

ФЕНОМЕН Н.И. ВАВИЛОВА

В.И. ГЛАЗКО, д. с.-х. н.

Представлены некоторые этапы формирования Н.И. Вавиловым закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Обсуждаются значение ранних исследований Н.И. Вавилова параллелизма иммунитета сортов растений и их видовой принадлежности, наличие «группового» иммунитета сортов, а также особенности эволюции патогенов. Подчеркивается тесная связь между исследованиями Н.И. Вавилова и современной геномикой, позволившей выявить гомологические ряды, в частности, в эволюции структурных генов, генных семейств, изменчивости синтении генов.

Путь, пройденный Н.И. Вавиловым в науке, привел к фундаментальным открытиям в эволюции видов, лег в основу научного обоснования селекционной работы и, по сути, современных биотехнологий. В то же время ключевые идеи его учения, такие как установление гомологических рядов в наследственной изменчивости организмов, выявление на планете географических центров доместикации видов, трактовка биологического вида как системы навряд ли получили бы столь глубокую теоретическую разработку и широкое практическое применение в течение сравнительно короткой жизни ученого, если бы не учеба в Московском сельскохозяйственном институте, самообразование и гениальный, обогнавший свое время метод исследований, разработанный и блестяще реализованный Н.И. Вавиловым. Можно сказать, что Н.И. Вавилов был первым исследователем, который так успешно сочетал в своем творчестве фундаментальные открытия с разработкой практических путей их применения. Особенностью исследований Н.И. Вавилова был эволюционный, исторический анализ и системный подход к оценке явлений, связанных с наследственностью и изменчивостью живых организмов. Подобный эволюционный, комплексный подход к научным проблемам в 10-30-х гг. XX в. был уникальным, и его можно найти разве только у другого современника и великого соотечественника Н.И. Вавилова — академика В.И. Вернадского.

Эволюционизм исследований Н.И. Вавилова — яркая и оригинальная черта его работ. Он подвел итог эпохи собирательства; отрывочных фактов о множестве видов и осуществил переход к другой науке, основанной на выявлении внутренних связей между происхождением организмов и их изменчивостью, распространяемых на всю биоту. В этом он близок к В.И. Вернадскому, к его концепции биосферы.

Н.И. Вавилов коллекционировал и систематизировал факты. В сравнительно короткий срок он проделал гигантскую по объему работу, организовал экспедиции во множество стран, в результате чего собрал исключительный по ценности растительный материал. Направляя экспедиции туда, где многовековая история земледелия накопила изобилие культурных форм растений, он собрал то, что было создано человечеством в земледелии на протяжении тысячелетий, собрал для того, чтобы использовать в практической селекционной работе в России. Он открыл новый мир микроформ, составляющих сущность вида культурного растения и его глубокую дифференцировку как системы.

В настоящее время историческая значимость пионерских работ Н.И. Вавилова получила мировое признание. Генбанки некоторых стран носят его имя. Н.И. Вавилов признан основателем важнейшего научного глобального направления — генетические ресурсы растений (ГРР). Считается, что развитие только этого направления способно обеспечить в будущем глобальную продовольственную безопасность на 80—90%.

Гениальность Н.И. Вавилова заключалась в том, что в нем объединились выдающиеся способности исследователя и практика. Его система исследований уникальна: гипотеза — экспериментальная проверка — фундаментальная теория — основы прикладных наук — практические выводы. Все это было бы невозможным без его фундаментального образования, феноменальной работоспособности и громадной энергии. Этому есть объяснение. Несмотря на то, что наука была привнесена в Россию относительно недавно, по прихоти Петра I, она прижилась. Наука стала оплотом просвещения и до сих пор привлекает ученых разных стран. Развитие биологической науки в России проходило несколько изолированно от Европы и имело свои особенности. Не существовало социальной организации науки. Наука — дело в основном любителей — свободных естествоиспытателей.

Во времена Н.И. Вавилова к началу XX в. в России сложились многие оригинальные направления в разных областях биологии. Как результат, в первое десятилетие XX в. двое биологов России — И.П. Павлов (1904) и И.И. Мечников (1908) были удостоены Нобелевской премии. Для сравнения: в США первая Нобелевская премия по биологии была присуждена Т. Моргану лишь в 1933 г. В начале XX в. в России, помимо государства, науку стали поддерживать и меценаты.

Склонности и интересы, отличавшие Николая Ивановича от других, проявились очень рано: в 1908 г. с группой членов студенческого кружка любителей естествознания Московского сельскохозяйственного института он провел первые географические исследования Северного Кавказа и Закавказья; в 1909 г. выступил с докладом «Дарвинизм и экспериментальная морфология»; в 1910 г. завершил и опубликовал дипломную работу по кафедре зоологии и энтомологии, посвященную защите растений от вредителей [1].

