

## **ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ Н.И. ВАВИЛОВА В СВЕТЕ СОВРЕМЕННЫХ ДАННЫХ МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ**

*Анализируется значение открытого выдающимся генетиком Н.И. Вавиловым закона гомологических рядов в наследственной изменчивости для генетики, селекции и ряда проблем эволюции с учетом современных данных молекулярной биологии и генетики. Несмотря на то, что этот закон был опубликован в 1920 г., когда ничего не было известно о структуре генома организмов, Н.И. Вавилов предвидел решение ряда генетических проблем, связанное с предложенной им классификацией типов изменчивости, позволяющее предсказать существование неизвестных для определенного вида организма мутаций.*

В этом году исполняется 120 лет со дня рождения выдающегося генетика и ботаника, академика Николая Ивановича Вавилова.

Многие общие черты морфологического строения и основных физиологических и биохимических процессов в систематических группах микроорганизмов, растений и животных можно рационально объяснить, только допустив, что они происходят от общих предков. Дополнительным доказательством в пользу этого является закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова, гласящий, что генетически близкие роды и виды характеризуются близкими наследственными изменениями.

Такие ряды наследственной изменчивости известны и у растений, и у животных (например окраски, строения волосяного покрова).

"Большинство различий между разновидностями, установленных старыми и но-



Н.И. Вавилов

выми систематиками, являются наследственными различиями; и хотя все наши морфологические и физиологические системы организмов являются системами фенотипов, они также подразумевают генотипические различия" [6].

Развитие цитологии в конце XIX — в начале XX ст. позволило установить, что клетки, из которых состоят все организмы, устроены в основном одинаково, что дало основания утверждать, что все живые организмы являются родственными.

"Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости" является одним из основных творений Н.И. Вавилова. На основании изучения разнообразия признаков культурных растений и их диких сородичей ему удалось обнаружить гомологию и параллелизм большого количества признаков. Начав с изучения признаков у сортов и их диких предшественников, найденных в центрах происхождения культурных растений, в пределах отдельных видов, он перешел к описанию признаков у видов в пре-

делах рода, а затем — признаков группы родов в границах семейства.

Закон Вавилова гласит: "Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линейоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости". Свой закон Н.И. Вавилов выразил формулой:

$$\begin{aligned}G_1(a + b + c\dots) \\ G_2(a + b + c\dots) \\ G_3(a + b + c\dots),\end{aligned}$$

где  $G_1, G_2, G_3$  — виды,  $a, b, c$  — различные варьирующие признаки. Линнеон у Н.И. Вавилова — это синоним вида.

Сформулировав закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, Н.И. Вавилов приступил к поиску новых форм растений. Под его руководством были организованы 164 экспедиции по всему миру, в том числе и по СССР. Из разных стран были привезены сотни тысяч образцов семян культурных растений, составивших основу коллекций Всесоюзного института растениеводства (ВИР). При этом исчезли имевшие место ранее противоречия относительно отсутствия признака, найденного у одного вида, у других видов этого рода.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости был впервые опубликован в 1920 г. [2]. Через два года эта публикация была издана на английском языке [22]. В 1932 г. Н.И. Вавилов доложил эту работу на VI Международном генетическом конгрессе, состоявшемся в Корнельском Университете (Итака, США), и она стала известна всему мировому генетическому сообществу.

Хотя во времена Н.И. Вавилова практически ничего не было известно о структуре генома растений, он, сравнивая комплексы признаков у видов, родов, семейств, пре-

дупреждал, что не всегда схожие признаки контролируются тождественными генами. По его мнению, одни и те же признаки у растений различных систематических групп могут контролироваться разными сочетаниями генов.

Параллелизм наследственной изменчивости становится особенно понятным в связи с установлением нуклеотидной последовательности (сиквенса) геномов ряда видов и родов. Одинаковая нуклеотидная структура генома близких видов приводит к возникновению и одинаковых мутаций.

