

РОЛЬ ПРОГНОЗИРУЮЩИХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ЗАКОНА
ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
ПРИ ПОИСКЕ АДАПТИВНО ЗНАЧИМЫХ
И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ГЕНДОНОРОВ

А.А. ЖУЧЕНКО

(Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН)

Главная ценность закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова состоит в его прогностической сущности, позволяющей вести целенаправленный поиск гендоноров адаптивно значимых и хозяйственно ценных признаков. К настоящему времени не только подтверждена справедливость основных положений указанного закона, но и раскрыты его новые прогнозирующие возможности. В их числе: неслучайность спектра мутационной изменчивости у близкородственных видов, блочная (кластерная) структура многих мультигенных семейств, неслучайность перехода потенциальной генотипической изменчивости в доступную отбору взаимосвязь в функционировании генетических систем онтогенетической и филогенетической адаптации, формирование блоков коадаптированных генов и их эволюционной «памяти» как об особенностях абиотической, так и биотической среды в процессе эволюции растений.

Ключевые слова: гомологичная изменчивость, параллелизм изменчивости, поиск новых форм растений, неслучайность мутационной изменчивости, прогнозирующая возможность закона, блоки коадаптированных генов, системы коадаптации.

К вопросу о гомологичной изменчивости Вавилов возвращался неоднократно в течение всей жизни, постоянно уточняя и дополняя его, а поскольку в современной литературе нередко встречаются весьма противоречивые толкования этого закона, целесообразно напомнить его основные положения. Гомологичная, или параллельная, изменчивость проявляется у генетически близких, родственных видов и родов одного семейства. В 1920-1930 гг. некоторые исследователи пытались трактовать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости в отрыве от его эволюционной (филогенетической) обусловленности. Между тем попытки смешивать понятия гомологичной изменчивости с аналогичной и общей в корне ошибочны, поскольку последние две непрогнозируемы по своей природе. Если аналогичность и общность вскрываются после того, как явление обнаружено и изучено, то закон гомологичной изменчивости позволяет их предсказывать. Заметим, что эволюционную близость признаков, проявляющихся у некоторых разновидностей и рас, ведущих начало от одного и того же вида и реже в потомстве отдаленных видов, неоднократно отмечал Ч. Дарвин [3].

Стремясь подчеркнуть различия между аналогичной и гомологичной изменчивостью, Н.И. Вавилов [2] в одном из разделов, названном «Гомологичная и аналогичная изменчивость», писал, что параллелизм изменчивости в случаях отдаленных семейств, конечно, может быть весьма различным, однако сходные органы и само сходство их являются в данном случае не гомологичными, а только аналогичными. Он отклоняет предложения, направленные на расширение трактовки термина «гомологические ряды» до «аналогичной изменчивости», подчеркивая, что принятый им

термин следует сохранить, так как основное в установленном законе гомологических рядов — это сходство изменчивости у близких и родственных видов и родов, единство в наследственной изменчивости целых семейств. Всеобщность этого явления, по мнению Вавилова, определяется прежде всего генетическим единством эволюционного процесса и происхождения, т.е. родством; наиболее полный параллелизм имеется именно у близких родов в пределах семейства. Что касается параллелизма отдаленных семейств или классов, то не может быть и речи о тождественных генах даже для сходных внешне признаков. Отвечая критикам своего закона, Н.И. Вавилов в 1936 г. в заключительном слове на IV сессии ВАСХНИЛ говорил: «Само название «гомологичные ряды» подразумевало обусловленность их генетическим родством. Этим названием мы подчеркивали совершенно определенно эволюционное значение закона.

Как уже отмечалось, Ю.А. Филипченко [14] предложил различать:

1) генотипический параллелизм, т.е. на наличие у близких видов одинаковых генов и сходных биотипов;

2) экологический параллелизм, основанный на появлении сходных экотипов в пределах вида, который может зависеть у близких видов от одинаковых генотипических структур, а у далеких — от совершенно различных;

3) морфологический параллелизм, базирующийся на одинаковых возможностях развития наружных и внутренних, макроскопических и микроскопических структур и наблюдающийся в более крупных систематических группах, к особенностям которых понятие о генах и генотипической структуре вообще не приложимо.

Нельзя сомневаться, подчеркивал Филипченко [14], что экологический параллелизм близких видов будет в то же время и генотипическим, но последнее отнюдь не обязательно.