С 1907 г., еще будучи студентом, Николай Иванович работал на Селекционной станции института под руководством Д.Л. Рудзинского и С.И. Жегалова. Этим выдающимся генетикам-селекционерам, как и Д.Н. Прянишникову, он считал своими первыми учителями.

В 1900 г. были переоткрыты законы Менделя. Благодаря У. Бэтсону менделизм утвердился наиболее прочно именно в Англии и в короткий срок родилась новая биологическая наука — генетика. Однако большинство исследователей полагало, что эти законы отражают способ передачи по наследству только некоторых резко очерченных альтернативных признаков и считали менделизм исключением из общего правила скрещивания. Поэтому так важны работы Н.И. Вавилова. В 1912 г. в статье «Генетика и ее отношение к агрономии» Николай Иванович первым в России (и одним из первых в мире) обрисовал четкую программу реализации достижений генетики в улучшении сортов сельскохозяйственных растений [2].

В начале научной деятельности Н.И. Вавилова наметились основные направления его будущих работ: география, генетика, эволюционная теория, защита растений. Гениальность ученого проявилась в том, что он увидел возможность и необходимость изучения культурных растений с разных позиций генетики, географии, эволюционного учения.

Закон гомологических рядов занимает особое место в научном наследии Вавилова. Это обобщение получило мировое признание. И оно же подвергалось наиболее резкой критике. Что привело Вавилова к проблеме параллелизма? Почему из огромного числа теоретически и практически важных вопросов биологии и селекции Вавилов выбрал именно эту, вроде бы далекую для себя, проблему.

Явление параллелизма привлекало внимание многих биологов в последарвиновский период. С эволюционных позиций оно было объяснено Ч. Дарвином. Согласно его принципу аналогичных изменений, «члены одного и того же класса, хотя и связанные только отдаленным родством, унаследовали так много общего в их строении, что способны под влиянием сходных побуждающих причин и изменяться сходным образом; а это, очевидно, будет способствовать приобретению путем естественного отбора частей или органов, весьма похожих друг на друга, независимо от прямой унаследованности их от общего предка».

Во времена Дарвина были факты, свидетельствовавшие о параллелизме в изменчивости. Например, широко обсуждалось распространение параллельных изменений, в частности, в развитии различных частей скелета у разных видов, родов, семейств. Причины возникновения аналогичных и сходных черт у близких или отдаленных форм, порождающих параллелизм, биологи усматривали в общих законах механики, которым подчиняются организмы. И только Н.И. Вавилов пришел к заключению и обосновал экспериментальными наблюдениями, что такой параллелизм имеет внутренние причины: чем ближе по происхождению формы, тем более сходными у них оказываются ряды изменчивости одних и тех же признаков.

Проводя в МСХА исследования по иммунитету растений, Н.И. Вавилов убедился, что для дальнейшего углубления этой работы ему необходимо заняться систематикой растений, а для применения гибридологического метода в исследованиях по иммунитету ему необходимы знания законов наследственности и изменчивости у растений, то есть генетики, а также глубокие знания по механизмам защиты растений от патогенов.

Поэтому в течение осенне-зимнего периода 1911/12 г. Н.И. Вавилов с исключительным напряжением работал в качестве стажера в Бюро по прикладной ботанике у Р.Э. Регеля и в Бюро по микологии и фитопатологии с крупнейшим русским микологом того времени А.А. Ячевским. Профессор А.А. Ячевский оказывал Н.И. Вавилову внимание и необходимую помощь. В результате дискуссий с А.А. Ячевским Н.И. Вавилов получил свои данные по иммунитету злаков к инфекционным заболеваниям. Большое впечатление произвел на Н.И. Вавилова фактический материал, собранный К.А. Фляксбергером, и демонстрационный материал параллельных рядов изменчивости различных овсов и овсюгов, составленный А.И. Мальцевым.

Следующий важный шаг в понимании и развитии представлений о параллелизме в рядах изменчивости у близкородственных видов Вавилов сделал в Англии. Он работал в Мертоне, в знаменитом тогда Институте садоводства. Институт возглавлял, по его словам, «первый апостол нового учения» (генетики) В. Бэтсон, которого Вавилов считал своим учителем. В то время Англия была мировым монополистом в выведении новых пород животных и снабжала их представителями весь мир. Создание пород сопровождалось большой работой по раскрытию законов наследственности и изменчивости. За многие годы Бэтсон собрал огромное количество фактов прерывистой изменчивости и на их основе в 1894 г. издал монументальную книгу «Материалы к изучению