Одним из возможных направлений использования сиквенса геномов, кроме основной задачи — повышения уровня жизни человека, является решение эволюционных проблем. Накопление данных о структуре геномов многих видов прокариот и эукариот позволит определить, какие же типы мутаций явились основными и привели к существующему огромному разнообразию форм жизни. Но уже сейчас ясно, что среди других типов мутаций дубликации генов были основным механизмом эволюции. Например, один из простейших геномов микроорганизма *Mycoplasma genitalium* содержит 470 генов (<http://www.ncbi.nlm.gov/COG>), тогда как геномы млекопитающих — свыше 25 000 генов. Еще более сложные геномы имеют некоторые растения (пшеница, традесканция). По-видимому, именно тандемные и генные дубликации явились основным механизмом увеличения размера геномов и как следствие — усложнения форм жизни [19].

И хотя на сегодняшний день не совсем ясно, как происходила эволюция мультигенных семейств, несомненно, что накопление данных о структуре геномов различных организмов позволит решить и эту проблему эволюции и филогении.

Изучение структуры геномов позволит также разрешить некоторые проблемы таксономии. Еще Н.И. Вавилов говорил о том, что таксономия часто основана на признаках, не являющихся главными при опреде-

лении родства или отдаленности видов и родов. Первая классификация растений была создана Карлом Линнеем в первой половине XVIII в. и основывалась на структуре и строении цветков. Все растения были разделены им на 24 класса. Различия между растениями первых десяти классов основывались на количестве тычинок, остальных — на различных характерных особенностях тычиночного комплекса, а также на связи их с плодолистиками. Ясно, что такая классификация очень косвенно отражает генетическое родство видов, и на основании этих признаков невозможно проводить филогенетические определения. Только близость (или несхожесть) нуклеотидного состава геномов может быть истинным основанием для установления генетического родства между видами и проведения филогенетического анализа.

Изучение изменений последовательности аминокислот в составе белков дали многое для решения проблем эволюции и филогенетики, однако вследствие вырожденности генетического кода, наличие синонимичных замен в структуре гена, кодирующего данный белок, маскирует произошедшие замены нуклеотидов, не позволяя точно определить количество таких замен, что в свою очередь создает трудности в определении генетического родства и филогенетики данной популяции вида.

В настоящее время филогения видов основана на небольшом количестве последовательностей. Существует, например, 20 отрядов млекопитающих [21], однако сложно установить эволюцию возникновения отдельных отрядов и степень филогенетического родства между ними.

М. Ней внес большой вклад в разработку методов определения межпопуляционного генетического разнообразия и генетических расстояний (между видами) на основании информации о составе аминокислотных и/или нуклеотидных последовательностей: "...геномные проекты, помимо последовательности геномной ДНК, представляют ин-

формацию о генных дупликациях, протяженных делециях/вставках ДНК, генных транслокациях, включениях транспозонов и т.д. Многие из таких геномных изменений можно использовать как признаки, имеющие общее происхождение, для восстановления эволюционной истории различных таксонов" [20].

В настоящее время уже нет сомнений, что именно сиквенс геномов позволит окончательно определить время возникновения различных видов и степень генетического родства между ними. Возникнув от одного простейшего живого организма около 4 миллиардов лет назад, все организмы, как и предполагал Ч. Дарвин, имеют общее происхождение.

При составлении гомологических рядов признаков Н.И. Вавилов ориентировался как на рецессивные, так и на доминантные признаки, которые иногда оказывались серией аллелей одного гена.

Поскольку в результате естественного отбора формируются индивидуумы с преобладающими (или исключительно) доминантными генами, то, учитывая открытые Н.И. Вавиловым закономерности, можно утверждать, что они могут быть применены и для генетически более отдаленных генотипов. В изученном им сортовом материале доминировали формы с рецессивными признаками, так как человек, создавая высокопродуктивные формы, отбирает главным образом рецессивы. Следует отметить, что это сочетание рецессивных и доминантных признаков (аллеломорфная пара) позволяет перейти к генетическому анализу изучаемых признаков. Отбор высокопродуктивных растений связан в большинстве случаев с потерей адаптивности в отличие от естественного отбора, где адаптивность определяет главным образом судьбу индивидуума.

Н.И. Вавилов очень удачно включил в изучение как сортовой материал с большим количеством рецессивных генов, так и диких предков с преобладанием доминантных генов. Именно это сочетание позволило ему

провести широкие сравнения и установить гомологию признаков у растений различных систематических групп.