Н.И. Вавилов неоднократно подчеркивал значение закона гомологических рядов в наследственной изменчивости для овладения и управления генофондом животных и растительных организмов. Впоследствии именно этот закон в научных центрах всего мира и был положен в основу поисков новых форм растений. Сам Вавилов обнаружил на Памире безлигульную яровую рожь, в Абиссинии — безостые твердые пшеницы. Вначале также были предсказаны, а затем найдены соя с гладкими бобами, озимые голозерные ячмени, арбузы с сегментированными плодами, дыни с сомкнутым кустом и др. После открытия безлигульной мягкой пшеницы Вавилов указал на необходимость поисков таких же форм и у других злаков. К настоящему времени найдены безлигульные формы кукурузы, овса, риса, проса, пырея, мятлика, ячменя.

Гомологичную изменчивость Вавилов рассматривал значительно шире, чем только сходство морфологических и физиологических признаков, отмечая при этом, что параллельная изменчивость объясняется генетическими причинами: общностью генерального плана строения генома у высших растений, а также наличием в геноме более стабильных и более мутабельных генов. Явное сходство в генотипической структуре многих признаков, считал он, особенно выявляется в определенных доминантных и рецессивных генах, а также в генах, характеризующихся плейотропным действием.

Таким образом, в законе гомологических рядов в наследственной изменчивости возвращены из забвения положения Дарвина о генотипическом параллелизме и продемонстрирована формообразовательная роль генотипической параллельной изменчивости в процессе эколого-филогенетического адаптациогенеза растений.

Со временем была не только подтверждена справедливость основных положений открытого Вавиловым закона гомологических рядов в наследственной измен-

чивости, но и раскрыты его новые прогнозирующие возможности. Так, закон Вавилова обеспечил новый подход к пониманию принципов неслучайности мутационной изменчивости организмов. Мутации, по определению Дубинина [4], являются случайными, если рассматривать каждую из них в отдельности, тогда как в системе мутации обнаруживают общий закон, характеризуя адаптивные возможности каждого вида. Установлено, что чем ближе по систематическому положению находятся изучаемые формы, тем более сходный у них спектр мутаций. По мнению Холдейна [15], мутации, по-видимому, совершаются в определенных, очень сходных направлениях только у близкородственных видов; у более отдаленных видов эти проявления различны. Стабб, например, показал, что спектр экспериментально полученных мутаций у *Lycopersicon esculentum* var. *pimpinellifolium* в крайних выражениях их отдельных признаков оказывается таким же, как и для вида в целом [19]. При этом индуцированные мутации по показателю «урожайность» в большинстве случаев происходят в минус-направлении, как считали Гриффитс и Джонсон [5].

Подчеркивая существенность различий прогнозирующих возможностей для гомологичной и аналогичной изменчивости, было бы ошибочно отрицать значение последней в понимании наиболее общих закономерностей роста и развития растений. Так, у всех изученных видов растений проявляется общность в характере световых и темновых реакций фотопериодизма, гормональной регуляции морфогенеза репродуктивных органов, индуцированной природе фотопериодической детерминации цветения [1]. У разных видов растений наблюдается также очень сходная картина последовательно проходящих двенадцати этапов органогенеза [10]. Примером аналогичной изменчивости у растений являются весьма широко распространенные полиаллельные системы несовместимости.

У ряда генетически хорошо изученных организмов (как животных, так и растений) выявлены микро- и макроблоки функционально родственных генов, установлено сходство во взаимном расположении гомологичных локусов в пределах хромосом у таксономически близких и отдаленных видов (например, в X-хромосомах млекопитающих), выявлена блочная (кластерная) структура многих мультигенных семейств. При этом аналогичная организация генетического материала может поддерживаться в силу необходимости обеспечения однородности его элементов в пределах семейств тандемных повторов и из-за онтогенетических ограничений, связанных с нарушением нормальной экспрессии генов при перемещении их в геноме.

Показано, что умеренно повторяющиеся последовательности пахитенной ДНК консервативны по структуре не только в пределах вида, но и для достаточно отдаленных таксонов. В частности, отличия соответствующих последовательностей оснований у кукурузы и ржи от лилии не превышают 6%, хотя число повторов изменяется более существенно. Отсюда следует, что в работе «молекулярной машины» рекомбинации участвуют два основных специфично взаимодействующих комплекса — система ферментов и участки пахитенной ДНК, причем особенности структурной организации обоих компонентов системы (но не их количественные характеристики), видимо, являются эволюционно весьма древними, находятся под контролем мощного давления стабилизирующего отбора и потому оказываются «общими» для многих таксонов.

