

## Содержание

|                                                                                                                                                                                                                        |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>ГЛОБАЛИЗМ ОБОБЩЕНИЙ НИКОЛАЯ ИВАНОВИЧА ВАВИЛОВА</b><br><i>В.К. Шумный</i> .....                                                                                                                                      | 477 |
| <b>К 120-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Н.И. ВАВИЛОВА</b><br><i>Н.П. Гончаров</i> .....                                                                                                                                         | 479 |
| <b>Н.И. ВАВИЛОВ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОТДЕЛЕ ГЕНЕТИКИ ВНИИ РАСТЕНИЕВОДСТВА</b><br><i>Б.В. Ризин</i> .....                                                                                 | 525 |
| <b>КОНЦЕПЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ГОМОЛОГИИ: ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР И СОВРЕМЕННЫЕ ВЗГЛЯДЫ</b><br><i>Н.Н. Юрченко, И.К. Захаров</i> .....                                                                                          | 537 |
| <b>ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ МЕХА У АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (<i>MUSTELA VISON SCHREBER, 1777</i>) В УСЛОВИЯХ ДОМЕСТИКАЦИИ</b><br><i>О.В. Трапезов</i> .....                                                  | 547 |
| <b>ЦЕНТРЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ</b><br><i>Н.П. Гончаров</i> .....                                                                                                                                          | 561 |
| <b>«НАШ УЧИТЕЛЬ» ДИОНИСИЙ ЛЕОПОЛЬДОВИЧ РУДЗИНСКИЙ: К ИСТОКАМ ДИСЦИПЛИНАРНОГО СТРОИТЕЛЬСТВА СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ В РОССИИ</b><br><i>О.Ю. Елина</i> .....                                                                   | 575 |
| <b>КОНСТАНТИН АНДРЕЕВИЧ ФЛЯКСБЕРГЕР – ОСНОВОПОЛОЖНИК НАУЧНОГО ИЗУЧЕНИЯ ПШЕНИЦЫ В РОССИИ</b><br><i>О.П. Митрофанова, Р.А. Удачин</i> .....                                                                              | 591 |
| <b>РОЛЬ КОЛЛЕКЦИИ СИБИРСКОГО ГЕНОФОНДА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР В СОЗДАНИИ НОВЫХ СОРТОВ</b><br><i>И.Е. Лихенко, П.И. Степочкин, П.Л. Гончаров, Ю.А. Христов, Е.Г. Гринберг, Г.В. Артемова, А.Ф. Зырянова</i> ..... | 609 |

|                                                                                                                                                                                                                 |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>ФЕНОМЕН ПРИАНГАРЬЯ (к 100-летию Тулунской ордена Трудового Красного Знамени государственной селекционной станции)</b>                                                                                        |     |
| <i>П.Л. Гончаров</i> .....                                                                                                                                                                                      | 617 |
| <b>ЖИЗНЬ И ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ АКАДЕМИКА ВАСХНИЛ МИХАИЛА АФАНАСЬЕВИЧА ЛИСА-ВЕНКО: К 110-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ</b>                                                                                                      |     |
| <i>И.П. Калинина</i> .....                                                                                                                                                                                      | 622 |
| <b>ПРОБЛЕМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО И ПРИОБРЕТЕННОГО ИММУНИТЕТА РАСТЕНИЙ.<br/>К РАЗВИТИЮ ИДЕЙ Н.И. ВАВИЛОВА</b>                                                                                                           |     |
| <i>В.А. Пухальский, Т.И. Одинцова, Л.И. Извекова, Э.Н. Андреева, Т.В. Коростылева,<br/>Е.А. Истомина, А.А. Славохотова, А.Н. Шиян, Г.В. Козловская, Л.А. Оболенкова,<br/>Е.Д. Бадаева, Е.Н. Билинская</i> ..... | 631 |
| <b>ОТДАЛЕННЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ КАК ИСТОЧНИК РАСШИРЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ<br/>УСТОЙЧИВОСТИ КУКУРУЗЫ</b>                                                                                                                   |     |
| <i>В.А. Соколов, Т.К. Тараканова, Э.А. Абдырахманова</i> .....                                                                                                                                                  | 650 |
| <b>ДЕЙСТВИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА У КРОЛИКОВ И НОРОК В НАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД</b>                                                                                                                                      |     |
| <i>Р.М. Нигматуллин</i> .....                                                                                                                                                                                   | 657 |
| <b>ИНДУКЦИЯ ТРАНСПОЗИЦИЙ МОБИЛЬНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В ГЕНОМЕ<br/><i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i> РАЗЛИЧНЫМИ СТРЕССОВЫМИ ФАКТОРАМИ</b>                                                                      |     |
| <i>Л.А. Васильева, О.В. Выхристюк, О.В. Антоненко, И.К. Захаров</i> .....                                                                                                                                       | 662 |
| <b>МИР ЭВОЛЮЦИОНИСТА ДЖУЛИАНА ХАКСЛИ (о книге: Я.М. Галл. Джулиан Сорелл<br/>Хаксли. 1887–1975)</b>                                                                                                             |     |
| <i>М.Д. Голубовский</i> .....                                                                                                                                                                                   | 672 |
| <b>80 ЛЕТ ИЗВЕСТНОМУ ГЕНЕТИКУ ПШЕНИЦЫ КРУПНОВУ ВАСИЛИЮ АНАНЬЕВИЧУ</b>                                                                                                                                           |     |
| <i>С.Н. Сибикеев, С.А. Воронина, А.Е. Дружин, Т.Д. Голубева, Т.В. Калинцева</i> .....                                                                                                                           | 682 |
| <b>ЧТЕНИЯ, ПОСВЯЩЕННЫЕ ПАМЯТИ В.И. КОРОГОДИНА И В.А. ШЕВЧЕНКО</b>                                                                                                                                               |     |
| <i>Р.М. Алексахин, А.В. Панов</i> .....                                                                                                                                                                         | 684 |
| <b>ЧТЕНИЯ И КОНКУРС МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ ПАМЯТИ В.И. КОРОГОДИНА И В.А. ШЕВЧЕНКО</b>                                                                                                                                   |     |
| <i>В.Л. Корогодина</i> .....                                                                                                                                                                                    | 687 |

## Content

|                                                                                                                                                                                                                                         |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>GLOBAL GENERALIZATIONS OF NIKOLAY IVANOVICH VAVILOV</b><br><i>V.K. Shumny</i> .....                                                                                                                                                  | 477 |
| <b>TO 120 YEARS ANNIVERSARY OF N.I. VAVILOV</b><br><i>N.P. Goncharov</i> .....                                                                                                                                                          | 479 |
| <b>N.I. VAVILOV AND MAIN RESEARCH VECTORS AND RESULTS OBTAINED IN PLANT GENETIC DEPARTMENT OF VAVILOV INSTITUTE OF PLANT INDUSTRY</b><br><i>B.V. Rigin</i> .....                                                                        | 525 |
| <b>THE CONCEPT OF BIOLOGICAL HOMOLOGY: HISTORICAL AND CONTEMPORARY VIEW</b><br><i>N.N. Yurchenko, I.K. Zakharov</i> .....                                                                                                               | 537 |
| <b>HOMOLOGOUS SERIES OF FUR COLOUR VARIABILITY IN AMERICAN MINK (<i>MUSTELA VISON</i> SCHREBER, 1777) DETECTED UNDER DOMESTICATION</b><br><i>O.V. Trapezov</i> .....                                                                    | 547 |
| <b>THE CENTERS OF CULTIVATED PLANTS ORIGIN</b><br><i>N.P. Goncharov</i> .....                                                                                                                                                           | 561 |
| <b>«OUR TEACHER» DIONISY LEOPOLDOVICH RUDZINSKY: BACK TO THE SOURCES OF PLANT BREEDING IN RUSSIA</b><br><i>O.Yu. Elina</i> .....                                                                                                        | 575 |
| <b>KONSTANTIN ANDREEVICH FLAKSBERGER – THE FOUNDER OF WHEAT SCIENTIFIC INVESTIGATIONS IN RUSSIA</b><br><i>O.P. Mitrofanova, R.A. Udachin</i> .....                                                                                      | 591 |
| <b>THE ROLE OF SIBERIAN GENE POOL COLLECTIONS IN THE PRODUCTION OF NEW CULTIVARS OF AGRICULTURAL PLANTS</b><br><i>I.E. Likhenko, P.I. Stepochkin, P.L. Goncharov, Y.A. Khristov, E.G. Grinberg, G.V. Artemova, A.F. Zyryanova</i> ..... | 609 |