Еще Де Фриз и Дарвин отмечали наличие гомологии в наследственной изменчивости, однако сделанные Н.И. Вавиловым обобщения при изучении сортов, видов, родов в пределах семейств были настолько новыми, обширными и обобщающими, что, безусловно, являются приоритетными и никто не может претендовать на их авторство. Несмотря на полученные в последние десятилетия новые данные по геномному анализу ряда видов, сделанные Н.И. Вавиловым обобщения не утратили своего значения и по сегодняшний день. Новые факты только подтверждают его выводы.

Становится ясной материальная основа закона гомологических рядов. Если одни и те же гены присутствуют у растений (и животных) различных систематических групп, то и мутации этих генов, проявляющиеся в широком разнообразии признаков, также будут сходными (гомологичными) у разных индивидуумов. Н.И. Вавилов писал: "...сходство рядов полиморфизма родственных линнеонов, родов и даже близкородственных семейств настолько постоянно, что на этой основе можно предсказать существование пока еще не обнаруженных форм и разновидностей (и даже линнеонов). Некоторые такие неизвестные формы можно получить с помощью искусственной гибридизации соответствующих разновидностей или линнеонов" [6].

Добавим, что большое количество ранее неизвестных форм (мутаций) было получено с помощью экспериментального мутагенеза, что, по данным МАГАТЭ, позволило создать формы растений, послужившие основой для селекции свыше 75% всех современных сортов полевых, плодовых, древесных и декоративных растений.

Поскольку среди видов пшениц *Triticum vulgare* (aestivum), *T. compactum*, *T. spelta*, *T. dicoccum*, *T. monococcum*, *T. turgidum* имелись как озимые, так и яровые разно-

видности, то Н.И. Вавилов предсказал возможность обнаружения озимых форм у *T. durum*, у которой в то время такие формы не были известны. И действительно, среди образцов *T. durum* позже были обнаружены озимые разновидности.

С другой стороны, у *T. dicoccoides*, так же как, и у *Hordeum spontaneum*, были известны только озимые формы. Изучение Н.И. Вавиловым большого количества образцов ячменей и разновидностей *T. dicoccoides* позволило ему обнаружить яровые разновидности у этих видов.

Этот параллелизм в наследственной изменчивости позволяет говорить о применимости данного закона, например, к мимикрии: "Так называемая мимикрия — имитация одним родом другого по форме и окраске, которая может дать определенные преимущества живым существам, во многих случаях несомненно является лишь повторением сходных циклов изменчивости у различных семейств и родов... Мимикрию можно рассматривать как общее явление повтора форм, характерное для всего органического мира, и никоим образом как исключение, иллюстрируя роль отбора в создании форм, как предполагали дарвинисты" [6]. "Вика (*Vicia sativa*) часто встречается как сорняк в посевах чечевицы. Отдельные разновидности вики настолько сходны с обычной чечевицей по форме, окраске и размеру своих семян, что их нельзя отделить никакой сортировальной машиной. Большинство таких разновидностей цветет и созревает одновременно с чечевицей..." [6].

Гомология изменчивости наблюдается также при изучении конвергенции. "Явление конвергенции, или сходства в признаках, которое известно у многих существующих и ископаемых животных и растений, находимых в сходных или иногда в различных условиях окружающей среды, также представляет собой явление параллельной изменчивости... Есть много сведений по конвергенции у большинства различных групп растений и животных... Впечатление

таково, что, хотя природа и не может различаться бесконечно, но она создает аналогичные или сходные формы в семействах и отрядах" [6].

"В заключение мы осмелимся выразить наше твердое убеждение, что наиболее рациональный и целесообразный метод исследования разнообразия растений и животных, открытый для селекционеров обоих направлений даже для практических целей, проходит через установление параллелизма и гомологических рядов изменчивости" [6].

С современных позиций вполне корректно можно объяснить и мимикрию, и конвергенцию, если учитывать наличие одних и тех же нуклеотидных последовательностей и у ранее существовавших видов, и у видов, относящихся к разным родам. Одинаковые изменения структуры нуклеотидов (мутации) непременно дадут и морфологическое (физиологическое, биохимическое) сходство.