изменчивости». Этот труд до сих пор рассматривается как одна из крупных вех в развитии биологической мысли. В результате работы У. Бэтсона и его коллег генетика превратилась в престижнейшую биологическую науку. Метод Менделя и его законы казались Бэтсону всеобщими и перспективными, они предоставили ему аналитический инструмент и теоретическое объяснение, на основе которых легко можно было объяснить прерывистую изменчивость. У. Бэтсон первым доказал, что законы Менделя, открытые на растительных объектах, приложимы также и к животному миру. Бэтсон ввел новую терминологию и символы для новых понятий менделевской концепции наследственности — гаметы, аллеломорфы, гетерозиготы и гомозиготы, чистота гамет и др. На завещанные частные средства успешного английского предпринимателя Джона Иннеса в Англии в 1910 г. учрежден первый исследовательский институт, изучающий вопросы генетики, а его первым директором был назначен профессор У. Бэтсон. Мировая известность Бэтсона обеспечила известность и самому Садоводческому институту. Бэтсон оказался прекрасным руководителем, он заложил в научную программу института широкую исследовательскую тематику, содержащую и генетические, и отраслевые практические задачи исследований. В результате институт стал международным центром генетики. Там проводилось широкое изучение генетических и биологических вопросов. По менделевской методике изучалась селекция садовых и овощных культур, фитопатология, энтомология, генетика паразитических микроорганизмов и множество других вопросов практического садоводства. Это было именно то, что требовалось Н.И. Вавилову в то время. Бэтсон старался, чтобы генетические исследования приносили и научную, и практическую пользу. К приезду Вавилова Бэтсон опубликовал книгу «Проблемы генетики», которая включала в себя самые значительные его представления относительно главных спорных вопросов биологии, а также самых значительных из них — эмбриологии и эволюции. В это время и было опубликовано третье издание книги «Менделевские принципы наследственности». Результаты этой стажировки определили дальнейшую жизнь Н.И. Вавилова. Требовательность Бэтсона к исследовательской работе по самому высокому стандарту, а также к достоверности и качеству полученных генетических данных отличало руководимые им исследования.

В институт приезжали на стажировку по генетическим исследованиям специалисты из разных стран, в т. ч. и из России, в 1926 г. стажировался Г.Д. Карпеченко. Первая мировая война нарушила осуществление намеченной Бэтсоном научной программы и прервала стажировку Вавилова в научных центрах Европы. Осенью 1914 г. Н.И. Вавилов вернулся в Россию и научные контакты были прерваны на 7 лет.

Вернувшись из этой «Мекки и Медины генетического мира», Н.И. Вавилов по-новому подошел к анализу своих экспериментальных данных. Результаты этого нового взгляда хорошо известны биологам всего мира. В первую очередь, был сформулирован закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, теория центров происхождения культурных растений и их географического распределения, создание ботанико-географических основ селекции растений — вот перечень только крупнейших его открытий. И этого Николай Иванович достиг благодаря Московскому сельскохозяйственному институту и своей стажировке у В. Бэтсона. Помощь и влияние Вильяма Бэтсона на Ц.И. Вавилова были сильны и продолжались до конца жизни. Поэтому Вавилов называл Вильяма Бэтсона «мой учитель» (несмотря на плохое отношение к Бэтсону в СССР) [3].

Возвратившись осенью 1914 г. из-за границы, Н.И. Вавилов с еще большей интенсивностью продолжил исследования по иммунитету, генетике и селекции растений на Селекционной станции при МСХИ. Одновременно с этим он продолжает выполнять педагогические обязанности на Голицынских высших женских сельскохозяйственных курсах. Постепенно, переходя от растения к растению, от одного вида грибов к другому, Вавилов разработал названную им физиологическую, а точнее генотипическую теорию растительного иммунитета, — так впоследствии назвал ее П.М. Жуковский.

Первая крупная работа Н.И. Вавилова «Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов», посвященная вопросам иммунитета, опубликована в 1913 г. в Трудах селекционной станции при Московском сельскохозяйственном институте [4, 5].

Полученные экспериментальные данные по степени устойчивости разных сортов овса к корончатой ржавчине *Puccinia coronifera* и линейной ржавчине *P. graminis*, сортов пшеницы к бурой ржавчине *P. triticina* и мучнистой росе *Erysiphe graminis* позволили Н.И. Вавилову установить некоторые закономерности иммунитета: существует специализация паразитов, их распространение на том или ином таксономическом круге хозяев. Чем уже специализирован паразит, тем больше шансов нахождения среди видов-хозяев близких по происхождению иммунных форм.