|                                                                                                                                                                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>THE PHENOMENON OF PRIANGARYE (ON 100 YEARS ANNIVERSARY OF TULUN STATE PLANT BREEDING STATION)</b>                                                                                                          |     |
| <i>P.L. Goncharov</i> .....                                                                                                                                                                                   | 617 |
| <b>THE LIFE-SPAN AND ACTIVITY OF ACADEMICIAN MIKHAIL AFANASYEVICH LISAVENKO: ON 110 YEARS ANNIVERSARY OF THE BIRTH</b>                                                                                        |     |
| <i>I.P. Kalinina</i> .....                                                                                                                                                                                    | 622 |
| <b>THE PROBLEMS OF NATURAL AND INDUCED IMMUNITY IN PLANTS</b>                                                                                                                                                 |     |
| <i>V.A. Pukhalskij, T.I. Odintsova, L.I. Izvekova, E.N. Andreeva, T.I. Korostyleva, E.A. Istomina, A.A. Slavokhotova, A.N. Shiyan, G.V. Kozlovskaya, L.A. Obolenkova, E.D. Badaeva, E.N. Bilinskaya</i> ..... | 631 |
| <b>DISTANT HYBRIDIZATION AS METHOD FOR INCREASING CORN ECOLOGICAL TOLERANCE</b>                                                                                                                               |     |
| <i>V.A. Sokolov, T.K. Tarakanova, E.A. Abdyrahmanova</i> .....                                                                                                                                                | 650 |
| <b>THE EFFECT OF NATURAL SELECTION ON THE NATAL PERIOD IN RABBITS AND MINKS</b>                                                                                                                               |     |
| <i>R.M. Nigmatullin</i> .....                                                                                                                                                                                 | 657 |
| <b>INDUCTION OF MOBILE GENETIC ELEMENTS TRANSPOSITIONS IN <i>DROSOPHILA MELANO-GASTER</i> GENOME BY DIFFERENT STRESS FACTORS</b>                                                                              |     |
| <i>L.A. Vasilyeva, O.V. Antonenko, O.V. Vikhristyuk, I.K. Zakharov</i> .....                                                                                                                                  | 662 |
| <b>THE WORLD OF EVOLUTIONIST JULIAN HUXLEY (comments on the book of Ya.M. Gall)</b>                                                                                                                           |     |
| <i>M.D. Golubovsky</i> .....                                                                                                                                                                                  | 672 |
| <b>80 YEARS JUBILEE OF KRUPNOV VASILIIY ANANIEVICH, A FAMOUS WHEAT GENETICIST</b>                                                                                                                             |     |
| <i>S.N. Sibikeev, S.A. Voronina, A.E. Druzhin, T.D. Golubeva, T.V. Kalintseva</i> .....                                                                                                                       | 682 |
| <b>THE READINGS COMMEMORATING V.I. KOROGODIN AND V.A. SHEVCHENKO</b>                                                                                                                                          |     |
| <i>P.M. Alexahin, A.V. Panov</i> .....                                                                                                                                                                        | 684 |
| <b>THE READINGS AND COMPETITION AMONG THE YOUNG SCIENTISTS COMMEMORATING V.I. KOROGODIN AND V.I. SHEVCHENKO</b>                                                                                               |     |
| <i>V.L. Korogodina</i> .....                                                                                                                                                                                  | 687 |

*Выпуск «Информационного вестника ВОГиС» посвящен 120-летию со дня рождения выдающегося советского биолога-энциклопедиста, генетика и эволюциониста, ботаника и растениевода, географа и путешественника, организатора отечественной биологической и аграрной науки академика Николая Ивановича ВАВИЛОВА.*

*В золотой фонд мировой науки вошли его закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, теория центров происхождения возделываемых растений, учение об исходном материале для селекции, теория иммунитета растений.*

*Его имя носят: Институт общей генетики РАН (г. Москва), ВНИИ растениеводства РАСХН (г. Санкт-Петербург), Саратовский государственный аграрный университет, Полтавская сельскохозяйственная опытная станция (Украина), Украинское общество генетиков и селекционеров, Вавиловское общество генетиков и селекционеров.*

*В 1965 г. Президиум АН СССР учредил премию имени академика Н.И. Вавилова за выдающиеся успехи в области генетики, селекции и растениеводства.*

Приглашенный редактор выпуска д.б.н. Н.П. Гончаров



**Николай Иванович  
ВАВИЛОВ**

(1887–1943)

## ГЛОБАЛИЗМ ОБОБЩЕНИЙ НИКОЛАЯ ИВАНОВИЧА ВАВИЛОВА

Настоящий выпуск «Информационного вестника ВОГиС» посвящен Николаю Ивановичу Вавилову, выдающемуся биологу первой половины XX в. За свои 56 лет жизни он сделал три гениальных обобщения:

- 1) обосновал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости;
- 2) открыл центры происхождения культурных растений;
- 3) заложил теоретические основы селекции растений.

Каждое из обобщений имело огромные последствия для развития естествознания и практических сфер приложения, особенно селекции.

С годами открытия Н.И. Вавилова не только не устаревали, а дополнялись новыми данными, подтверждая их правильность и открывая огромные возможности для науки и практики. О научных заслугах Н.И. Вавилова написано и сказано много. К юбилейной дате мы должны оценить значение личности Н.И. Вавилова в развитии отечественной генетики, селекции и растениеводства, в борьбе за научную истину.

Н.И. Вавилов и Ю.А. Филипченко являются создателями знаменитой ленинградской школы генетиков, организаторами первой университетской кафедры по генетике и селекции в Ленинградском госуниверситете; Всесоюзного института растениеводства, Института генетики АН СССР, базировавшегося первоначально в г. Ленинграде. Из этой школы вышли многие известные генетики: Ф.Г. Добржанский, Ю.Я. Керкис, М.И. Хаджинов, А.А. Прокофьева-Бельговская, М.А. Бельговский, Я.Я. Лусс, А.Н. Лутков, Ю.П. Мирюта, М.Е. Лобашев, В.С. Кирпичников и многие другие.

Ленинградским детищем Н.И. Вавилова был и созданный им Всесоюзный институт растениеводства, на базе которого была собрана мировая коллекция герминоплазмы растений, позволившая экспериментально обосновать закон гомологических рядов, центры проис-

хождения культивируемых растений, заложить теоретический фундамент селекции.

Организация по инициативе Н.И. Вавилова Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина и назначение его ее первым президентом, переезд Института генетики АН СССР в Москву значительно ужесточили рабочий график Н.И. Вавилова и его дополнительным рабочим местом стал поезд Москва–Ленинград с сокращением в суточном графике часов для сна до четырех.

Однако самая яркая, но и наиболее тяжелая страница его жизни была связана с борьбой за генетику, противостоянием Т.Д. Лысенко и его сторонникам. Сегодня во многих литературных источниках о Н.И. Вавилове проскальзывает в его адрес упрек в том, что на первом этапе он поддержал Т.Д. Лысенко, способствовал его избранию академиком АН Украины и АН СССР, что соответствует действительности, но это свидетельствует лишь о том, что Н.И. Вавилов как в высшей степени интеллигентный, порядочный и доброжелательный человек поддерживал многих начинающих в науке, активных и амбициозных, предлагающих новые решения сельскохозяйственных проблем. Из сотен поддержанных он ошибся в одном случае, не разглядев в Т.Д. Лысенко политико-идеологической составляющей в его деятельности. И когда он понял свою ошибку, то стал главным оппонентом лысенкоизму, последовательным и непримиримым. Ведь это Н.И. Вавилов заявил: «На костер пойдем, гореть будем, но от своих убеждений не откажемся!». За свою непримиримость к лысенкоизму, бескомпромиссность в борьбе за научную истину он отдал жизнь. И упреки в поддержке Т.Д. Лысенко в начале его научной деятельности являются крайне необъективными и несправедливыми.

Сегодня, когда расшифрованы сотни геномов прокариотических и эукариотических организмов, появилось новое направление сравнительной геномики, закон гомологических

рядов в наследственной изменчивости получил дополнительное подтверждение. В его основе лежат как высокая степень гомологии аллелей, так и появление сходных спектров мутаций. Приходится только удивляться гениальной прозорливости Н.И. Вавилова, который уже на первом этапе развития генетики, анализируя генетические коллекции растений, увидел фундаментальную закономерность эволюции видов.

Открытие центров происхождения культивируемых растений имеет огромное значение для селекции, но наряду с этим не меньшее значение оно имеет для понимания истории цивилизаций, огромных последствий перехо-

да человека к оседлому образ жизни. Первый исследовательский процесс, который освоил человек, была domestикация диких животных и растений, необходимых ему для воспроизводства с целью обеспечения себя продовольствием. И это был первый этап селекции, науки и технологии, обеспечивающий человека мощными продуцентами – сортами растений, породами животных и штаммами микроорганизмов.

Именно Н.И. Вавилов подытожил достижения селекции за период в 10–12 тысяч лет и своими гениальными обобщениями предопределил ее успехи в будущем.

Человечество всегда будет благодарно ему за это.

**В.К. Шумный**

## К 120-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Н.И. ВАВИЛОВА

Н.П. Гончаров

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: gonch@bionet.nsc.ru

Рассматривается научно-организационная деятельность Н.И. Вавилова по реорганизации Отдела прикладной ботаники и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета Наркомзема РСФСР во Всесоюзный институт растениеводства ВАСХНИЛ, по организации сбора и целенаправленного, широкомасштабного изучения разнообразия возделываемых культур всего мира, а также становлению одной из крупнейших мировых коллекций гермиплазмы культурных растений.