Очевидно, что примеров «общности» и «аналогичности» в биологическом мире можно привести бесконечное множество, начиная от аналогичной дифференциации клеток (цитоплазма, ядро и др.) до поразительного однообразия химического состава всех организмов. Познавательная значимость такого подхода несомненна, прогнозическая — весьма относительна. Поэтому, подчеркивая принципиальные различия между параллельной наследственной изменчивостью у генетически близких видов

и родов растений и такими общими (аналогичными) процессами, как, например, фотопериодизм, морфогенез и др., необходимо прежде всего обратить внимание на прогнозирующие возможности закона гомологичной изменчивости. Указанные общности, хотя и имеют большой познавательный смысл, для реалистичного прогноза практически непригодны. В этой связи нельзя, например, согласиться с утверждением Скрипчинского [13] о том, что изменчивость типов фотопериодических реакций подчиняется закону гомологических рядов подобно тому, как это было установлено Вавиловым для свойств озимости, полуозимости и яровости.

Суть аналогичности (но не гомологичности) фотопериодических реакций у растений лежит в их общих эволюционных закономерностях, важнейшей из которых является интегрированность системы регуляторных механизмов. В то же время фотопериодическая реакция цветения, представляющая эволюционно сложившуюся и закрепленную отбором наследственную реакцию онтогенеза [1], нередко оказывается весьма специфичной для разных видов растений. Ее приспособительное значение проявляется не только в регулировании сроков цветения, но и в способности растений противостоять неблагоприятным условиям внешней среды, обеспечивая выживание вида.

Расширение прогнозирующих возможностей закона гомологичной изменчивости, на наш взгляд, тесно связано с интегративной природой адаптивного потенциала высших растений, в основе которой лежит эволюционно и генетически обусловленная взаимосвязь между генетическими системами онтогенетической и филогенетической адаптации. И хотя высокий уровень интегрированности адаптивных реакций высших растений также относится к числу общих закономерностей, их понимание позволяет полнее раскрыть механизмы самой гомологичной изменчивости, в т.ч. неслучайность перехода потенциальной генотипической изменчивости в свободную и доступную отбору. Закон параллельной изменчивости как раз и доказывает неслучайность генотипической изменчивости у высших растений, хотя и ограничивает ее родственными видами.

Очевидно, что гомологичная (параллельная) наследственная изменчивость, скорее всего, ретроспективна в своей основе. Причем современные представления о блочной организации генов онтогенетической адаптации и коадаптации генетических систем в целом, сложившихся в процессе эволюции высших растений, полностью подтверждают правомерность закона Н.И. Вавилова. Более того, данные об интегрированности генетических систем онтогенетической и филогенетической адаптации позволяют ставить вопрос о расширении его прогнозирующих возможностей.

Известно, что в пределах одного семейства отдельные структуры одинакового происхождения могут выполнять различные функции и полностью отличаться друг от друга. В процессе филогенеза, отмечает Херре не только сходное становится несходным, что кажется преобладающим и может быть понятым из сравнения онтогенеза различных организмов, но и среди неродственных видов возникают сходные признаки [5]. Показано, что у неродственных видов животных весьма часто встречаются так называемые параллельные образования и конвергенции [18]. Указанные выше особенности отмечал и Н.И. Вавилов, подчеркивая, что гомология, истинная на уровне фенотипа, на уровне генотипа может оказаться ложной. Одинаковые изменения фенотипического порядка, писал он, могут быть вызваны и разными геномами.

В процессе эволюции признаки организмов не только не изменялись синхронно, но и, как это следует из данных сравнительной морфологии, сходство между ними нередко становилось все меньшим. Причем отдельные признаки или группы признаков в процессе эволюции могли исчезать, а некоторые из них можно было

обнаружить лишь с помощью микроскопических и анатомических исследований в качестве рудиментов [5]. Многие из признаков у современных культивируемых видов появились в результате искусственного отбора и обычно сохраняются лишь в условиях экологических убежищ, созданных человеком.