При изучении 750 номеров озимой и яровой пшеницы, собранных в разных районах России и Западной Европы, которые относились к восьми ботаническим видам, была выявлена определенная закономерность и правильность в распределении данных форм на восприимчивость и устойчивость в отношении к грибным паразитам. Степень устойчивости сортообразцов определялась видовой принадлежностью. Наблюдаемое распределение сортообразцов пшеницы было характерно как в отношении устойчивости к бурой ржавчине, так и мучнистой росе, что объясняется схожей специализацией данных грибов, т. е. фактов параллелизма в изменчивости. Таким образом, полученные Вавиловым экспериментальные данные по иммунитету растений уже в этих работах позволили ему предположить наличие определенных закономерностей в наследственной изменчивости по рядам форм, устойчивых и чувствительных к ряду патогенов, т. е. наличие рядов гомологической изменчивости.

Вполне очевидно, что наблюдаемый полиморфизм в роде *Triticum* по отношению к грибам-паразитам укладывается в рамки определенной параллельной изменчивости. По мнению Н.И. Вавилова, наблюдаемый параллелизм не является случайным, а имеет генетическую основу. В одну группу по типу устойчивости входят только те виды, которые имеют общее происхождение. Поэтому, зная реакцию конкретного вида на патоген, можно предположить, что другой, генетически близкий вид, будет характеризоваться тем же типом устойчивости к данному патогену. В случае одинаковой специализации грибов-паразитов наблюдается устойчивость одновременно к разным патогенам.

Н.И. Вавилов пишет, что реакция конкретного вида на узкоспециализированный патоген имеет значение для установления филогенетических связей. Он отмечает: «Всматриваясь в характеристики видов пшеницы по отношению их к грибам, невольно останавливаешься на совпадении их с некоторыми положениями, более или менее прочно установленными относительно родства отдельных видов пшеницы» [5].

Отношение к грибным паразитам рассматривается как биологический признак. Анализируя изменчивость по морфологическим признакам у пшеницы, уже в работе «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости»

(1920) Н.И. Вавилов указывает на то, что «генетически ближайшие к мягким пшеницам виды *T. compactum*, *T. spelta*, *T. sphaerococcum*, *T. macha* точно повторяют приведенную варьированность мягких пшениц». У разных генетически родственных видов имеются формы «белоколосые, красноколосые, черноколосые, гладкие, опушенные, белозерные, краснозерные, озимые, яровые, остистые, короткостигие, безостые, со вздутыми чешуями». На основании наличия параллелизма в изменчивости у разных видов различных культурных растений, как ячменя, овса, проса, хлопчатника, житняка, пырея, брюквы, огурца, дыни, тыквы Н.И. Вавилов приходит к выводу, что «такой параллелизм в изменчивости не является случайным, а совершенно общим», который и составит первое положение закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Наличие рядов наследственной изменчивости по разным признакам, как по биологическим, установленным в результате исследований по иммунитету, так и по морфологическим, у генетически близких видов [6] позволяют думать, что первыми предпосылками формирования основных положений закона гомологических рядов в наследственной изменчивости были исследовательские работы Вавилова, посвященные вопросам иммунитета растений. Результаты этих исследований были опубликованы в [1, 2, 4-6].

Выявленная ранее закономерность в изменчивости по биологическому признаку у генетически родственных форм в пределах одного рода, проявляется и у различных родов.

Поражает огромный охват культур, привлеченных Н.И. Вавиловым для изучения параллелизма изменчивости признаков. Только хлебные злаки были представлены 650 сортами пшеницы и 350 сортами овса, а, кроме того, еще бобовые, огородные культуры, лен и др. Наряду с описанием поражаемости различных сортов проводился гибридологический анализ иммунных и поражаемых сортов, выявлялись их анатомические и физиологические особенности.

Исследования, связанные с проблемой иммунитета растений, наиболее интенсивно велись Н.И. Вавиловым именно в период его пребывания в МСХИ до осени 1917 г. Количество образцов пшеницы и овса достигало полутора тысяч, а количество экспериментальных делянок с учетом всех повторностей доходило до нескольких тысяч. Все необходимые наблюдения вел сам Н.И. Вавилов, а впоследствии, после его отъезда в Саратов, эту работу под его руководством проводила О.В. Якушкина.

На станции МСХИ, по признанию Н.И. Вавилова, им была выполнена значительная часть исследований по иммунитету. Результаты этих разносторонних исследований с широким использованием эксперимента были обобщены в монографии «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям» [6]. В этом капитальном труде Вавилов не только обобщил имевшиеся к тому времени данные по иммунитету растений, но и по-новому поставил всю проблему, дав полную классификацию явлениям иммунитета и показав возможность ее различного решения, в т. ч. и с позиций физиологии.

Н.И. Вавилов отметил необходимость генетического анализа тех признаков, которые у разных видов и родов показывают параллельную изменчивость. Например, изучая пшеницу, Вавилов ещё в 1913 г. выявил любопытную закономерность: многие виды и сорта ее сочетали в себе иммунитет одновременно к разным заболеваниям, или по терминологии Вавилова, обладали групповым иммунитетом. Это потом послужило аргументом в пользу его закона, который складывался на основе рассмотренного материала. Следует помнить, что его закон был открыт в результате изучения фенотипической изменчивости.