*Vita brevis, ars longa*

Деятельность первых заведующих Бюро по прикладной ботанике Ученого комитета Министерства земледелия и государственных имуществ (с 1917 г. Отдела прикладной ботаники и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета (ОПБиС СХУК)) А.Ф. Баталина, И.П. Бородин и Р.Э. Регеля была нами рассмотрена ранее (Гончаров, 2007а). На их могучих плечах его пятый директор Николай Иванович Вавилов создал одно из самых уникальных растениеводческих учреждений мира – Всесоюзный институт растениеводства (ВИР, ныне Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург). В настоящее время мировая коллекция Института является одной из крупнейших в мире (Алексанян, 2003). Ее стоимость оценивается экспертами Всемирного генбанка в 200 триллионов рублей (Бережной, Удачин, 2001), и весь цивилизованный мир для удовлетворения все расширяющегося спектра потребностей своих граждан нуждается в ней все больше и больше (Сваминатан, 1989).

Значение того, что сделано Н.И. Вавиловым и руководимым им коллективом ОПБиС (позже Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур (ИПБиНК) и ВИР) в биологической и сельскохозяйственной науке сложно недооценивать. Кроме того, «Вавилов был одним из тех ученых, которые прорвали в те годы глухую стену блокады, отделявшую нас от остального мира» (цит. по: Бахтеев и др., 1959. С. 15). Однако, как справедливо отмеча-

ет Е.С. Левина (1991), «содержание научного творчества Н.И. Вавилова в значительной его части осталось неизвестным широкому читателю даже в общих чертах. Более того, ... оценки специалистов несут порой следы тенденциозности, грешат неточностями, подхваченными и умноженными журналистами и публицистами» (С. 224). В большинстве своем такая «околонаучная» литература не способствует прояснению интересующего нас вопроса, так же этому не способствуют книги и статьи, написанные «как итог многолетнего... ознакомления с публикациями... о жизни и работе Н.И. Вавилова» (Шайкин, 2006, С. 7) и все еще случайный подбор введенных в научный оборот источников. Еще одним препятствием для изучения некоторых важных эпизодов его жизни и деятельности является недостаток и самих этих источников. В литературе, посвященной Н.И. Вавилову (вавилониане), чаще всего рассматривается его личная трагедия (см., например, Левина, 1991; Бережной, Удачин, 2001; Шноль, 2001; и др.) и не рассматривается трагедия созданного им Института, после его ареста «по инерции» работавшего в заданном им направлении еще не одно десятилетие. Институт переживал взлеты и падения, в том числе и «ренессанс» в годы руководства Институтом действительным членом и вице-президентом ВАСХНИЛ Д.Д. Брежневым (Цицин и др., 1975), но никогда он больше не стал «Вавилоном». В настоящее время судьба учреждения, обладающего крупнейшей в мире

коллекцией гермиплазмы возделываемых растений, не ясна. Коллекции материальной культуры, к каким относится и вировская, являются достоянием всего человечества и должны закрепляться и жить, а не умирать вместе с их создателями. Особенно в то время, когда проблема сохранения генофонда осознается по крайней мере научным сообществом «как ответственность перед дальнейшей эволюцией» (Frankel, 1974).



### Николай Иванович Вавилов (1887–1943)

Николай Иванович Вавилов родился в г. Москве 13(25) ноября 1887 г. в семье выходца из крестьян, позже ставшего московским купцом 2-й гильдии и совладельцем торгового дома «Вавилов и Удалов». Н.И. Вавилов окончил Московский сельскохозяйственный институт (МСХИ) в 1911 г.<sup>1</sup> Прошел практику в ряде ведущих сель-

скохозяйственных опытных учреждений Российской Империи: в марте–сентябре 1910 г. был практикантом на Полтавской опытной станции (руководитель Сергей Федорович Третьяков), в ноябре 1911 г.–феврале 1912 г. – практикантом в Бюро по прикладной ботанике (руководитель Роберт Эдуардович Регель) и Бюро по микологии и фитопатологии (руководитель Артур Артурович Ячевский). В 1911–1912 и 1914–1917 гг. – практикант на Селекционной станции МСХИ (руководители Дионисий Леопольдович Рудзинский и Сергей Иванович Жегалов). В 1913–1914 гг. стажировался в Англии (у У. Бэтсона, В. Блакмана и Р. Пеннета<sup>2</sup>), во Франции (на селекционно-семеноводческой фирме Вильморенов) и в Германии (у Эрнста Геккеля). Кроме того, в Англии он посетил лаборатории Р. Биффена и Дж. Персиваля. По возвращении из заграничной командировки Н.И. Вавилов был преподавателем Голицынских высших сельскохозяйственных курсов для женщин (г. Москва), одновременно вел летний практикум по частному земледелию в МСХИ. В 1915 г. выдержал в МСХИ магистерский экзамен (Вавилов, 1990; Борохова, 2003). В.С. Лехнович указывает, что в 1914 г. Н.И. Вавилов представил в МСХИ магистерскую диссертацию «История цветка в растительном царстве» (Бахтеев, 1987)<sup>3</sup>, в то время как сам Н.И. Вавилов писал, что он рассчитывал пустить в магистерскую диссертацию работу по иммунитету, опубликованную в 1919 г. в «Трудах МСХИ» (Научное наследство ..., 1980, С. 33). Однако перестройка системы аттестации преподавателей вузов в Советской России в 1918 г. сделала этот шаг ненужным. С 1917 г. Н.И. Вавилов – преподаватель Саратовских высших сельскохозяйственных курсов Саратовского общества сельского хозяйства, с 1 июля 1918 г. – профессор и заведующий кафедрой частного земледелия Саратовского СХИ (позже агрономического факультета Саратовского

<sup>1</sup> Опубликованная Н.И. Вавиловым в 1910 г. работа «Голые слизи (улитки), повреждающие поля и огороды в Московской губернии», удостоенная премии им. А.П. Богданова Музея прикладных знаний (позже Политехнический музей, г. Москва), по каким-то причинам не была ему засчитана в качестве дипломной. После формального окончания в 1911 г. МСХИ только через два года в августе 1913 г. после представления реферата на тему «Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов» он получил диплом ученого агронома 1-го разряда (Волков, Куликова, 2003).

<sup>2</sup> Не известно, прослушал ли Н.И. Вавилов, как планировал (см. Ф.Х. Бахтеев, 1987), курс лекций по генетике Р. Пеннета. Если да, то совершенно несправедливо выглядят слова Н.К. Кольцова (1937) о неспособности Н.И. Вавилова сразу решить «обычную студенческую зачетную задачу... так как студенческого курса генетики в свое время не проходили» (С. 243).

<sup>3</sup> В отличие от Петровской земледельческой академии МСХИ вообще не имел права присваивать ученые степени (Елина, 1998).

университета). С ноября 1917 г. – руководитель Саратовского отделения Отдела прикладной ботаники и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета (ОПБиС СХУК, позже ОПБиС Государственного института опытной агрономии (ГИОА)) и помощник заведующего Отделом. В 1920–1929 гг. Н.И. Вавилов – заведующий ОПБиС, одновременно в 1921–1924 гг. – специалист-консультант Государственного солонцово-мелиоративного института (г. Москва). В 1921–1929 гг. – профессор кафедры генетики и селекции Агрономического института (г. Детское Село). В 1921–1923 гг. – товарищ председателя, а в 1923–1929 гг. – председатель (директор) ГИОА, одновременно с 1924 г. – директор Института прикладной ботаники и новых культур (реорганизованного в 1930 г. во Всесоюзный институт растениеводства). В 1929–1935 гг. Н.И. Вавилов – президент (в 1935–1940 гг. вице-президент) созданной на базе отделов ГИОА Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина (ВАСХНИЛ). В 1931–1940 гг. – президент Государственного географического общества (с 1938 г. Географическое общество СССР). С 1930 г. – директор Лаборатории генетики АН СССР (с 1933 г. Институт генетики АН СССР). В 1932–1939 гг. – руководитель секции истории агрикультуры Института истории науки и техники. С 1940 г. – член Государственной комиссии по испытанию сельскохозяйственных культур. Академик АН СССР (1929, с 1923 г. член-корреспондент РАН), действительный член ВАСХНИЛ (1935). Один из первых лауреатов премии им. В.И. Ленина (1926). Член ВЦИК (1927–1929) и ЦИК СССР (1926–1935). С 1930 г. – депутат Ленсовета. Являлся почетным членом многих иностранных академий и научных обществ.

По традиции биографию Н.И. Вавилова принято делить на периоды – Московский, Саратовский, Петроградский и т. д. Ниже попытаемся отойти от такой «традиции», тем не менее, конспективно обозначив для облегчения последующего изложения основные события этих периодов в его жизни.

**Московский период (1906–1917 гг.).** Учеба в МСХИ и командировка за границу «для научных занятий». Занятие проблемами устойчивости сельскохозяйственных культур к грибным

болезням. После начала войны с Германией и Австро-Венгрией возвращение практикантом на Селекционную станцию МСХИ к С.И. Жегалову, заменившему мобилизованного в действующую армию Д.Л. Рудзинского. В 1916 г. командирован в Иран для выяснения причин массового отравления хлебом в русских войсках. Изучение разнообразия культурных растений Ирана и Памира. Начало филогенетических и эволюционных исследований возделываемых растений.