Наряду с существованием ложной гомологии (только фенотипического сходства) следует учитывать и скрытую гомологию (генетическую гомологичность и различия по фенотипу). Причем генетическая гомологичность может маскироваться не только за счет модифицирующего действия факторов внешней среды, но и гетерозиготности (в случае, например, рецессивных гомологичных признаков). Так, Бауер на примере рода *Antirrhinum* показал, что рецессивные гены, не проявляющиеся в гетерозиготах популяций диких видов, в особых комбинациях могут вызывать появление необычных для данного вида признаков [5]. Имеются также многочисленные доказательства скрытых (латентных) потенций у видов даже в отношении сложных структур.

Знание процессов формирования блоков коадаптированных генов и других систем коадаптации у высших организмов позволяют понять различную генетическую природу конститутивных и приспособительных признаков, а также причины разных возможностей и скорости их эволюционных преобразований. В процессе эволюции гены, наиболее значимые для адаптации организмов, подвергались наибольшему давлению естественного отбора, а создание целой серии механизмов, защищающих адаптивные сочетания генов от кроссоверного разрушения, обеспечивало их носителям возможность лучшего выживания. В конечном счете это и привело к образованию блоков коадаптированных генов адаптации и соответствующих конститутивных признаков, обуславливающих главные особенности онтогенетической адаптации каждого вида, рода, семейства.

Считается, что естественный отбор сохраняет неизменной даже последовательность оснований в тех участках структурных цистронов, под контролем которых синтезируются наиболее важные в функциональном отношении части белковых молекул [11]. Поэтому можно предположить, что конститутивные признаки, проявление которых в наибольшей степени отражает интегрированность генома и идиотипа в целом и обусловлено функционированием эволюционно сложившихся блоков коадаптированных генов и других высших уровней систем генетической коадаптации, в наименьшей степени подвержены рекомбинационной (а возможно, и мутационной) изменчивости.

Приспособительные же признаки по своей природе могут быть как полигенными, так и моно- или олигогенными. С учетом указанных особенностей прогнозирующие возможности параллельной изменчивости признаков у гомологичных видов, вероятно, будут наибольшими для всех конститутивных признаков, а в структуре приспособительных — для полигенных. Если изменения очень общего характера в своих самых основных чертах в течение прогрессивной эволюции сохраняются долго, то частные приспособления, наоборот, не отличаются большой стойкостью.

Данные общей, эволюционной, экологической и популяционной генетики свидетельствуют о том, что генетическая стабильность значительно выше для признаков, контролируемых большим числом блоков коадаптированных генов, а полигенные по своей природе признаки онтогенетической адаптации оказывают решающее влияние на формирование гомеостаза индивидуального развития организмов в варьирующих условиях внешней среды. Причем наиболее интегрированные при генетической коадаптации признаки, в силу их большей «буферности», в процессе реализации прямой и обратной связи в системе «генотип — среда» в наибольшей степени защищены от рекомбинационного разрушения.

Возможно также, что характер указанной связи, присущей всем высшим растениям, может оказаться параллельным для родственных видов, имеющих единые географические центры происхождения, т.е. сходные в течение эволюции экологические условия. Другими словами, прогнозирующие возможности параллельной изменчивости у гомологичных видов, вероятно, можно распространить на особенности взаимосвязи генетических систем онтогенетической и филогенетической адаптации, обуславливающих характер перехода потенциальной генотипической изменчивости в свободную и доступную отбору [5, 6].

Само понятие «близкородственные виды и роды» связано с их эколого-филогенетической общностью, которая, как правило, включает и однотипность условий внешней среды в основных центрах формообразования (разумеется, однотипность весьма условную, если учесть, что большинство из них расположено в горных массивах), а следовательно, и однонаправленность действия естественного отбора на конститутивно значимые адаптивные системы растений. Специфические особенности условий среды каждого из первичных и вторичных центров формообразования высших растений оказались своего рода «прокрустовым ложем» в формировании генетических систем важнейших адаптивных реакций и структур у близкородственных видов и экотипов, что и обуславливает параллелизм в их изменчивости [6].

Возможно также, что в процессе дивергенции близкородственных видов и родов растений большинство макромутаций и/или рекомбинаций в блоках коадаптированных генов, контролирующих основные адаптивные признаки, особенно конститутивного характера, под действием естественного отбора элиминировало, приводя к гибели их носителей, т.е. сложившаяся параллельная изменчивость не только сохранялась, но и усиливалась. В то же время микромутации и рекомбинации, существенно не затрагивающие основ интегрированных блоков адаптивной системы и связанные с генетическим преобразованием приспособительных признаков, могли исчезать или появляться, не изменяя при этом общего плана архитектуры вида и прежде всего его конститутивные признаки. Показано, например, что эффект замены аллеля в том или другом сложном локусе незначителен по сравнению с общим диапазоном изменчивости соответствующего признака, а сама замена может быть обнаружена только в особых условиях [17].