Другим шагом к закону о рядах гомологической изменчивости была экспедиция, в которую Вавилова послало военное ведомство. Обнаружив на Памире оригинальную безлигульную мягкую пшеницу, Николай Иванович предсказал, что на основе его закона и параллелизма рядов изменчивости можно будет найти безлигульную рожь и другие злаки. Уже через год (1918) была найдена в Шугане (на Памире) безлигульная рожь, а в дальнейшем Фляксбергер нашел безлигульную твердую пшеницу, Горбунов — безлигульную карликовую пшеницу, Эмерсон и Коллинс — безлигульную кукурузу. Были также найдены безлигульные овес, рис и просо, а из дикорастущих видов злаков безлигульные формы описаны у пырея и мятлика. Безлигульные формы не обнаружены у ячменя, но и у него удалось получить искусственную безлигульную мутацию. В результате Вавилов сделал вывод о том, что явления параллелизма изменчивости присущи всем видам и родам без исключения.

Ученый не ограничился констатацией сложившейся ситуации. На обширном материале по культурным растениям и близким к ним диким сородичам он детально изучил проблему параллелизма. В конечном итоге, обобщив множество фактов, он сформулировал общий закон, которому подчинены все организмы. Гениальность Вавилова в том, что в то время трудно было провести границу между гомологичными и аналогичными рядами изменчивости. Известно, что аналогичные органы могут выполнять одинаковые функции, но совершенно отличаться по происхождению, например, легкие и жабры, крылья птиц и крылья насекомых. Уникальным достижением Н.И. Вавилова было именно то, что ему удалось показать связь между сходными рядами изменчивости и близостью происхождения разных видов и родов, показать генетические основы такого параллелизма. Генетическое значение закона Н.И. Вавилова определяется прежде всего той единой и всеобщей закономерностью, которая указывает на пути формообразования у растительных организмов. По существу, это второе по значимости крупное исследование, внесшее новый вклад в учение Дарвина о происхождении видов. Н.И. Вавилов подошел к нему, анализируя во время работы в МСХА коллекцию сельскохозяйственных растений различного происхождения, читая книги и обучаясь у Бэтсона, наблюдая огромную изменчивость культурных и диких растений в Иране и Средней Азии, а также отталкиваясь от важнейшего принципа менделизма — дискретности признаков. В конечном итоге, чтение Ч. Дарвина и других исследователей, работа с Д.Л. Рудзинским, С.И. Жегаловым и Д.Н. Прянишниковым, Р.Э. Регелем, А.А. Ячевским и В. Бэтсоном позволили Н.И. Вавилову подойти к пониманию фундаментальных генетических основ формообразования, и в тесной связи с учебной и рабочей ещё в МСХИ сформулировать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Но об этом открытии он доложил только в Саратове в июне 1920 г. на Третьем Всероссийском съезде селекционеров.

Закономерности, вскрытые Вавиловым в наследственной изменчивости растений, действительно сходны с принципами, установленными в химии, особенно в органической. «Ряды наследственной изменчивости растений и животных, писал сам Н.И. Вавилов еще в 1920 г., можно сравнить с рядами химических соединений и до известной степени с системами и классами кристаллов [8]. В этом отношении биология становится на путь химии, ибо живой мир в своем развитии, несомненно, во многом повторяет пути развития неорганического мира.»

Вид закона следующий:

1. Виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что,

зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны (т.е. виды), тем полнее тождество в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство.

В более развернутом варианте эта работа была опубликована в англоязычном издании [11].

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости высших растений выявляет неслучайность изменчивости. Характерные для видов ряды изменчивости, писал Н.И. Вавилов, проявляют «не беспорядочный процесс, а определенные правильности», вытекающие, по существу, из эволюционного учения. Разделение растений на линнеевские виды и роды сделано систематиками вполне обоснованно, поскольку подразделение видов базируется на признаках, свойственных радикалам линнеонов и родов. Отмечая наибольшую определенность признаков, составляющих «радикалы вида», Н.И. Вавилов обращал внимание на возможность исчезновения в процессе эволюции отдельных признаков и даже звеньев на уровне целых видов.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, экспериментальные основы которого были разработаны Н.И. Вавиловым еще в период его тесного взаимодействия с МСХА, является результатом изучения фенотипического разнообразия природных популяций и сопоставления фактов сходства морфологических и физиологических признаков у растений, относящихся к разным видам, родам, семействам.

