

ЗНАЧЕНИЕ РАБОТ Н. И. ВАВИЛОВА В ОСМЫСЛЕНИИ ДОСТИЖЕНИЙ ГЕНЕТИКИ ПОСЛЕДНЕГО ВРЕМЕНИ

Преобладающая часть более чем 350 опубликованных работ Н. И. Вавилова посвящена генетической проблематике. Несмотря на то, что его творческая деятельность была прервана в полном расцвете сил, он сумел завоевать заслуженную славу одного из ведущих генетиков мира. На обложке журнала «Heredity» напечатаны фамилии 14 крупнейших ученых. Справа от «великой тройки» — Менделя, Дарвина и Моргана стоит имя Вавилова, слева — Иоганнсен.

В настоящем журнале дан разносторонний анализ роли исследований Н. И. Вавилова в развитии генетики и селекции (Фадеева, Шнайдер, 1987). Во избежание повторений автор настоящей статьи поставил перед собой более ограниченную цель. Однако все же обращаем внимание на приведенные слова акад. С. П. Костычева: «По специальности его (т. е. Н. И. Вавилова) нельзя причислить ни к одному из официальных подразделений ботаники. Он идет по особому, им намеченному направлению и является одновременно генетиком, географом, систематиком и физиологом растений...». Весьма правильно подмеченный С. П. Костычевым широкий круг научных интересов (а вместе с тем — научные достижения и эрудиция) Н. И. Вавилова не мог не привести к глубоким научным обобщениям более широкого — эволюционного — плана. Такими обобщениями являются закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и учение о центрах происхождения культурных растений. С точки зрения развития биологической науки вообще и генетики в частности, общая картина эволюции живых существ важна тем, что позволяет придерживаться рамок общей мировоззренческой концепции, которая является критерием соответствия новых открытий в науке реальностям в природе. Каждое новое крупное открытие изменяет и расширяет эти рамки в определенном направлении. Открытия Н. И. Вавилова обогатили наше мировоззрение в области эволюции, сопряженной с деятельностью человека — формирование культурной флоры и связанные с этим формообразовательные процессы дикой растительности.

Для нашей темы особый интерес представляет последняя работа Н. И. Вавилова — опубликованная посмертно — глава для сборника «Критический пересмотр основных проблем генетики» (1965б). Эта работа — своеобразное кредо ученого, в которой он четко и последовательно излагает свое отношение к задачам и достижениям генетической теории селекции вплоть до 1940-го года. Не случайно редакция журнала «Генетика» поместила эту статью после статьи «Насколько всеобще приложение менделевских законов к расщеплению гибридов» (Вавилов, 1965а). Если в первой статье Н. И. Вавилов берет под защиту основные положения менделизма, особенно от резких нападок Т. Д. Лысенко и его сторонников, которые в эти годы сгруппировались вокруг журнала «Ярловизация» и дает «... только самый экстракт всей громады экспериментальных исследований, применительно к критическим высказываниям журнала «Ярловизация»...», то в «Критическом обзоре» он сам подвергает разбору определенную оторванность теоретической генетики от

селекции. Эта объективная научная критика, а не голословная, игнорирующая факты науки и селекционной практики, как у Т. Д. Лысенко. Если по субъективному мнению последнего, само расщепление гибридов отнюдь не обязательно, и применение общих математических закономерностей маловероятно, то Н. И. Вавилов видит отставание теоретической генетики совсем в ином.

Резюмируя критические выступления заграничных селекционеров, Н. И. Вавилов пишет: «Никто... не отрицает ни основ современной генетики, ни менделизма, ни учения о чистых линиях, но... этого еще недостаточно, нужна более конкретная действенная теория применительно к важнейшим объектам с учетом признаков, комплексов признаков» (1965б, с. 23).

Ясное методическое изложение последних работ Н. И. Вавилова, кроме высокой эрудиции автора, обусловлено и их дискуссионным характером. Не менее важно и то, что эти статьи близки нам по времени, так как развитие генетики 30-х годов шло весьма стремительно.