Таким образом, фундаментальными факторами параллельной изменчивости основных адаптивных признаков растений являются: специфика взаимосвязи генетических систем онтогенетической и филогенетической адаптации у гомологичных видов; интегрированность структуры и функций их генома и идиотипа в целом; коадаптированность сформированных в процессе эволюции генных блоков адаптации; коррелированность адаптивных реакций на действие факторов внешней среды. Важная роль в детерминации коррелятивных связей между количественными признаками, как известно, принадлежит также плейотропному действию полигенов и их сцеплению. Причем интегративная природа адаптивного потенциала высших растений и обуславливает в конечном счете канализацию свободной и доступной отбору генотипической изменчивости, что, в свою очередь, усиливает параллелизм адаптивных признаков и реакций у гомологичных видов. В этой связи положение Шмальгаузена [16] о том, что система корреляции ограничивает в общем возможность как свободного, так и координированного изменения отдельных частей организма, может быть отнесено к процессам как онтогенетической, так и филогенетической адаптации.

Особенности взаимосвязи между генетическими программами филогенетической и онтогенетической адаптации играют существенную роль как в формировании

блоков коадаптированных генов адаптации, так и их разрушении в результате мейотической рекомбинации. Это, в свою очередь, позволяет понять не только условия расширения прогнозирующих возможностей закона параллельной изменчивости, но и причины их сужения. Установлено, что низкая онтогенетическая приспособленность гибридных растений и популяций к действию стрессовых факторов внешней среды приводит к увеличению уровня и спектра генотипической изменчивости, т.е. к повышению вероятности изменения приспособительных признаков. Естественно, что такая ситуация значительно уменьшает возможности прогноза параллельной изменчивости даже у гомологичных видов. В то же время указанные особенности взаимосвязей *F*- и *R*-систем позволяют понять и адаптивное разнообразие не только в пределах семейства, но даже одного и того же вида [5].

Если учесть, что почти все центры формообразования расположены в горных районах, для которых характерна вертикальная зональность в распределении основных абиотических и биотических факторов внешней среды, то объяснимыми становятся механизмы формирования в пределах семейств — родов, видов, разновидностей и экотипов с весьма различной организацией приспособительных и некоторых конститутивных признаков, а также соответствующих блоков коадаптированных генов и системы геномной коадаптации в целом. Естественно, степень параллельной изменчивости признаков у таких близкородственных видов и экотипов будет значительно меньше.

Шмальгаузен справедливо подчеркивал, что сходство реакций определяется при данных условиях среды также и сходством унаследованного строения самих организмов [16]. Поэтому чем ближе эти организмы друг к другу, тем более сходными будут их реакции на одинаковое изменение среды. Но верно и обратное. Чем более мозаичны и контрастны условия внешней среды в центре формообразования, тем большими могут быть различия между формирующимися при этом блоками коадаптированных генов и адаптивными реакциями, даже если виды (или экотипы) и остаются близкородственными, т.е. гомологичными.

Учет влияния взаимосвязей генетических программ онтогенетической и филогенетической адаптации на характер формирования коадаптированных блоков генов и степень параллельной изменчивости контролируемых ими адаптивных реакций раскрывает и некоторые особенности параллельной изменчивости у культурных видов растений. Несмотря на то что в процессе введения в культуру существенных изменений их генома и всего идиотипа по сравнению с дикими предками не произошло, высокая степень гомогенности сортов, а также отбор их на физиологический «предел» привели к значительному снижению «буферизирующей» роли потенциала онтогенетической адаптации, и особенно устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды на индивидуальном и популяционном уровнях. Именно это и позволяет успешно перестраивать геном растения, в частности, комбинировать приспособительные признаки, созданные в процессе эволюции. И хотя нет оснований утверждать, что при этом достигнуты особые успехи (как известно, пока ни один из сотен и даже тысяч сортов одной культуры не перешагнул в ранг адаптивного потенциала другого вида), все же степень параллелизма в наследственной изменчивости у окультуренных видов, вероятно, ниже, чем у их диких родичей.