Эволюция представлений о материальной природе закона гомологических рядов изменчивости очень похожа на судьбу периодической системы Д.И. Менделеева. Оба эти закона первоначально были феноменологичными: ни Д.И. Менделеев, ни Н.И. Вавилов не знали скрытых механизмов обнаруженной упорядоченности. Только раскрытие природы атома объяснило механизм формирования периодической системы. Точно так же раскрытие природы генов объяснило механизмы закона гомологических рядов изменчивости. Особое значение имеет закон Н.И. Вавилова для сельскохозяйственной науки, в основном для получения новых форм с хозяйственно ценными признаками, для селекционной работы. Следующие примеры подтверждают это. Так, на основе закона гомологических рядов изменчивости Н.И. Вавилова были проведены изыскания безалкалоидных форм у культивируемого люпина. Поиски завершились успешно, и на основе обнаруженных безалкалоидных форм был создан ряд сортов, получивших широкое распространение. Например, были известны пирамидальные тополя, кипарисы, дубы. Закон предсказывал: в природе должны быть пирамидальные (колонновидные) яблони и другие плодовые растения. Сейчас они уже найдены, это позволяет увеличить число деревьев на 1 га и в 2 раза повысить урожай плодов. Зная о наличии какого-либо признака у пшеницы рано или поздно можно найти его и у ржи. У арбузов, например, существуют как шарообразные, так и удлинённые плоды, то же можно искать и у дыни.

Закон Н.И. Вавилова работает до сих пор. С ним отправляются в экспедиции «охотники за растениями», использующие его на том же феноменологическом уровне, на котором его описал Н.И. Вавилов.

К 1935 г., когда появилось новое, дополненное издание изложения закона Н.И. Вавилова о рядах гомологической изменчивости, соответствующие факты уже были накоплены наукой. Это позволило Н.И. Вавилову сделать следую-

щее заключение: «Исходя из поразительного сходства в фенотипической изменчивости видов в пределах одного и того же рода или близких родов, обусловленного единством эволюционного процесса, можно предполагать наличие у них множества общих генов наряду со спецификой видов и родов».

Уже первое изложение закона гомологических рядов не оставляет сомнений в том, что Вавилов не ограничивал его проявление миром растений, а придавал ему общебиологическое значение. Ссылаясь на явления конвергенции, обнаруживаемые у многих ныне живущих и ископаемых животных и растений, и подчеркивая, что эти явления существуют «нередко безотносительно к особенностям среды», Вавилов пришел к выводу, что схождения в признаках «могут быть сведены к проявлению закона гомологических рядов в наследственной изменчивости». Параллелизм рядов обнаруживается не только у генетически близких видов и родов, но и в пределах семейства. Последнее обстоятельство навело Вавилова на мысль о том, что в живой природе существует склонность к образованию определенных групп форм.

Ряды параллельной изменчивости необязательно всегда будут полными. Вавилов допускал, что действие естественного отбора, летальное сочетание генов и вымирание видов приводили к выпадению в пределах линнеевских видов некоторых звеньев. Однако эти противодействия не мешают закономерности проявляться с достаточной определенностью. «Несмотря на огромную роль естественного отбора и вымирание многих связующих звеньев... не представляет затруднений проследить сходство в наследственной изменчивости у близких видов». Вавиловский закон гомологических рядов в наследственной изменчивости помог соединить закономерности изменчивости фенотипа и генотипа. Полученные данные позволили расширить границы действия закона гомологических рядов. Тогда же Вавилов пришел к выводу, что в отдаленных семействах параллелизм не всегда носит гомологичный характер [7].

Закон гомологических рядов не снимал всех трудностей на то время. Н.И. Вавилову было ясно, что одинаковые изменения фенотипических признаков могут быть обусловлены разными генами. Существующий уровень знаний не позволял непосредственно связывать признак с определенным геном. Вавилов точно отмечал, что «мы имеем дело пока в основном не с генами, о которых мы знаем очень мало, а с признаками в условиях определенной среды», и на этом основании предпочитал говорить о гомологичных признаках. Это замечание относилось к видам и родам. Что же касается систематических категорий более высокого ранга, то с ними дело обстоит иначе. Н.И. Вавилов писал: «В случаях параллелизма отдаленных семейств, классов, конечно, не может быть и речи о тождественных генах даже для сходных внешне признаков. Одни и те же органы даже эмбриологически не могут отождествляться у далеко отстоящих семейств, классов».

Важнейшая философская сущность труда Вавилова заключается в том, что его автор не только подчеркнул значительную роль внешней среды в эволюции растительных форм, но и показал первостепенное значение внутренних особенностей самого организма как объекта эволюции, ибо направления эволюционного развития зависят прежде всего от его природных возможностей.