**Саратовский период (1917–1921 гг.).** Начало самостоятельной преподавательской деятельности. Организация Саратовского отделения ОПБиС СХУК. Избрание заместителем заведующего Отделом. Завершение подготовки к печати и опубликование работы, касающейся иммунитета растений (Вавилов, 1919). Репродуцирована часть коллекции ОПБиС и намечена программа ее дальнейшего изучения. Сформулирован «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» (Вавилов, 1920). У мягкой пшеницы изучено наследование признака «яровость–озимость» (Вавилов, Кузнецова, 1921). Начато комплексное изучение сельскохозяйственных культур Юго-Востока европейской части России (Вавилов, 1922).

**Петроградский период (1921–1924 гг.).** Избран заведующим ОПБиС. Восстанавливает работу Отдела в Петрограде и организует его переезд с Васильевского острова в дом № 13 на Исаакиевской площади, в котором в настоящее время и находится ВИР. Обустройство коллекции возделываемых и сорных растений на новом месте. Командирован вместе с А.А. Ячевским в США с целью закупки семенного материала для пострадавших от засухи районов центральной России и участия в Международном конгрессе по болезням злаковых растений. Обосновал необходимость расширения исходного материала для селекции за счет использования всего разнообразия возделываемых растений планеты и их диких сородичей (Вавилов, 1924а, в). Профессор Агрономического института (г. Детское Село). Организовал при нем Центральную опытную станцию по прикладной ботанике и селекции. В 1923 г. был избран директором ГИОА и членом-корреспондентом РАН. Восстановил регулярный выпуск «Трудов по прикладной ботанике и селекции».

**Ленинградско-московский период (1924–1935 гг.).** Проведение «географических посевов» (1923–1927 гг.). Организация ИПБ и НК «как первого звена ВАСХНИЛ». Разработка гипотезы очагов формообразования, или центров происхождения культурных растений (Вавилов, 1924б, 1926). Организация экспедиций в Афганистан, страны Средиземноморья, а также в Абиссинию, Эритрею, Центральную и Южную Америку и Северный Китай. Назначен президентом ВАСХНИЛ. Организация на базе ИПБ и НК и Отдела прикладной ботаники ГИОА Всесоюзного института растениеводства. Руководство Лабораторией генетики АН СССР (г. Ленинград) и преобразование ее в Институт генетики. Переезд Института генетики в Москву и обустройство его на новом месте. Руководство (совместно с М.Г. Поповым) сельскохозяйственной бригадой Таджикской комплексной экспедиции АН СССР. Системный кризис сельского хозяйства страны в 1934–1935 гг. и коренная реорганизация структуры и работы ВАСХНИЛ. Прекращение издания «Трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции» и организация в начале 1935 г. издания «Бюллетеня ВАСХНИЛ».

**Ленинградский период (1935–1940 гг.).** Становится «невъездным». Организация и участие в экспедициях по СССР. Редактор и автор ряда статей в трехтомных «Теоретических основах селекции». Общее руководство изданием первых шести томов «Культурной флоры СССР» (1935; 1936а, б, в; 1937, 1940). Участие в дискуссиях на IV сессии ВАСХНИЛ (1936) и в совещании в редакции журнала «Под знаменем марксизма» (1939). Назначен научным руководителем Управления субтропического земледелия. Руководитель экспедиции по сельскохозяйственному обследованию Западной Украины.

### 1. Учителя

В Императорском Московском коммерческом училище, по словам С.И. Вавилова, «учителя и воспитатели подбирались с толком». Сильный состав преподавателей был и в МСХИ: профессора Н.Н. Худяков, В.Р. Вильямс, Д.Н. Прянишников, С.И. Ростовцев, Н.М. Кулагин, А.Ф. Фортунов, Я.В. Самойлов, Н.С. Нестеров, В.А. Михельсон, Н.Я. Демьянов и др. В Институте



Н.И. Вавилов, 1910-е гг.

работали кружки любителей естествознания, общественной агрономии и пр., на которых студенты выступали с докладами. По инициативе студенческих кружков некоторые профессора и доценты читали факультативные курсы.

В 1910 г. Н.И. Вавилов прошел практику на Полтавской опытной станции, которой принадлежит заслуга выбора полевого метода как основного приема работы для разрешения вопросов сельскохозяйственного производства в Российской Империи (Сазонов, 1962), получив, по собственному признанию, «импульс для всей дальнейшей работы» (Н.И. Вавилов..., 1995, С. 20). После завершения практики осенью того же года поехал с экспонатами станции на Екатеринославскую сельскохозяйственную выставку.

В этом же году он опубликовал свою первую научную работу (Вавилов, 1910), выполненную осенью 1909 г. под руководством заведующего кафедрой зоологии МСХИ, профессора Н.М. Кулагина по заданию Московской губернской земской управы.

Становление Н.И. Вавилова как преподавателя высшей школы проходило под руководством профессора и общественного деятеля Д.Н. Прянишникова (1865–1948), который за-

ведовал кафедрой частного земледелия МСХИ и уже в то время среди созвездия российских агрохимиков был одним из самых ярких (Академик..., 1948). В 1908 г. Д.Н. Прянишников, будучи помощником директора МСХИ по учебной части, впервые ввел в практику высшей сельскохозяйственной школы дипломные работы. Это стало одним из путей широкого вовлечения студентов-агров в научную работу. Вероятно, от кафедры частного земледелия МСХИ Д.Н. Прянишникова, после получения в августе 1913 г. диплома об окончании МСХИ, Н.И. Вавилов был командирован за границу для научных занятий. От учителя к ученику перешла привычка к «наглядности» – тщательному иллюстрированию выступлений и публикаций. Д.Н. Прянишников, где бы он ни был – за границей, в сельскохозяйственном учреждении или в крестьянском хозяйстве – свои впечатления «выражал» в графиках (Академик..., 1948). Их построение и последующая демонстрация делали его выступления очень наглядными и хорошо аргументированными. У Н.И. Вавилова «наглядность» выражалась в построении и демонстрации карт.

Считается, что первые самостоятельные шаги в науке Н.И. Вавилов сделал под руководством Д.Л. Рудзинского (1866–1954), который был среди первых российских ученых, начинавших в нашей стране организационное строительство селекции как отдельной отрасли растениеводства (Elina, 1997; Елина, 2007). На 1-м съезде по сельскохозяйственному опытническому делу было принято решение о настоятельной необходимости изучения сортов русских пшениц и пивоваренного ячменя и устройства для этих целей не менее двух специальных станций (Труды..., 1902). Д.Л. Рудзинский (1903) полагал, что «2-й съезд не остановится на полпути и пойдет дальше, включив в число задач этих станций и улучшение сортов» (С. 12). В 1909 г. при МСХИ Департаментом земледелия Главного управления земледелия и землеустройства (ДЗ ГУЗиЗ) была официально открыта Селекционная станция. После окончания МСХИ Н.И. Вавилов работал практикантом ДЗ ГУЗиЗ под руководством Д.Л. Рудзинского на Селекционной станции этого института. Параллельно он выполнял экспериментальную работу и на Опытной фитопатологической станции МСХИ

у заведующего кафедрой ботаники и фитопатологии, профессора С.И. Ростовцева, умершего в 1916 г. (Качалова, 1965). Вероятно, под его влиянием для того, чтобы систематизировать наблюдения над многочисленными сортами в их отношении к паразитическим грибам, ему «пришлось невольно углубиться в исследования по систематике сортов возделываемых растений» (Вавилов, 1924а, С. 17).

Стажировка в Бюро по прикладной ботанике Ученого комитета, а затем совместная работа в организованном на базе Бюро ОПБиС СХУК тесно связали Н.И. Вавилова с Р.Э. Регелем. За границу «для научных занятий» Н.И. Вавилов выехал с рекомендательными письмами Р.Э. Регеля (Есаков, 1987б), контактировавшего практически со всеми известными ботаниками и растениеводами Европы. Во время первой мировой войны при перестройке работы Отдела под нужды военного времени Р.Э. Регель привлек Н.И. Вавилова к работе в Отделе (Гончаров, 2003). В представлении на должность помощника заведующего ОПБиС СХУК в 1917 г. Р.Э. Регель писал: «В лице Н.И. Вавилова мы привлекли в Отдел прикладной ботаники молодого талантливого ученого, которым еще будет гордиться русская наука. Как человек, Н.И. Вавилов принадлежит к числу людей, о которых Вы не услышите дурного слова ни от кого решительно. Для отдела же прикладной ботаники особо ценным является то, что Вавилов, будучи по научной деятельности естественником с обширной эрудицией в самом широком смысле, является по образованию агрономом, а следовательно, совмещает в себе те стороны научной подготовки, совмещение которых требуется в отделе по существу его заданий и на деле встречается столь редко среди современных все более специализированных ученых» (цит. по: Есаков, 1987а, С. 420).