Большое методологическое значение представляет для нас вавиловский анализ недостатков и серьезных просчетов, допущенных в разные периоды развития генетики, в первую очередь в результате одностороннего подхода и чрезмерного увлечения новыми фактами. Н. И. Вавилов подробно анализирует положение в первые десятилетия нашего века, для которых характерна широкая постановка под влиянием экспериментов Г. Менделя опытов по гибридизации. Возможность точного учета процессов расщепления и поведения отдельных признаков в потомстве изучаемых индивидуумов пошатнула веру в основанное на идеях Кьювье учение о корреляциях — об огромной роли корреляционных связей между природой и живым организмом, которые были основой естественного отбора в дарвиновском понимании, а также в селекции многих культур растений и пород животных.

Н. И. Вавилов справедливо отмечает, что «... как это не раз наблюдалось в развитии научных установлений, обобщающая мысль пошла в крайности... Генетическая, а за ней и селекционная мысль под влиянием менделизма устремляется к упрощенному пониманию организма как мозаики признаков, в которой можно заменить одни звенья другими» (1965б, с. 26). «Однако более тщательное изучение фактов вскоре вскрыло значительно большую сложность явлений, далекую от простых схем, которые... можно еще встретить в современной генетической, особенно учебной литературе. Точные эксперименты и факты приводят к усложнению генетической теории» (там же, с. 27).

Н. И. Вавилов подчеркивает большую роль в правильном понимании генетики расщепления при скрещивании организмов учения о полимерии — обусловленности признаков многими генами. Создание этого учения в первую очередь заслуга Г. Нильсона-Эле, богатый практический опыт которого по выведению сортов пшеницы и овса позволил накопить множество фактов о трансгрессии признаков: от скрещивания недостаточно холодостойких родителей — более холодостойкие гибриды, от скрещивания поражаемых ржавчиной родителей — менее поражаемые, от двух ранних родителей — позднеспелые гибриды и т. д. Эти факты способствовали более глубокому пониманию сложных генетических процессов и дальнейшему развитию генетических основ селекции.

Вновь положение ухода от реальности создалось в генетике в период увлечения первыми успехами молекулярной генетики и генетической инженерии. Чрезмерный оптимизм отразился даже на весьма солидных решениях директивных органов, в особенности в области медицинской генетики. И в селекции сильны были настроения «замены одного звена другими». Явление это было глобальное — нигде не удалось достичь ожидаемых результатов.

В настоящее время в очередной раз происходит весьма бурное накопление новых данных, в особенности в области структуры и функционирования генома, а в более широком плане — внутриклеточного генетического материала вообще. Резюмируя данные мировой науки о состоянии ДНК генома по обстоятельной сводке М. Д. Голубовского (1985), следует отметить, что наследственную основу вида целесообразно разделить на два компонента — облигатный (ОК) и факультативный (ФК). ОК — это то наследственное вещество, которое образует совокупность генов ядра и органелл, все то, что в классической генетике отражается на генетических картах. Структура, расположение и количество ОК жестко предопределены.

ФК клетки состоит из последовательностей ДНК, количество и топография которых могут свободно варьировать как у вида, так и у особи, и даже у клеток одного и того же организма. К нему относится фракция высокоповторяющейся ДНК, как правило, не способная к транскрипции. Последовательности этой фракции расположены блоками и дублированы сотни тысяч и миллионы раз, составляют у разных видов 1—80% генома. Вторая фракция — умеренно повторяющиеся (от 10 до 10⁵ раз) последовательности, составляет у эукариот 10—30% генома. В эту группу входит и некоторая часть ОК — семейства повторных жизненно важных генов, но подавляющую долю также составляет ФК. Третья фракция — рассеянные по геному осколки генов ОК — их безынтронные копии («псевдогены»), не способные к транскрипции, четвертая — частично или полностью интегрированные в разные участки хромосом хозяина эндогенные вирусы.

Внегеномные элементы ФК имеются и в цитоплазме.

Структурная часть генотипа клетки эукариот представляет собой сложную систему взаимодействующих информационных молекул. Изучение этой системы, по мнению Р. Б. Хесина (1985), должно вестись средствами и на языке популяционной генетики.