Н.И. Вавилов писал: "Обобщая отмеченные выше закономерности, мы можем также утверждать, что: 1) линнеоны и роды, более или менее близкородственные друг другу, характеризуются сходными рядами изменчивости с таким постоянством, что, зная последовательность разновидностей в одном роде и линнеоне, можно предсказать существование сходных форм и даже сходных генотипических различий у других родов и линнеонов. Сходство тем полнее, чем более близкородственны линнеоны и роды" [6].

Практическим применением закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, например, в плодоводстве является обнаружение у косточковых форм с отделяющейся от мякоти косточкой, что имеет большое значение в консервной промышленности. На основании закона гомологических рядов можно спрогнозировать возможность нахождения таких форм и у тех видов косточковых, у которых в настоящее время такие формы еще не описаны.

Следует сказать, что наряду с восхищением, которое вызвало появление этого закона у многих биологов, и особенно у генети-

ков, нашлись противники этого закона. Н.И. Вавилов писал: "Совершенно неправильно утверждение, что Закон гомологических рядов играл роль прокрустова ложа, в которое мы пытались уложить наследственную изменчивость. На самом деле фактически и исторически дело обстояло совершенно иначе..." "Никаких виталистических элементов в опубликованном нами в 1920 г. законе гомологических рядов не было и не могло быть, ибо он прежде всего представлял формулу точных фактов, основанных всецело на эволюционном учении" [6].

Полученные в последние годы данные о сиквенсе различных организмов свидетельствуют о том, что развитие происходило от простых форм к более сложным и ничего важного, отработанного эволюцией у простых форм, не было утеряно при развитии более сложных форм. У человека с микроорганизмами общих около 50 генов, с нематодами — около 200, с морковью и арабидопсисом — около 40%.

Один раз случайно возникнув, фундаментальные механизмы генетического кода, хранения и передачи наследственной информации сохранились без существенных изменений у всех потомков, так как почти любая мутация, затрагивающая структуру кодона, приводит к изменению структуры кодируемых белков, что в подавляющем большинстве случаев приводит к гибели. Таким образом, генетика внесла завершающий аккорд в доказательство реальности формообразовательного процесса и эволюции.

На основании закона Н.И. Вавилова мой научный руководитель В.П. Зосимович предположил возможность нахождения односемянных форм у культурной сахарной свеклы после того, как он, при изучении плодов диких видов свеклы, наблюдал односемянность. Односемянность сахарной свеклы представляет собой важную проблему, так как дает возможность перейти от ручного удаления лишних растений, развивающихся из соплодий культурных сортов сахарной свеклы, к механизированной об-

работке посевов. Анализ значительного количества образцов сортов сахарной свеклы позволил выделить односемянные формы, которые и явились основой для создания современных сортов.

Следует помнить, что, кроме закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, Н.И.Вавилов является автором ряда других известных работ [1, 3, 4, 7—17]. В частности, он сформировал понятие о центрах происхождения культурных растений — районах наибольшего разнообразия форм и видов, где, как предположил Н.И. Вавилов, и произошло образование форм растений, которые были замечены и отобраны первыми земледельцами и стали основой современных культурных растений [5, 23].

Можно утверждать, что теория о центрах происхождения культурных растений, претерпев определенные уточнения, до настоящего времени является основой поиска центров происхождения других, не описанных Н.И. Вавиловым видов.

Н.И. Вавилов одним из первых заговорил о генетической природе озимости и яровости растений, когда еще ничего не было известно о *vrn* генах, контролирующих признаки озимости и яровости [6, 17].

Кто знает, сколько еще открытий сделал бы этот выдающийся ученый XX ст., если бы не погиб от истощения в саратовской тюрьме в 1943 г. Его могила до сих пор не найдена. Один из сотрудников саратовской тюрьмы рассказывал, что труп Н.И. Вавилова был просто выброшен в овражек.

1. Вавилов Н.И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям // Изв. Петров. с.-х. акад. — 1918. — Вып. 1-4.

2. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: Докл. III Всерос. съезда по селекции и семеноводству. — Саратов, 1920 // Селекция Лесн. хоз.-во. — 1921. — № 1-3.

3. Вавилов Н.И. О происхождении гладкоострых ячменей // Тр. по прикл. ботан. и селекции. — 1922. — Т. 12.

4. Вавилов Н.И. О междуродовых гибридах дынь, арбузов и тыкв (К проблеме о нахождении видовых и родовых систематических признаков // Тр. приклад. ботан. и селекции. — 1925. — Т. 14.

5. Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. ботан. и селекции. — 1926. — Т. 16, № 2.

6. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Л., Наука, 1987. — 256 с.

7. Вавилов Н.И. Генетика и ее отношение к агрономии // Там же. — С. 101—109.

8. Вавилов Н.И. О генетической природе озимых и яровых растений // Там же. — С. 110—126.

9. Вавилов Н.И. Закономерности в развитии живого мира // Там же. — С. 127—129.

10. Вавилов Н.И. Закономерности в изменчивости растений // Там же. — С. 130—148.

11. Вавилов Н.И. Генетика // Там же. — С. 149—157.

12. Вавилов Н.И. Гомологические ряды // Там же. — С. 158—159.

13. Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Там же. — С. 160—180.

14. Вавилов Н.И. Насколько вообще приложения менделевских законов в расщеплении гибридов // Там же. — С. 181—188.

15. Вавилов Н.И. Процесс эволюции культурных растений // Там же. — С. 214—223.

16. Вавилов Н.И. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных // Там же. — С. 224—246.

17. Вавилов Н.И., Кузнецова Е.С. О генетической природе озимых и яровых растений // Изв. Саратов. ун-та агр. ф-та. — 1921. — Вып. 1.

18. Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика. — К.: КВИЦ, 2004. — 404 с.

19. Nei M. Gene duplication and nucleotide substitution in evolution // Nature. — 1969. — 221. — P. 40—42.

20. Nei M. Molecular evolutionary genetics. — Columbia Univ. Press, 1987. — 312 p.

21. Novacek M.J. Mammalian phylogeny: Shaking the tree // Nature. — 1992. — 356. — P. 121—125.

22. Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. Genetics. — 1922. — 1, N 1.

23. Vavilov N.I. Die geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen. — Berlin, 1928. — Bd. 1.

Рекомендовал к печати  
П.А. Мороз

*Б.О. Левенко*

Національний ботанічний сад  
ім. М.М. Гришка НАН України,  
Україна, м. Київ

ЗАКОН ГОМОЛОГІЧНИХ РЯДІВ  
У СПАДКОВІЙ МІНЛИВОСТІ М.І. ВАВИЛОВА  
У СВІТЛІ СУЧАСНИХ ДАНИХ МОЛЕКУЛЯРНОЇ  
БІОЛОГІЇ ТА ГЕНЕТИКИ

Аналізується значення відкритого видатним генетиком М.І. Вавиловим закону гомологічних рядів у спадковій мінливості для генетики, селекції та низки проблем еволюції з урахуванням сучасних даних молекулярної біології та генетики. Незважаючи на те, що цей закон був опублікований у 1920 р., коли нічого не було відомо про структуру генома організмів, М.І. Вавилов передбачив рішення низки генетичних проблем, пов'язане із запропонованою ним класифікацією типів мінливості, що дає змогу передбачити існування невідомих для певного виду організму мутацій.

*B.A. Levenko*

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,  
National Academy of Sciences of Ukraine,  
Ukraine, Kyiv

THE LAW OF HOMOLOGOUS SERIES  
OF N.I. VAVILOV IN HEREDITARY  
VARIABILITY IN VIEW OF MODERN DATA  
OF MOLECULAR BIOLOGY AND GENETICS

Value of N.I. Vavilov's law of homologous lines in hereditary variability for genetics, breeding and of some problems of evolution in view of modern data of molecular biology and genetics is briefly analyzed. In spite of the fact that this law has been published in 1920 when nothing was known about genome structure of organisms, N.I. Vavilov expected the solution of some the genetic problems, connected with the classification of types of the variability offered by him, giving possible a prediction of detection of unknown types of mutations for a certain species.