Очевидно, что для расширения прогнозирующих возможностей закона гомологических рядов в наследственной изменчивости весьма важно выделить в пределах вида, рода, семейства растений конститутивные и приспособительные признаки, выяснить их генетическую природу, установить характер коррелятивных связей между ними. Заметим, что такой дифференцированный подход к оценкам возможной

гомологичной изменчивости признаков не является чем-то новым, поскольку неоднократно (хотя и под иным углом зрения) отмечался другими исследователями. Приспособления, связанные с местными экологическими или географическими особенностями среды, которые в процессе эволюции могут изменяться, носят весьма частный характер, тогда как более общую роль играют приспособления, проявляемые на широких пространствах и в разных экологических условиях. При этом первые адаптации сохраняются дольше, а некоторые из них имеют почти универсальное значение. К долго сохраняющимся в процессе эволюции признакам относят и специальные приспособления, повышающие устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды (низким и высоким температурам, избытку и недостатку влаги, затенению и т.д.). В процессе эволюции, считает Северцов [12], частные приспособления нередко способствуют расширению ареалов видов растений и животных.

Известно, что видовой состав растений в естественных фитоценозах обычно не случаен, поскольку в коадаптированных блоках генов заложена «память» не только об абиотической, но и биотической среде в процессе эволюции растений. Это, в свою очередь, и позволяет, используя исторический подход, прогнозировать ряд фитоценологических реакций высших растений, не выходя при этом за рамки гомологичного родства видов.

В основе прогнозирующих возможностей закона гомологических рядов в наследственной изменчивости высших растений лежит определенная неслучайность их генотипической изменчивости. Это положение Вавилов выделял особо, подчеркивая известную направленность, определенность в гомологичной изменчивости, которую объяснял наследованием при переходе от вида к виду. Ряды изменчивости, писал он, характерные для видов, проявляют не беспорядочный процесс, а определенные правильности, вытекающие, по существу, из эволюционного учения. Отмечая наибольшую определенность признаков, составляющих «радикалы вида», Н.И. Вавилов обращал внимание на возможность исчезновения в процессе эволюции отдельных признаков и даже целых видов.

Расширение прогнозирующих возможностей закона параллельной изменчивости имеет важное значение для адаптивной системы селекции, поскольку на современном этапе развития селекционного процесса главную роль играет не манипуляция отдельными генами (которая обычно не представляет особых трудностей), а комбинация в первую очередь блоками коадаптированных генов и их компонентов. Рекомбинационное преобразование последних особенно существенно для повышения экологической устойчивости сортов при межвидовой и межродовой гибридизации (интрогрессивная селекция), селекции на комплексную устойчивость к действию абиотических и биотических стрессоров и т.д. Очевидно, что переход от управления изменчивостью моногенных признаков к управлению признаками, контролируемые сложными полигенными системами интегрированного генома, представляет качественно новый и, безусловно, более сложный этап селекции. В то же время высокий уровень гомологичности именно количественных, в т.ч. конститутивных, признаков открывает дополнительные возможности для прогноза и поиска новых геноисточников экологической устойчивости, построения и реализации программ по широкому использованию «залежей» наследственности растительного царства.

Заметим, что наряду с использованием возможностей прогноза параллельной изменчивости адаптивно значимых и хозяйственно ценных признаков для современных направлений адаптивной системы селекции важное значение имеет установление характера их географического распределения. Однако ни в селекции, ни в экологической генетике эти вопросы пока не нашли должного отражения. Между тем эколого-географической изменчивости признаков растений Н.И. Вавилов уделял

особое внимание. В частности, им были установлены закономерности географического сосредоточения и распределения доминантных и рецессивных генов.

Дальнейшее повышение эффективности селекции растений тесно связано с поиском и использованием новых адаптивных комплексов репродуктивных систем, фотосинтеза, дыхания и др. Разумеется, для решения этих задач требуется не только организация масштабной системы эколого-географических опытов, но и создание новых инструментальных и расчетных экспресс-методов оценки адаптивных структур и реакций растений. Именно на такой основе возможен поиск геноисточников устойчивости не только к абиотическим, но и биотическим стрессорам и, в частности, геноисточников горизонтальной устойчивости. Рассматривая последнюю как составную часть общего потенциала онтогенетической адаптации растений, мы предполагаем их бóльший параллелизм у близкородственных видов, а следовательно, и лучший прогноз их гомологичности, а возможно, и использования.