Во время стажировки в Бюро по микологии и фитопатологии УК (С.-Петербург) Н.И. Вавилов выполнил под руководством А.А. Ячевского (Артур Артурович Ячевский, 1964) критический анализ своих материалов по изучению иммунитета у растений. На 1-м съезде деятелей по селекции сельскохозяйственных растений, семеноводству и распространению семенного материала А.А. Ячевский (1911) предложил считать селекцию на устойчивость единственным

рациональным способом борьбы с грибными болезнями сельскохозяйственных культур. Позже Н.И. Вавилов (1938б) даст такую же рекомендацию на I Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной зерновых культур (г. Москва).

К своим учителям Н.И. Вавилов относил и Уильяма Бетсона, у которого в Институте садоводства им. Дж. Иннеса (the John Innes Horticultural Institution) в «Мекке и Медине генетики» (Мертон, Англия) он проработал более года. «Бесстрашный в критике и великодушный в оценке, он [Бетсон – Н.Г.] был апостолом в исследовании, которое только одно приведет мир к лучшему», – характеризует его Н.И. Вавилов (1925 [1926]. С. 520), цитируя некролог, опубликованный в «Nature». В Мертоне он продолжил исследования иммунитета хлебных злаков к грибным болезням и изучил, кроме привезенных из России образцов возделываемых злаков, предоставленную ему профессором Редингского университета Дж. Персивалем богатейшую на тот момент коллекцию видов и сортов пшениц всего мира. Одновременный посев коллекции пшеницы, овса и ячменя, ранее, в 1911 и 1912 гг., изученной в Петровско-Разумовском, в Мертоне и на опытной ферме Кембриджского университета, позволил ему определить отношение растений к паразитическим грибам в разных условиях.

Во время стажировки в Англии Н.И. Вавилов работал в личной библиотеке Ч. Дарвина, которая тогда хранилась в Ботаническом институте Кембриджского университета. Он имел возможность видеть, как скрупулезно Ч. Дарвин изучал труды по истории культуры и селекции растений (Бахтеев, 1987).

После завершения исследований в Англии по пути в Германию в 1914 г. Н.И. Вавилов на несколько недель останавливался у Вильморенов во Франции. «Вильморен» – известная селекционно-семеноводческая фирма, организованная в XVIII в. (Шлиппе, 1930). В дальнейшем госпожа Ф. де Вильморен поможет ему с получением виз в колонии Франции.

В лаборатории Эрнста Геккеля в Йене (Германия) Н.И. Вавилов собирался изучать экспериментальные проблемы эволюции. Однако началась 1-я мировая война, стажировку пришлось прекратить и вернуться в Россию. В Балтийском море на mine подорвется пароход, на котором Н.И. Вавилов отправит свои бумаги и семена (Есаков, 1990).

## II. Преподавательская деятельность

Как было отмечено выше, преподавательскую деятельность Н.И. Вавилов начал на Голицынских высших сельскохозяйственных курсах для женщин (г. Москва), директором



С сотрудниками и студентами в аудитории агрофака Саратовского университета, 1920 г.

которых в 1907–1917 гг. был его учитель Д.Н. Прянишников, который привлек в 1911 г. Н.И. Вавилова к чтению на них лекций. Интересна тема актовой (вступительной) лекции Н.И. Вавилова «Генетика и ее отношение к агрономии» (Вавилов, 1912). Н.И. Вавилов так же вел летний практикум по частному земледелию (растениеводству) в МСХИ (Научное наследство..., 1980). Кроме того, Н.И. Вавилов вел на курсах и на кафедре Д.Н. Прянишникова в МСХИ летние практические занятия по частному земледелию (растениеводству).

В 1917 г. начался наиболее интенсивный период работы Н.И. Вавилова в высшей школе – на Саратовских высших сельскохозяйственных курсах Саратовского общества сельского хозяйства. Во вступительной лекции «Современные задачи сельскохозяйственного растениеводства» он отметил целесообразность выделения селекции из курса частного земледелия в качестве самостоятельной дисциплины с большими перспективами (Вавилов, 1965ж). Летом 1918 г. курсы сначала реорганизовуются в Саратовский СХИ, который затем входит в качестве агрофака в состав Саратовского университета. Н.И. Вавилов становится профессором кафедры частного земледелия и селекции. Кроме того, Н.И. Вавилов ведет силами студентов большую экспериментальную работу на опытном поле университета и в Саратовском отделении ОПБиС.

После переезда в Петроград Н.И. Вавилов работает на кафедре Агрономического института в Детском Селе. В его вступительной лекции «Пределы земледелия и пределы селекции» (Научное наследство..., 1980), как и было в традиции того времени, ставилась высокая планка и подчеркивалась оригинальность подхода «начинающего» преподавателя. Имея возможность работы со студентами-агрярами, Н.И. Вавилов и его сотрудники целенаправленно готовили их для работы в ОПБиС (позже ИПБиНК) (Соратники..., 1994). При Институте в 1922 г. он организует Центральную опытную станцию по прикладной ботанике и селекции (с 1923 г. Центральная генетическая и селекционная станция), на базе которой и на Степной станции ОПБиС (Воронеж, заведующий А.И. Мальцев) возобновляет широкомасштабные экспериментальные исследования Отдела. Н.И. Вавилов

преподает до 1929 г., готовя кадры для ОПБиС (позже ИПБиНК). В 1931 г., будучи чрезмерно перегруженным, совсем оставляет преподавательскую деятельность (Бахтеев, 1987).

### III. Экспедиции

Как организатор и руководитель многочисленных экспедиций по сбору растительных ресурсов Н.И. Вавилов среди ученых-путешественников занимает особое место – место одного из самых успешных «охотников» за культурными растениями и их сородичами, обнаружившего неожиданно большое для современников разнообразие их форм. С минимальными средствами, с одним–двумя спутниками Н.И. Вавилов отправлялся в труднодоступные и малоисследованные страны, преодолевал тяготы походной жизни и опасности пути (Роскин, 1932). Романтика и трудности его экспедиционной деятельности отражены в книге «Пять континентов» (Вавилов, 1987). Главная задача всех экспедиций ВИР – поиск и сбор семян культурных растений и их диких сородичей, выяснение границ и особенностей земледелия в различных районах Земли. «От естествоиспытателя Советской страны наше государство ждет, прежде всего, широкого географического кругозора и активной помощи в познании и освоении ее огромных естественных ресурсов», – писал Н.И. Вавилов (1939, С. 22).

До 1-й мировой войны сотрудники Бюро по прикладной ботанике провели обследование северо-западных и центральных губерний европейской части России (Щербаков, Чикова, 1971) и полномасштабное экспедиционное изучение южной части Центральной Азии (Бензин, 1915). Кроме того, в 1913 г. А.К. Гольдбек обследовал Бухарское ханство и приграничные с Персией районы Закаспийской области (Краткий отчет..., 1914), а в 1915 г. А.К. Фляксбергер – Елизаветпольскую губернию и Карскую область. Н.И. Вавилов также начал свою экспедиционную деятельность с Центральной Азии: в 1916 г. по дороге в Иран он обследовал окрестности Ташкента, затем выехал в Туркмению, где провел сборы семян в долинах Атрека, Сумбара, Теджена и Мургаба (Вавилов, 1987).

Первая советская заграничная ботанико-агрономическая экспедиция Наркомзема РСФСР

и ОПБиС была проведена под руководством В.Е. Писарева с мая 1921 г. по май 1923 г. по Монголии (Долинин, 1964). В период с 1923 по 1940 гг. Н.И. Вавиловым и сотрудниками ОПБиС (ИПБиНК, ВИР) было совершено 180 экспедиций, 40 из них – в 65 зарубежных стран (Жуковский, 1966). М. Поповский (1968) насчитал, что Н.И. Вавилов лично посетил 52 государства и независимые территории. Для экспедиций Н.И. Вавилова и его сотрудников была характерна ярко выраженная целенаправленность. Главная задача всех этих экспедиций – поиск и сбор семян культурных растений и их диких сородичей, выяснение границ и особенностей земледелия в различных районах Земли. «В сущности, только узкая полоса суши земного шара сыграла основную роль в истории мирового земледелия» (Вавилов, 1929в, С. 148). Поскольку практический смысл работ Н.И. Вавилова заключался в выявлении сортов и форм растений, пригодных для возделывания или для введения в культуру в СССР, его преимущественно интересовали именно горные районы субтропических и тропических областей, характеризующиеся умеренным климатом (Заленский, 1966). Ему удалось связать с ними и происхождение земледелия как такового (Вавилов, 1926; 1940). В письме С.М. Букасову Н.И. Вавилов писал: «... чрезвычайно интересны данные о границах отдельных растений. Нас это весьма интересует, так как границы горные определяют границы возможности продвижения к Северу и вообще чередование в верхних зонах соответствует поширотным зонам...» (Научное наследство ..., 1980, С. 220). То, что «философия [земледелия – Н.Г.] дается огромным материалом», осознано Н.И. Вавиловым в начале его деятельности, и маршруты всех его экспедиций так или иначе будут связаны с районами «древних», часто автохтонных земледельческих культур (Вавилов, 1987).