Н.И. Вавилов объяснил, что в эволюционном развитии живых организмов нет хаоса и, несмотря на поразительное разнообразие форм, изменчивость укладывается в определенные закономерности. Н.И. Вавилов сделал попытку вскрыть эти закономерности.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости имеет крупное значение для практики, т.е. для чисто растениеводческого познания возмож-

ностей использования растений. Он устанавливает твердые основы систематики обширного разнообразия растительных форм, дает ясное представление о месте каждой, даже мелкой систематической единицы в огромном богатстве растительного мира, в результате облегчает его изучение, позволяет прогнозировать разнообразие исходного материала для селекции и направления селекционной работы.

С годами эволюционный и общебиологический смысл закона гомологических рядов раскрывался все точнее. За внешним сходством признаков закон заставлял искать фундаментальные основы общности и единства разнообразных биологических явлений. Рассмотрев явление изменчивости у грибов, водорослей и животных, он пришел к заключению, что закон носит всеобщий характер и проявляется «не только у высших, но и у низших растений, равно как и у животных».

Вавилов предвидел, что в дальнейшем может быть установлена система видов и родов — по аналогии с органической химией, где бесчисленное количество веществ сведено в систему сочетаний немногих элементов. Он указывал при этом на генетику, которая «уже разрабатывает лаконичный язык символов для наследственных факторов...» и был уверен, что и изменчивость формы (фенотипа) «может быть до известной степени сведена к геометрическим схемам». Практическим шагом в этом направлении явилось введение Вавиловым в определение вида нового элемента. «Линнеевский вид в нашем понимании, — писал Вавилов, — является обособленной сложной подвижной морфо-физиологической системой, связанной в своем генезисе с определенной средой и ареалом и в своей внутривидовой наследственной изменчивости подчиняющиеся закону гомологических рядов»

Параллельные ряды обнаруживаются у всех организмов от бактерий до животных на признаках разных категорий — от цепей биосинтеза и образования белковых соединений, а также физиологических функций клеток до признаков тканей, органов и организмов. Молекулярный и биохимический анализ генов и геномов у разных родов позволил говорить о большом сходстве наборов генов в геномах и принципах строения структурных генов. Было высказано предположение, что существуют параллельные ряды синтеза белков. «Таким образом, — резюмировал М.Е. Лобашев, — теперь мы можем распространить закон гомологии на молекулярный уровень строения генов». Закон этот, по его словам, относится как к изменчивости генов, так и к их структуре и функционированию. Возможность выделения общего генофонда в филогенетических рядах представителей разных царств природы позволила Лобашеву приступить к созданию сравнительной генетики видов на новых принципах, вытекающих из закона Вавилова.

Все последующие крупные теоретические работы Н.И. Вавилова в области теории вида, теории селекции, иммунитета, биогеографии в той или иной мере основаны на концепции гомологической изменчивости и трактовке изменчивости неизученных форм в понятиях и терминах популяционной и эволюционной генетики [14].

С 1950-х гг. начались работы по расшифровке аминокислотных последовательностей белков — продуктов структурных генов и проведению их сравнительного анализа. Эти исследования, обычно относимые к сравнительной биохимии, положили начало сравнительной молекулярной генетике, заложив основу для одного из ее направлений — молекулярной эволюции. Появилась возможность реконструировать нуклеотидную последовательность генов по

аминокислотным последовательностям белков, а также судить о сходстве и различиях генов разных таксонов.

За последние 20 лет получили быстрое развитие два направления, связанные с изучением генетической гомологии, — сравнение генных карт разных организмов и анализ гомологии генов путем сравнения аминокислотных последовательностей их белковых продуктов. Появление специализированных компьютерных программ позволяет делать это с высокой эффективностью, вплоть до представления результатов обработки имеющихся данных о сходстве и различиях первичных структур аминокислотных и нуклеотидных последовательностей в виде эволюционного древа. Раздел сравнительной молекулярной генетики, изучающий гомологию генов, стал быстро накапливать огромный фактический материал, сохраняемый теперь в виде мировых специализированных компьютерных баз данных, доступ к которым осуществляется через интерактивную систему Интернет. С этого момента и стала широко изучаться молекулярная гомология генов у организмов разного уровня организации.

При этом оказалось, что даже в пределах больших систематических групп, например, класса млекопитающих, сохраняется значительное сходство генных карт. Гомология генов прослеживается еще шире; если у родственных организмов большинство генов проявляет высокую степень гомологии, то отдельные гены показывают удивительное постоянство на всем протяжении эволюции; высокогомологичные гены (регулирующие клеточное деление) обнаружены, например, у дрожжей, дрозофилы, человека. Родственные виды, роды, семейства и т.д. обладают гомологичными генами и порядками генов в хромосомах, сходство которых тем полнее, чем эволюционно ближе стоят сравниваемые организмы. Гомология генов у родственных видов проявляется в сходстве рядов их наследственной изменчивости. Таким образом, современные достижения генетики подтверждают и углубляют ту закономерность, которая в свое время была впервые обнаружена Н.И. Вавиловым.