Между характером фенотипического проявления признаков и их генетической структурой может быть весьма устойчивая связь, которая относится прежде всего к признакам с низким коэффициентом модификационной изменчивости, т.е. тем из них, для которых в наибольшей мере за «фасадом» фенотипа просматривается генотип.

В генетической литературе на вопрос о том, могут ли модификации обуславливать наследственные изменения, дается, как правило, отрицательный ответ, который, на наш взгляд, верен лишь относительно ортодоксальных представлений об адекватной генетической изменчивости признаков в системе «генотип — среда». Между тем характер модификационной изменчивости адаптивных реакций в онтогенезе гетерозигот и гетерогенных популяций во многом определяет уровень и спектр рекомбинационной изменчивости в их потомстве. И именно в этом смысле особенности модификации действительно могут влиять на наследственные изменения [5].

Указанный вопрос имеет прямое отношение к закону гомологических рядов в наследственной изменчивости у близкородственных видов, поскольку раскрывает некоторые механизмы параллельной изменчивости. И дело здесь не только во внешнем сходстве, подчеркивал Вавилов, а в более глубокой эволюционной сущности наследственной изменчивости у родственных организмов. По мнению Келлера [8], наследственные изменения часто происходят в том же направлении, что и модификации. Заметим, что аналогичную мысль высказывал и Ч. Дарвин [3]. Н.П. Кренке [9] считал параллелизм модификаций и наследственной изменчивости необходимым следствием возможности растения фиксировать только те вариации (независимо от вызывающих их причин), которые допускаются данным его состоянием. Подчеркивая связь между фенотипическим проявлением признаков и их генетической структурой, Вавилов отмечал, что во многих случаях разделение растений на линнеевские виды и роды сделано систематиками вполне правильно, поскольку в основу такой систематизации положены признаки, свойственные радикалам линнеонов и родов.

Важнейшим условием произрастания видов растений в неблагоприятных условиях внешней среды является их устойчивость к действию абиотических и биотических стрессоров, достигаемая за счет механизмов избегания и толерантности. Поскольку последние, как правило, контролируются коадаптированными системами генов, причем не только ядра, но и цитоплазмы, можно рассчитывать на бóльший параллелизм их изменчивости у гомологичных видов. Во всяком случае, в общей структуре адаптивного потенциала гомологичных видов культурных растений в наибольшей степени сходными оказываются реакции экологической устойчивости, тогда как многие признаки продуктивности (особенно связанные с индексом урожая, содержанием биологически ценных веществ и проч.) весьма специфичны

для разных сортов и видов. Вероятно также, что иерархия степени параллелизма многих признаков экологической устойчивости (конститутивных и приспособительных) соответствует иерархии разнообразия и степени напряженности факторов внешней среды в традиционных границах центров формообразования соответствующих таксонов (семейства, рода, вида, экотипа, биотипа). При этом блоки коадаптированных генов, составляющие «видовой радикал», формируют основную генотипическую среду, во взаимодействии с которой другие гены дают различный фенотипический эффект.

Высокий уровень эволюционной и генетической канализированности механизмов толерантности обуславливает и высокую корреляцию между изменчивостью признаков экологической устойчивости на уровне отдельных популяций и вида в целом. Именно это обстоятельство определяет специфичность ареала большинства видов растений и как следствие необходимость адаптивного сельскохозяйственного агроэкологического макро- и микрорайонирования территории, а также целесообразность селекции в зонах с неблагоприятными почвенно-климатическими и погодными условиями на повышение потенциальной продуктивности культур с высокой эволюционно обусловленной конститутивной экологической устойчивостью.

Прямое отношение к вопросу о параллельной изменчивости признаков имеет специфичность степени интегрированности геномов у разных видов, а следовательно, и разная стабильность блоков коадаптированных генов в процессе генетической рекомбинации. Как справедливо отмечал Кренке [8], число параллельных признаков обуславливается не только числом общих факторов изменчивости, но и возможностью осуществления их комбинаций. Вероятно, способность вида обеспечивать высокий или, наоборот, низкий уровень генетической рекомбинации между блоками коадаптированных генов и внутри них без разрушения «общего плана» строения соответствующих организмов является также одной из эволюционно обусловленных и генетически детерминированных особенностей, в основе которой лежит специфика генетических систем онтогенетической и филогенетической адаптации и их взаимосвязей.