**Иран.** В 1916 г. Н.И. Вавилов был командирован в Иран для выяснения причин массового отравления хлебом в русских войсках. Он быстро нашел причину – пьянящий плевел *Lolium temulentum* L. попадал в муку – и дал необходимые для решения проблемы рекомендации о завозе «незараженной» муки из России. Это позволило ему в оставшееся до окончания командировки время провести агроботаническое

исследование Ирана. Поля озимой пшеницы в Иране оказались сильно засорены сорно-полевой рожью *Secale segetale* (Zhuk.) Roshev. Эти наблюдения Н.И. Вавилова легли на хорошо подготовленную почву. Гипотеза А.Ф. Баталина (1888; Batalin, 1890) о происхождении ржи посевной из многолетнего сорняка была трансформирована в идею происхождения ржи культурной *S. cereale* L. из сорно-полевой ржи – дикого вида, засорявшего посеы пшеницы (Вавилов, 1917).

В Иране Н.И. Вавилов не нашел, как ожидал, персидскую пшеницу *Triticum persicum* Vav. (syn. *T. carthlicum* Nevski) и из-за начавшегося наступления турецких войск не смог добраться до Месопотамии, хотя и планировал поездку к реке Тигр.

На обратном пути из Ирана Н.И. Вавилов прошел сложнейшим маршрутом из Ферганы на Памир.

**Памир (Горный Бадахшан, Таджикистан).** За 18 дней было пройдено около 1 тыс. км. Н.И. Вавилов обратил внимание и на изоляцию земледельческой культуры Памира. В этом путешествии им были обнаружены оригинальные формы безлигульных хлебных злаков. Последующее их изучение привело его к мысли о возможности их афганского происхождения. Здесь же Н.И. Вавилов обнаружил, что с увеличением высоты культивирования рожь больше и больше вытесняет пшеницу и превращается из сорняка в основную возделываемую культуру. В дальнейшем Н.И. Вавиловым (1924а) была высказана идея первичных, или основных, более древних, культур и вторичных (возникших из сорняков, засорявших посеы первичных).

Собранные в двух его первых экспедициях коллекции семян возделываемых растений легли в основу всей его последующей деятельности. Им отмечена роль горных районов Азии в становлении земледелия и на большом фактическом материале будут подтверждены эти идеи. И хотя наиболее древние автохтонные цивилизации возникли свыше 7 тыс. лет назад в междуречье Тигра и Евфрата и по течению реки Нил, включая его верховья в горной Эфиопии, сделан вывод, что сам факт возникновения древних цивилизаций в долинах рек (Мечников, 1995) не может служить подтверждением зарождения в них земледелия как такового (Вавилов, 1940).

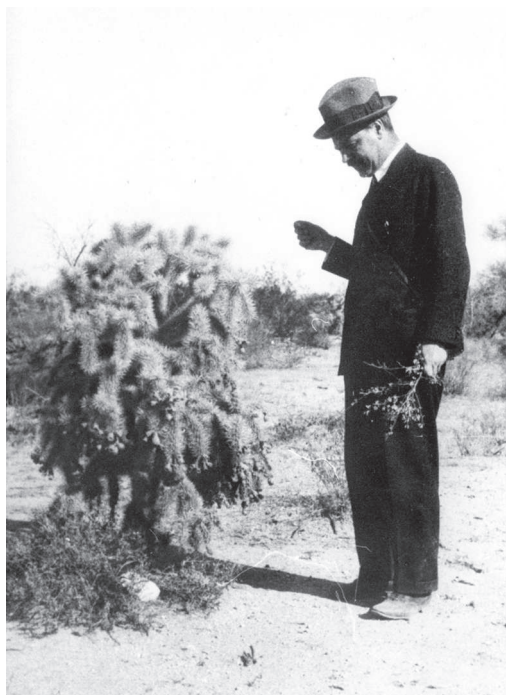
**Юго-восточные губернии европейской части России.** Юго-Восточный край по природно-историческому районированию в то время включал в себя Самарскую, Саратовскую, Царицынскую, Симбирскую и Астраханскую губернии, а также западные области нынешней Республики Казахстан и Калмыкию. В годы преподавания в Саратове Н.И. Вавилов организовал изучение прилегающих к Саратову юго-восточных губерний европейской части России (Астраханской, Царицынской, Самарской и Саратовской), послужившее основой для книги «Полевые культуры Юго-Востока» (Вавилов, 1922). Результаты обработки собранного материала дали идейный импульс для всех дальнейших экспедиционных исследований и позволили сформировать взгляды Вавилова-агробиолога.

**Северная Америка.** В 1921 г. Н.И. Вавилов был командирован Наркомземом в США для участия в Международном конгрессе по болезням злаковых растений. Во время этого визита по поручению Наркомзема он принимает участие в качестве научного консультанта в переговорах с Министерством торговли и промышленности США по вопросу о ввозе семян в Советскую Россию после неурожайного 1920-го г. После окончания конгресса и завершения переговоров по закупкам посевного материала Н.И. Вавилов

до поздней осени 1921-го г. знакомился с генетическими и сельскохозяйственными опытными учреждениями США и Канады, а также обследовал обширные зерновые районы этих стран и доставил в Россию более 7 тыс. образцов (Бахарева и др., 1987). Особенно важными для дальнейшей работы Н.И. Вавилова и коллективов ОПБиС и ИПБиНК были детальное знакомство с деятельностью Бюро растениеводства Департамента земледелия США и организация Нью-Йоркского отделения ОПБиС. Созданием Нью-Йоркского отделения ОПБиС СХУК и Наркомзема «заключаем союз Америки и России в области прикладной ботаники», – писал Н.И. Вавилов (Научное наследство ..., 1980, С. 43). В то время это была чуть ли не единственная возможность для регулярного получения нового материала и сельскохозяйственной научной литературы из Америки. Им было отмечено, что американские «охотники за растениями» особенно тщательно обследовали районы с наиболее высокоразвитым интенсивным земледелием, ботанические сады, а также тропики и тропические острова с их богатейшей растительностью (см. Fairchild, 1939). Это наблюдение позволило Н.И. Вавилову в дальнейшем вести свою интродукционную деятельность по-иному.

На обратной дороге домой Н.И. Вавилов посетил Англию, Францию, Германию, Данию, Голландию и Швецию и ознакомился с работой сельскохозяйственных научно-исследовательских учреждений этих стран, собрал семена и закупил научную литературу, не поступавшую в Россию после революции. Вернувшись в Петроград в феврале 1922 г., Н.И. Вавилов с еще большей энергией и настойчивостью продолжил расширение деятельности ОПБиС, стремясь превратить его в центр агроботанической науки страны.

**Афганистан.** В 1924 г. Н.И. Вавилов совместно с инженером-мелиоратором Д.Д. Букиничем (часть маршрута – вместе с заведующим отделом селекции злаков Белоцерковской опытной станции Сахаротреста В.Н. Лебедевым) провел экспедицию по Афганистану. После экспедиции В.Е. Писарева в Монголию это была вторая полномасштабная зарубежная экспедиция ОПБиС (ИПБиНК). Ее результаты позволили не только дать детальную характеристику разнообразия культурных растений этой страны, особенностей ее сельского хозяйства, описать технику



В пустыне штата Аризона, США, 1930 г.

земледелия, в частности особенности ирригации, оценить сельскохозяйственные ресурсы, в том числе возможность расширения хлопководства, но и провести ее географо-экономическое и этнографическое описание. За 5 месяцев экспедиции (с 19 июля по 12 декабря) было пройдено 5 тыс. км и собрано свыше 7 тыс. образцов семян и колосьев культурных растений и около 1 тыс. гербарных листов. Собранный материал в последующем высевался в течение трех лет в Узбекистане, на Северо-Кавказском отделении ИПБиНК, на его Степной станции, Белоцерковской станции и частично в ряде других мест. Таким образом, впервые был опробован метод одновременного дифференциального изучения коллекций в значительном числе мест и оценена возможность «прямой» интродукции экспедиционных сборов. Обследование окрестностей Бактры – «матери городов» (ныне г. Балх), легендарной резиденции персидских царей, позже ставшей столицей Греко-Бактрийского царства, Нуристана (б. Кафиристан) и района г. Кабула позволило получить представление о происхождении земледелия в Центральной Азии. Интересны были и «ожидаемые» обобщения: на основании своих более ранних исследований Памира (Таджикистан) и Ферганы (Узбекистана) Н.И. Вавилов считал, что исследование земледелия Афганистана важно для решения вопроса о месте происхождения возделываемых видов пшеницы и ржи. В Афганистане Н.И. Вавилову удалось проследить этапы генезиса сорно-полевой ржи от ломкоколосых разновидностей до форм, обладающих неломким колосом, что еще больше укрепило его гипотезу о происхождении культурной ржи. Было обнаружено удивительное многообразие возделываемых гексаплоидных видов пшениц и найдены их реликтовые безлигульные формы (Вавилов, Букинич, 1929). Результаты экспедиции позволили Н.И. Вавилову в последующем выделить Афганистан с прилегающими районами северо-западной Индии (до подножия Западных Гималаев) в один из первичных очагов формирования земледельческих культур (Вавилов, 1926). Государственное географическое общество присудило руководителю экспедиции Н.И. Вавилову высшую награду – золотую медаль имени Н.М. Пржевальского. В 1926–1927 гг.