На вероятную эволюционную роль избыточного генетического материала обращал внимание С. Оно (1973). Его книга «Генетические механизмы прогрессивной эволюции» — первая попытка обобщить в эволюционном плане данные «новой волны» молекулярной генетики.

Переходы ОК ↔ ФК имеют бесспорное отношение к проблеме регулирования деятельности гена. М. Д. Голубовский (1985), ссылаясь на работу В. В. Велькова (1982) считает, что наблюдаемый в процессе амплификации переход ОК ↔ ФК может быть универсальным путем для достижения клеточной адаптации к факторам, лимитирующим рост и развитие. Он обращает внимание на относительно свободный переход генетических элементов ОК в ФК, что было полной неожиданностью для цитогенетиков.

Автор настоящей статьи работает над проблемой реализации гена на модели хлорофильной мутации ячменя по существу уже с 1957 г. Большинство наших исследований выполнено с участием Г. Н. Шангина-Березовского и И. С. Орав. Первый этап исследований обобщен в двух монографиях (Орав и др., 1972; Калам, Орав, 1974), последние результаты — в ряде статей (Орав, 1981, 1983, 1987). Нами было показано, что реализация мутантного гена в пострадиационных популяциях и популяциях, подвергнутых высокоэффективному химическому воздействию (*N*-нитрозо-*N*-алкилмочевины, этиленимин), повышается существенно после дополнительного предпосевого химического воздействия биологически активными соединениями («выявляющее воздействие»). Такими веществами в наших опытах служили стимуляторы роста — гидразин-хлорид, сланцевое ростовое вещество, эндогенные ферменты ячменя (альфаамилаза, солод) и некоторые мутагены в слабых (маломутагенных) концентрациях. Было показано, что разные типы хлорофильных

мутаций ведут себя после выявляющего воздействия по-разному: дают значительный эффект (дополнительный выход мутантов в несколько раз и более), несколько более слабый эффект (дополнительный выход 100—150%), или же практически не реагируют на воздействие.

В параллельных опытах с воздействием гидразинхлорида Г. Н. Шангин-Березовский показал, что аналогичный эффект наблюдается также у нехлорофильных мутаций, притом как общая картина, так и количественная характеристика эффекта были весьма близкими (Шангин-Березовский и др., 1973). Нами был сделан вывод, что индуцированная реализация мутантного гена, скорее всего, является общим свойством регуляторной деятельности генетического аппарата. Косвенным доказательством этого была высокая повторяемость эффекта при разных схемах опыта и воздействиях.

Опыты Г. Н. Шангина-Березовского показали также, что специфическая для ячменя смесь ферментов — солод, как и альфаамилаза, повышает в поколении после обработки выход измененных форм в среднем на 250% и в контрольных (не обработанных мутагенами) популяциях. Таким образом, природные популяции ячменя также содержат значительное количество малопенетрантных и скрытых генов, которые для проявления нуждаются в дополнительном воздействии (Шангин-Березовский, Орав, 1975). Индуцированную реализацию мутантных генов в наших опытах можно рассматривать как модельный случай, отражающий реальную обстановку природных популяций в дестабилизирующих условиях.

Проблема дестабилизирующих условий тесно связана с учением Н. И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений (Вавилов, 1967б). Если до него районами происхождения культурных растений считались области древних цивилизаций с благоприятными климатическими условиями, то он показал, что наибольшее разнообразие форм наблюдается именно в районах с изменчивыми условиями, например, предгорий. Полвека спустя академик Д. К. Беляев создал стройное учение о дестабилизирующем отборе и уделил большую роль в этом отборе деятельности человека, в частности в условиях одомашнивания животных. Те сдвиги, которые наблюдаются при domestикации животных в течение ограниченного числа поколений, необъяснимы с точки зрения классического популяционно-генетического подхода, но объяснимы с позиции наличия запасного неактивного генетического материала, способного после индуцирующего воздействия активизироваться и выполнять способствующую формообразовательному процессу функцию в конкретных новых условиях. В этом вопросе наши результаты перекликаются с идеей М. Д. Голубовского о наличии, кроме мутационной и вариационной изменчивости, эпигенетической формы изменчивости, для которой характерно изменение активности генетического материала без изменения его структуры. Он пишет: «Выбор режима функционирования (в простейшем случае — есть или нет активности структурного гена) зависит от регуляторных молекул, циркулирующих в клетке» (Голубовский, 1985, с. 154). Нам представляется, что примененные в наших опытах биологически активные соединения в конкретных условиях обработки, как и в реальных природных условиях эндогенные ферменты солода, играют роль пускового механизма регулирующего компонента эпигена.