В этой связи представляется неслучайным весьма значительное видовое и экотипическое разнообразие в пределах разных таксонов: наряду с видами космополитами, обеспечивающими себе повсеместное распространение за счет генотипического разнообразия, имеются таксоны узкоспециализированные, в т.ч. эндемичные, отличающиеся генотипической однородностью и приспособленностью к узкой амплитуде изменчивости условий внешней среды. Тот факт, что широкое распространение получили 15-20 культивируемых видов растений, на которые в настоящее время приходится около 90% сельскохозяйственной продукции, далеко не случаен, поскольку в его основе лежит высокий потенциал доступной отбору генотипической изменчивости указанных видов, использование которого в процессе селекции и дало возможность резко увеличить продуктивность соответствующих агроценозов и агроэкосистем.

Мы допускаем, что каждое из выдвинутых нами положений может быть в дальнейшем подтверждено или опровергнуто на основании фактических данных. Но, пожалуй, бесспорной является необходимость с позиции современных знаний о генетической, структурно-физиологической и биохимической природе адаптивных реакций, интегрированности адаптивного потенциала, особенностях взаимосвязей генетических систем филогенетической и онтогенетической адаптации расширить прогнозирующие возможности закона гомологических рядов в наследственной изменчивости растений.

Библиографический список

1. Аксенова Н.П., Баврина Т.В., Константинова Т.Н. Цветение и его фотопериодическая регуляция // Матер, симпоз. «Фотопериодизм животных и растений». Л., 1976. С. 17-23.
2. Вавилов Н.И. Докл. 3-го Всерос. селекц. съезда. Саратов, 1920. 16 с.
3. Дарвин Ч. Происхождение видов. М., 1937 (1859).
4. Дубинин Н.П. Новое в современной генетике. М., 1968.
5. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз). Кишинев: Штиинца, 1980. 587 с.
6. Жученко А. А., Верещагина Н.М., Король А.Б. // Доклады АН СССР. 1988. Т. 298. №2. С. 477-480.
7. Жученко А.Л. и др. // Генетика. 1980. Т. 16. № 7. С. 1243-1252.
8. Келлер Б.А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Т. 1-2. Воронеж, 1923-1926.
9. Кренке Н.П. Замечания о межсеме́йственных прививках // Феногенетическая изменчивость: сб. Т. 1-2. М., 1933-1935.
10. Куперман Ф.М. и др. Биология развития культурных растений. М., 1982. 343 с.
11. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973. 227 с.
12. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л, 1939. 614 с.
13. Скрипчинский В.В. Фотопериодизм, его происхождение и эволюция. JL, 1975. 299 с.
14. Филипченко Ю.А. Частная генетика. Ч. 1. Растения. JL, 1927. 240 с.
15. Холдейн Дж.Б.С. Факторы эволюции. М.-Л., 1935. 122 с.
16. Шмальгаузен П.П. Возникновение и преобразование системы морфогенетических корреляций в процессе эволюции // Журнал общей биологии. 1940. Т. 1. Вып. 3.
17. Lerner I.M. The genetic basis of selection. New-York, 1958.
18. Simpson G.G. Principles of animal taxonomy. New-York, 1961.
19. Stubbe H. Mutantender Kulturtomate *Lycopersicon esculentum* Miller IV // Kulturpflanzc, 1963.

THE ROLE OF PREDICTIVE POSSIBILITIES OF HOMOLOGOUS SERIES LAW IN HEREDITARY CHANGEABILITY WHEN SEARCHING BOTH ADAPTIVELY SIGNIFICANT AND VALUABLE IN AGRICULTURE GENE-DONORS

A.A. ZHUCHENKO

(Institute of General Genetics named after N. I. Vavilov of Russian Academy of Sciences)

The principle value of homologous series law in hereditary changeability, formulated by N.I. Vavilov, is its prognostic essence, allowing to search for, purposefully, gene-donors, both adaptively significant and valuable characteristics. Not only has the validity of this very law been justified by now, but, also its new predictive possibilities have been discovered. It includes non-randomness of mutational changeability spectrum in closely related species, block (cluster) structure in many multi-gene genera, non-randomness of transition of potential genotypic changeability to available for selection interrelations in genetic systems functioning of both ontogenetic and phylogenetic adaptation, formation of co-adapted genes blocks and their evolutionary "memory" as peculiarities of both abiotic and biotic medium in the process of plants' evolution.

Key words: hereditary changeability, evolution process, mutational changeability, validity of homologous series law.

Информация об авторе

Жученко Александр Александрович — академик РАН и РАСХН. Тел. 8 (499) 135-40-92.