Д.Д. Букинич вторично побывал в Афганистане и провел сборы культурных растений близ Чирикара и в районах Бамиана, Гайбага, Бана и вдоль реки Логар (Ревенкова, 1962). Интересны социально-экономические наблюдения Н.И. Вавилова. Он полагал, что значительные площади, используемые в Афганистане под посевы льна и сурепки, повсеместно возделываемых для получения светильного масла, целесообразнее занять хлопчатником (при замене светильного масла русским керосином).

**Хорезм.** В 1925 г. Н.И. Вавилов провел экспедицию в Хорезмский оазис (ныне Республика Каракалпакстан Республики Узбекистан) и пришел к выводу о несамостоятельном характере земледельческой культуры этой страны. Несмотря на то, что оазис отдален от основных земледельческих районов и ограничен пустынями Кара-Кум и Кызыл-Кум, культурные растения Хорезма были явно заимствованы из Ирана, Афганистана и других, соседних сельскохозяйственно развитых районов. В то время как техника земледелия, широкое распространение своеобразных оросительных сооружений, так называемых чигирей, напоминала таковые Египта. Причиной этого, по-видимому, явилось их привнесение в земледелие Хорезма после его завоевания арабами в 712 г.

**Средиземноморская экспедиция и Северная Африка.** В 1926–1927 гг. Н.И. Вавилов совершил путешествие по странам Средиземноморья: Тунису (в сопровождении директора Тунисского ботанического сада проф. F. Voeuf), Алжиру, Марокко, Ливану, Сирии, Палестине, Трансиордании, Греции, Италии, по островам: Сицилии, Сардинии, Криту и Кипру, а также Южной Франции, Испании (в сопровождении ботаника Х.Л. Креспи) и Португалии. Протяженность всех маршрутов составила около 80 тыс. км (Ревенкова, 1962). По Суэцкому каналу и Красному морю он приплыл во Французское Сомали, а оттуда – в Абиссинию и Эритрею. «Основная цель поездки – привлечение сортового материала по главнейшим полевым [и] огородным культурам... Уже немедленно после бедствия в 1921 г., вызванного засухой, возник вопрос о привлечении семенного материала из засушливых земледельческих районов Северной Африки для выведения необходимых нам засухоустойчивых сортов. В селекционной

работе самое существенное – исходный семенной материал. ... До сих пор сортовой материал Средиземноморского побережья оставался недоступным нашим опытным учреждениям. Только косвенным путем, через Америку, нам удавалось доставать семенной материал из Африки (суданская трава, алжирские пшеницы и овсы). ... Ничтожные затраты, по самому скромному расчету, с полным подавлением личных интересов, я не сомневаюсь, дадут ценнейший практический материал нашему семеноводству. Поездка преследует определенно практические цели» (Научное наследство ..., 1980, С. 268, 269). Караванные и пешие маршруты экспедиции по Абиссинии и Эритрее составили около 2 тыс. км (Вавилов, 1987). За 4 месяца их обследования были собраны тысячи образцов, в том числе уникальных фиолетовозерных тетраплоидных пшениц (Вавилов и др., 1931), на основании разбора которых М.М. Якубцинером (1947) будет описан новый вид пшениц *T. aethiopicum* Jakubz. У возделываемых растений Абиссинии, выходцев из Передней Азии и Средиземноморья, Н.И. Вавиловым было выявлено значительное формообразование. Кроме того, эта страна дала немало аборигенных культурных растений – негритянское просо, хлебное сорго, тэф, гиацинтовые бобы, нуг, чаг, кофейное дерево, кунжут и др., всего около 4 % от общего числа всех введенных в культуру растений. По поручению Н.И. Вавилова ряд территорий Египта, куда его не пустили, были обследованы итальянским студентом Гудзони, получившим самые подробные инструкции и собравшим значительный семенной материал. В Хоране (Палестина) Н.И. Вавилов нашел оригинальные формы твердой пшеницы *T. durum* ssp. *horanicum* Vav., оказавшиеся подходящими соответственно для возделывания на богаре в прибрежных районах Азербайджана и в Таджикистане (Якубцинер, 1969).

Посещение «стран Ойкумены» дало дополнительную информацию для детализации вопросов происхождения сельскохозяйственных культур (Вавилов, 1929в).

На обратном пути на Родину Н.И. Вавилов ознакомился с земледелием в горных районах Вюртемберга (Германия) и в 1927 г. принял участие в Международном генетическом конгрессе в Берлине, выступив с докладом «О мировых

географических центрах генов культурных растений» (Вавилов, 1927).

#### **Северо-западный Китай, Япония, Корея.**

В июне–августе 1929 г. Н.И. Вавилов вместе с ботаником М.Г. Поповым совершил путешествие в северо-западную часть Китая – Синьцзян. После обследования Кашгарского оазиса в целях экономии времени при дальнейшем обследовании караван был разделен на две части. По результатам экспедиции Н.И. Вавилов (1931ж) отнес этот западный район Китая к числу периферийных географических изолятов, куда лишь профильтровались фрагменты видового и разновидностного многообразия как культурных растений (Вавилов, 1931ж), так и дикой флоры (Попов, 1931). По выходе из Китая экспедиция объехала все районы Казахстана и Киргизии (Вавилов, 1930а). Был сделан вывод, что Центральная Азия не имела отношения к происхождению культурных растений.

Затем он в одиночку посетил Японию, Корею и Формозу (ныне о. Тайвань), где был собран обильный сортовой материал по многим полевым, огородным и плодовым культурам. Ранее Н.И. Вавилов предположил, что здесь находится центр формообразования голозерного овса, проса и сои (Вавилов, 1926). Экспедиционные исследования подтвердили это. Как специалист по иммунитету Н.И. Вавилов был поражен, обнаружив в Киото своеобразную культуру стрелолиста, возделываемого ради поражаемых головней корневищ, которые от этого становились более сочными и приобретали особый вкус (Бахтеев, 1987). На Тайване Н.И. Вавилов прежде всего интересовался зарослями камфарного дерева (*Cinnamomum camphora* L.). Кроме того, была собрана и привезена в СССР богатейшая коллекция других технических и лекарственных растений.

**Америка.** В 1930 г. Н.И. Вавилов вторично посетил США, а также объездил Мексику, Гватемалу и отчасти Гондурас. После участия в работе VI Международного генетического конгресса (Итака, США) в 1932–1933 гг. Н.И. Вавилов вновь посетил ряд провинций Канады и объехал земледельческие районы большинства стран Центральной и Южной Америки: Сальвадора, Коста-Рики, Никарагуа, Панамы, Перу, Боливии, Чили, Аргентины, Уругвая, Бразилии, Тринидада, Кубы и Пуэрто-Рико. В этой поезд-



На мексиканском базаре, 1930 г.

ке его сопровождал американский ботаник И.Л. Кессельбрэннер. Результаты экспедиций позволили выявить основные очаги происхождения возделываемых растений Нового Света. Был также привезен важный каучуконос гваюла (Поповский, 1968) и организованы его промышленные посадки в СССР.

**Скандинавия.** В 1931 г. Н.И. Вавилов побывал в агрономических и биологических научно-исследовательских учреждениях Дании и Швеции, где ознакомился с опытом ведения северного земледелия. Результаты поездки он доложил на чрезвычайной сессии АН СССР, посвященной этой проблеме (Шайкин, 2006).

В 1932 г. у Н.И. Вавилова возникли «официальные затруднения» с получением виз в США и государства Южной и Центральной Америки, так как зарубежная пресса освещала многие его экспедиции как «выполнение специальных политических поручений Коминтерна» (Бахтеев, 1987, С. 128). Из-за политических кордонов Н.И. Вавилову так и не удалось побывать в Египте, в северных провинциях Индии, в горных районах Китая, на Индокитайском полуострове (Ревенкова, 1962).

Только через 20 лет, в 1952 г., сотрудники ВИР возобновят зарубежные поездки, связанные со сбором семян новых образцов растений (Брежнев, 1969; Щербаков, 1969; Витковский, Чувашина, 1987).

**Экспедиции в южные районы СССР.** Став «невъездным» в начале 1930-х гг., Н.И. Вавилов сосредоточил свое внимание на экспедиционных обследованиях юга СССР, в основном Кавказа и Средней Азии, часто совершая их в сопровождении гостей из-за рубежа. Например, осенью 1933 г. он сопровождал S.C. Harlan'a



На плантации тюльпанов в совхозе «Южные культуры», Адлер, 1938 г.

в его поездке по хлопководческим районам Средней Азии, консультации которого по организации хлопководства и наличие коллекции хлопчатника, собранной экспедициями ВИР в Центральной и Южной Америках, способствовало подъему производства хлопка в СССР.

