путь. М.: Наука, 2004.
- Strunnikov V.A. Shelkovyi Put (Silk Road). M.: Nauka, 2004. (In Russian).
- East E.M. Inbreeding in corn // Rep. Conn. Agric. Exp. Stn. 1908. P. 419–428.
- Hageman R.H., Leng E.R., Dudley I.M. A biochemical approach to corn breeding // Adv. Agronomy. 1967. V. 19. P. 45–86.
- Jones D.F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis // Genetics. 1917. V. 2. P. 466–479.
- Shull A.F. The influence of inbreeding on vigor in *Hydatina senta* // Biol. Bull. 1912. № 24. P. 1–13.
- Shull G.H. What is «heterosis»? // Genetics. 1948. V. 33. P. 439–446.