В настоящем номере журнала опубликована статья с изложением первых практических результатов, полученных с применением немутагенного индуктора диметилсульфоксида (Кюйтс и др., 1987). В ходе эксперимента Х. Кюйтсу удалось выделить у раннеспелого сорта 'Отра' еще более раннеспелую форму ярового ячменя. Пока нет теоретических основ применения эпигенетической изменчивости в селекции растений, можно лишь делать предположения о богатых перспективах индуциро-

ванной реализации скрытого генетического материала. В такой ситуации одним из реальных путеводителей в пока еще не изученной эпигенетической изменчивости может служить вавилонское учение о рядах гомологической изменчивости (Вавилов, 1967а). Любимым объектом исследований Н. И. Вавилова была пшеница, следующее место бесспорно принадлежало ячменю (Трофимовская, 1969). Благодаря работе Н. И. Вавилова и его сотрудников была собрана коллекция, включающая более 10 000 образцов ячменя из 65 стран мира. Только в основном очаге происхождения ячменя — маленькой по территории Эфиопии он обнаружил 38 ботанических разновидностей ячменя, из них 16 были ранее неизвестны. В результате исследований Н. И. Вавилова и его учеников — А. А. Орлова, Х. Ф. Бахтеева и др., наследственный потенциал и богатство форм ячменя хорошо изучены, и ячмень как самоопылитель и диплоидное растение с простым геномом и широким диапазоном мутаций представляет собой исключительно удобный объект для изучения теоретических проблем генетики, например, эпигенеза и реализации генетического материала.

Нельзя не подчеркнуть то большое значение, которое Н. И. Вавилов придавал частной генетике культурных растений. Знание частной генетики конкретной культуры — по Н. И. Вавилову — это как научная основа селекции, так и ключ к пониманию эволюции культуры. В этом аспекте для нас прекрасным образом могут служить его работы по пшенице.

Н. И. Вавилов является для нас примером учителя методологии науки. В своих принципиальных работах, которых мы смогли коснуться лишь поверхностно, он показал глубокое диалектическое понимание науки, системный подход и умение вычленить основное звено развития науки на данном этапе ее развития. Его критика всегда конкретна, это не критика ради критики, а критика ради направления научной мысли в правильное русло и ускорения ее продвижения.

Научному мышлению Н. И. Вавилова характерны два подхода, при этом он придерживается их будто стихийно, органически, они как бы свойства этого самого мышления. Первый из них — глубокий эволюционизм. О его причинах мы уже знаем — он покоится на широкой эрудиции ученого и прекрасном знании фактического материала. Ему не надо было придумывать эволюцию, например, пшениц; он увидел ее собственными глазами, вернее, увидел ее отражение в богатстве сохранившихся форм. А переходить от одного таксона культурных растений к другому несложно, руководствуясь таким замечательным путеводителем, как закон гомологических рядов.

Другой характерный вавиловский подход — это практицизм в хорошем смысле слова, признание важнейшим критерием теории практику. Этот подход тоже органичен, им пронизаны все работы ученого. Для него генетика — в первую очередь научная основа селекции, и в этом ее функциональное предназначение.

Эти два подхода Н. И. Вавилов проводил в жизнь в своих исследованиях на самом высоком уровне.

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И. Насколько всеобщее приложение менделевских законов к расщеплению гибридов. — *Генетика*, 1965а, 1, № 1, 13—19.
- Вавилов Н. И. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных. — *Генетика*, 1965б, 1, № 1, 20—40.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — В кн.: *Избранные произведения в двух томах*. 1, Л., 1967а, 7—61.
- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. — В кн.: *Избранные произведения в двух томах*. 1, Л., 1967б, 88—202.
- Вельков В. В. Амплификация генов в прокариотных и эукариотных системах. — *Генетика*, 1982, 18, № 4, 529—542.