Открытие консерватизма синтении (физического сцепления генов) у разных видов полностью раскрыло материальные основы закона гомологических рядов изменчивости и доказало именно гомологическую природу таких рядов.

Таким образом, факты, подтверждающие высокую степень молекулярной гомологии генов у видов и сохранение сходства отдельных генов на молекулярном уровне у представителей разных родов, семейств, классов, а также регуляторных элементов, определяющих экспрессию генов, уже сейчас достаточно многочисленны и их число продолжает расти. За всеми этими фактами стоит фундаментальная проблема исследований механизмов молекулярной эволюции генов и геномов. До сих пор недостаточно исследованными остаются механизмы, лежащие в основе различий в скорости молекулярной эволюции генов, ее зависимость от функциональной активности генов и от общей дивергенции геномов, приобретение генами новых функций и потеря гомологии на уровне ДНК при сохранении той же функции, сетевые взаимоотношения между генами. Необходимо накопление новых данных о молекулярной гомологии и молекулярной эволюции генов, их участии в генных сетях, определяющих формирование морфологических признаков, которым уделялось и уделяется основное внимание не только систематиками и эволюционистами, но и генетиками и селекционерами. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова и современные технологии дают исследователям уникальный шанс найти точки соприкосновения молекулярной и классической генетики и на их основе более полно раскрыть и использовать имеющийся, в частности, у сельскохозяйственных видов, потенциал генетической изменчивости.

Доклад Вавилова в 1920 г. был оценен слушателями как триумф советской науки, как выдающееся всемирное научное событие, которое открывает перед биологами широчайшие перспективы новых плодотворных исследований. По окончании доклада, когда утихли бурные овации делегатов, поднялся на трибуну известный физиолог В.Р. Заленский и заявил: «Съезд стал историческим. Биология будет приветствовать своего Менделеева». После чего в Совнарком была направлена телеграмма, где говорилось: «Теория эта представляет крупнейшее событие в мировой биологической науке, соответствуя открытиям Менделеева в химии, открывает самые широкие перспективы для практики...» Великий агроном и почвовед Н.М. Тулайков сказал: «Что можно добавить к этому докладу? Могу сказать только одно: не погибнет Россия, если у нее есть такие сыны, как Николай Иванович Вавилов».

ЛИТЕРАТУРА

1. *Вавилов Н.И.* Голье слизни (улитки), повреждающие поля и огороды в Московской губернии: Отчет об исслед., производ., по поручению Моск. губерн. зем. управы осенью 1909 г. М.: Губ. зем., 1910. — 2. *Вавилов Н.И.* Генетика и ее отношение к агрономии // Отчет Голицынских женских с.-х. курсов за 1911 год по хоз. и за 1911-1912 учеб. год по учеб. части. М., 1912. С. 77-87. — 3. *Вавилов Н.И.* Вильям Бэтсон. Памяти учителя: [Некролог] // Тр. по приклад. ботанике и селекции., 1925. Т. 15, [1926]. Вып. 5. С. 499-511. — 4. *Вавилов Н.И.* Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов // Тр. селекц. станции, 1913. Вып. 1. С. 1-110. — 5. *Вавилов Н.И.* Очерк современного состояния учения об иммунитете хлебных злаков к грибным заболеваниям // Тр. селекц. станции, 1913. Вып. 1. С. 113-158. — 6. *Вавилов Н.И.* Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям // Изв. Петров, с.-х. акад., 1918. Вып. 1-4. М.: Тип. Рябушинских, 1919. — 7. *Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд., перераб. и расш. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. — 8. Докл. на III Всерос. селекц. съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. // Тр. Всерос. съезда по селекции и семеноводству в Саратове, июнь, 4-13, 1920. Вып. 1. С. 41-56. — 9. *Яблоков А.В.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости как теоретическая основа фенетики популяций/ Кн. Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 27-37. — 10. Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplified in cereals // J. Genet, 1914. Vol. 4. N 1. P. 49-65. — 11. *Vavilov N.I.* The law of homologous series in variation // J. Genet, 1922. Vol. 12. N 1. P. 47-89.

SUMMARY

Some stages of formation by N.I.Vavilov of the law of homologous sets in hereditary variability were presented. The value of early researches of N.I.Vavilov of parallelism in immunity of plant varieties and their species belonging, presence of «group» immunity of varieties, and also features of pathogen evolution was discussed. The close relationship between N.I.Vavilov's researches and modern genomic data, allowed to reveal the homologous sets, in particular, in evolution of structural genes, gene families and variability of gene synteny was stressed.