- Голубовский М. Д. Организация генотипа и формы наследственной изменчивости эукариот. — В кн.: Молекулярные механизмы генетических процессов. М., 1985, 146—162.
- Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллин, 1974.
- Кюйтс Х., Орав Т., Ярве К. Возможное применение эпигенетической изменчивости в селекции ячменя. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1987, 36, № 4, 296—300.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973.
- Орав Т. Проблема пенетрантности гена и его реализации: теоретический и практический аспекты. — В кн.: Академия наук Эстонской ССР в 1973—1979 гг. Таллин, 1981, 214—224.
- Орав Т. Индуцированная активация мутантного гена как способ изучения поведения скрытых и малопенетрантных генов в эволюционном процессе. — В кн.: Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983, 102—114.
- Орав Т. Определенные аспекты реализации гена как условия его участия в эволюционных процессах. — В кн.: Теоретические проблемы эволюционной биологии. Тарту, 1987 (в печати).
- Орав Т., Шангин-Березовский Г. Н., Орав И. Радиационный мутагенез и модифицирующие его условия. Таллин, 1972.
- Трофимовская А. Я. Селекционные признаки ячменя в гецентрах, открытых Н. И. Вавиловым. — В кн.: Н. И. Вавилов и сельскохозяйственная наука. М., 1969, 287—308.
- Фадеева Т., Шнайдер Т. Роль исследований Н. И. Вавилова в развитии генетики и селекции. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1987, 36, № 4, 261—267.
- Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М., 1985.
- Шангин-Березовский Г., Прийлинн О., Орав Т. Различная чувствительность хлорофильных и нехлорофильных мутаций к постмутагенному действию гидразинхлорида. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1973, 22, № 2, 132—140.
- Шангин-Березовский Г., Орав Т. Влияние альфаамилазы и солода на реализацию вызванных этиленмином хлорофильных мутаций. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1975, 24, № 1, 42—50.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
12/V 1987

Toivo ORAV

NIKOLAI VAVILOVI TÖÖDE TÄHTSUSEST GENEETIKA VIIMASE AJA SAAVUTUSTE LAHTIMÕTESTAMISEL

Akadeemik Nikolai Vavilovi enam kui 350 publikatsioonist on suur osa vahetult seotud geneetiliste probleemidega. N. Vavilov suhtus geneetika saavutustesse kriitiliselt, hoiatas ühe või teise konkreetse edusammu ühekülgse ülehindamise eest (näiteks alahinnati G. Mendeli lahkneemiseaduste rakendamise mõjul loodiste bioloogiliste korrelatsioonide osa looduslikus ja kunstlikus valikus).

N. Vavilovi lähenemisviisile oli iseloomulik evolutsionism, mis tema juures tugines üksikute kultuurtaimede ja nende metsikute sugulasliikide vormirikkuse sügavale tundmisele (eriti nisu puhul), samuti geneetika vaatlemine sordi- ja tõuaretuse teoreetilise baasina. Epigeneetilise muutlikkuse kasutamisel sordiaretuses võib tugineda N. Vavilovi päriliku muutlikkuse homologilistele ridadele.

Toivo ORAV

THE IMPORTANCE OF N. VAVILOV'S ESSAYS IN COMPREHENSION OF THE LATEST ACHIEVEMENTS OF GENETICS

Most of the 350 scientific essays written by Academician N. Vavilov are closely connected with the problems of genetics. His approach to the achievements of genetics was a critical one. He warned against the overestimation of one or another concrete achievement (for example, under the influence of Mendel's laws the role of general correlations in natural and artificial selection processes was underestimated).

Characteristic of N. Vavilov was an evolutionary approach, based on the profound knowledge of the variability of forms of cultivated plants and their wild relatives (especially of wheat), as well as considering genetics a theoretical basis of plant and animal selection.

In the use of epigenetic variability in plant selection we can ground on Vavilov's law of the homologous series of hereditary variation.