«Чтобы уверенно определить пригодность культуры, вида или сорта, нужен прямой опыт», – считал Н.И. Вавилов (1932а, С. 33), поэтому первым этапом изучения собранных экспедициями ВИР образцов является их описание и оценка, включающие в себя характеристику признаков, полученную посредством камеральной обработки (глазомерно и/или с применением простейших измерительных приборов). На их основе выполняется таксономическое определение образцов. В дальнейшем проводится оценка образцов по главнейшим хозяйственно важным признакам по стандартной процедуре. Конечной целью всех этих исследований была прямая интродукция собранного экспедициями материала или включение его в селекционный процесс, так как изначально перед Институтом была поставлена задача планомерного и рационального использования растительных ресурсов земного шара для подъема сельского хозяйства страны (Вавилов, 1965б).

#### IV. Основные публикации

Считается, что профессиональный уровень ученых определяется их трудами и что «главное в работе над биографией любого ученого... принцип анализа его трудов, поскольку все наиболее существенное о себе ученый говорит в своих произведениях» (Компанеев, 1976, С. 63). Правда, следует учитывать, что громадный промежуток времени отделяет современных исследователей от первого опубликования работ Н.И. Вавилова и что не все его исследования, гипотезы и идеи получили свое дальнейшее развитие. Тем не менее и сейчас многие из них актуальны и востребованы и не только в нашей стране, но и за ее рубежом (Vavilov, 1951). В 1990-е гг. осуществлен заново перевод на английский язык ряда его как научных (Vavilov, 1992), так и научно-популярных работ (Vavilov, 1997).

**Иммунитет.** Как уже отмечалось выше, работа по устойчивости сельскохозяйственных

растений к болезням выполнялась Н.И. Вавиловым одновременно на Селекционной станции МСХИ у Д.Л. Рудзинского и на Опытной фитопатологической станции МСХИ у С.И. Ростовцева. Н.И. Вавилов основное внимание уделил проблеме «естественного, или врожденного», иммунитета, играющего, с его точки зрения, «огромную роль» в формировании устойчивости у возделываемых растений.

В своей итоговой работе «Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям» он выделил следующие закономерности «распределения сортового или видового иммунитета» (в его времена еще верили в иммунитет целых видов) (Вавилов, 1961):

1. Наличие специализации у паразитов (привязанность их к определенному кругу хозяев, т. е. к тому или иному виду или роду диких и культурных растений).

2. Наличие или отсутствие резкой генетической дивергенции у конкретных видов растений, как следствие – возможность или невозможность их расчленения на контрастные, генетически обособленные категории, что определяет вероятность нахождения иммунных форм (наиболее контрастные различия в восприимчивости к паразитам наблюдаются у родов (видов) растений, резко дифференцированных на значительное число видов или групп).

3. Соответствие реакции иммунитета к заболеваниям экологическому типу растения (знание эколого-географической дифференциации вида дает возможность предугадать возможность нахождения или отсутствия у них иммунных форм).

4. Наличие комплексного, или группового, иммунитета по отношению к различным инфекционным заболеваниям, который может быть эффективно использован в селекции: «Виды, иммунные к одному заболеванию, нередко иммунны и ко многим другим заболеваниям» (Вавилов, 1961, С. 154).

«В свете указанных закономерностей исследователь в настоящее время имеет в своем распоряжении, по существу, ключ к нахождению иммунных форм» (Вавилов, 1961, С. 155).

Дальнейшим развитием этих работ Н.И. Вавилова стала концепция сопряженной эволюции хозяина–паразита П.М. Жуковского (1959) и гипотеза «ген на ген», высказанная Н.Н. Флор (Ван дер Планк, 1972).

**Метод циклических скрещиваний.** В г. Саратове Н.И. Вавиловым были продолжены начатые в 1912 г. в Москве работы по выяснению уникальности вида *T. persicum* (syn. *T. carthlicum*). При выделении его как самостоятельного вида Н.И. Вавилов использовал в качестве таксономического признака имунитет (Вавилов, 1919), впервые применив метод циклических скрещиваний для изучения филогенетических связей нового вида (Вавилов, Якушкина, 1925). Кроме того, по его просьбе цитолог А.Г. Николаева определила у *T. persicum* число хромосом. «Установление филогенетических группировок различными методами есть первый шаг к овладению синтезом видов», – позже писал Н.И. Вавилов (1965з, С. 442). В 1938 г. под его руководством силами сотрудников Института генетики АН СССР (г. Москва) будут начаты крупномасштабные исследования, так называемые циклические скрещивания, по выявлению размаха внутривидовой изменчивости ряда возделываемых культур с целью подбора пар для скрещиваний в практической селекции. Они были проведены в родах *Triticum* L., *Avena* L., *Gossypium* L., в секции *Tuberarium* (Dum.) Buk. рода *Solanum* L. и в ряде других (Жуковский, 1966). Скрещивались образцы и сорта, принадлежащие к различным

эколого-географическим группам и подвидам, в последующем в расщепляющихся потомствах изучалось наследование важных для селекции признаков. К сожалению, результаты этой титанической работы остались необработанными и неопубликованными.

Метод развивался в сравнительно-генетический анализ (Барулина, 1937; Фадеева и др., 1980), успешно используемый для определения ботанического статуса видов возделываемых растений, в том числе и пшениц (Гончаров, 2002б).

**«К познанию мягких пшениц».** На Зеравшанском опытном поле в Каттакургане ранней весной 1917 г. по просьбе Н.И. Вавилова А.Я. Тупиковой-Фрейман впервые были высеяны образцы, собранные в его первых экспедициях (Тупикова, 1973). На основе анализа их результатов и данных, полученных при посеве этих же образцов в Саратове, была написана работа «К познанию мягких пшениц» (Вавилов, 1922/1923). В научном творчестве Н.И. Вавилова эта работа занимает особое место, так как является одним из его «базовых» исследований и имеет отношение ко всем будущим направлениям его многогранной деятельности: к селекции, классификации пшениц, гипотезе центров происхождения культурных растений



За осмотром сборов пшеницы.

и даже, возможно, формулированию закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. В ней Н.И. Вавилов (1922/1923) впервые опубликовал результаты выполненного им монографического изучения одной отдельно взятой культуры во всем многообразии ее форм, показав, что нельзя подходить к культурному растению как к «единому целому». Вслед за Р.Э. Регелем (1922) он полагал, что родиной культурных пшениц следует считать Малую Азию и прилегающие к этому региону страны. В этой же работе он вслед за К.А. Фляксбергером (1915) и Дж. Персивалем (Percival, 1921), предпринимает попытку создания так называемой «естественной классификации» мягкой пшеницы. При этом каждый вид делится на более низкие таксономические единицы по комплексу не только морфологических, как это было у F. Köhnike (1885), но и экологических признаков с учетом географической приуроченности образцов. Он, например, делит вид *T. aestivum* на два подвида – *subsp. indo-europeum* Vav. и *subsp. irano-asiaticum* Flaksb. (Вавилов, 1922/1923, 1966). Однако, как и у К.А. Фляксбергера (1935), деление на разновидности проходит по виду в целом, без выделения внутривидовых групп в подвидах в отдельности. До конца проблемы такого деления мягкой пшеницы не решены и во втором издании «Культурной флоры СССР» (Дорофеев и др., 1979). Хотя в данном случае, возможно, и не следует загромождать систему вида введением дополнительных разновидностей, т. е. удвоением их числа.

**Закон гомологических рядов.** Н.И. Вавилов (1920; 1935б; Vavilov, 1922) устанавливает наличие параллелизма в наследственной изменчивости. Обработка обширного экспедиционного материала, идейное влияние А.И. Мальцева (Бальдыш, Панизовская, 1987) позволили Н.И. Вавилову в 1920 г. сформулировать «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости». Закон был публично представлен в г. Саратове на Третьем Всероссийском съезде по селекции и семеноводству. На основании знания общих закономерностей изменчивости закон позволил Н.И. Вавилову (1924а) предсказывать существование в природе форм с определенными, часто ценными для селекции признаками, в ряде случаев упрощая решение проблемы происхождения тех или иных культурных видов.

Закон был воспринят делегатами съезда как крупнейшее событие в мировой биологической науке, открывающее широкие горизонты для практики<sup>4</sup>. Кроме того, закон стал важным теоретическим обобщением, определившим на долгие годы всю систему взглядов на проблемы эволюции растений, их систематики, географической ботаники и т. д. самого Н.И. Вавилова и руководимого им коллектива. В 1921 г. Н.И. Вавилов выступил с сообщением о законе гомологических рядов на Международном конгрессе по болезням злаковых растений, прошедшем в США, и опубликовал его в переработанном виде в «Journal of Genetics» (Vavilov, 1922). Одновременно для поиска недостающих звеньев в системах родов культурных видов и их диких сородичей им было предпринято изучение их изменчивости. В начале исследования касались в основном морфологических признаков; затем они были распространены на физиологические (Кузнецова, 1929) и биохимические (Иванов, 1929) признаки. Многочисленные подтверждения закона были получены на простейших, низших растениях, а также значительном числе высших растений и животных. «Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости» (Вавилов, 1935б, С. 34). Ряды наследственной изменчивости родственных видов и родов сходны потому, что у них имеются гомологичные гены, т. е. близкие виды благодаря большому сходству их генотипов обладают сходной потенциальной наследственной изменчивостью, по мере филогенетического удаления изучаемых таксонов параллелизм в наследственной изменчивости становится менее полным (Вавилов, 1935б). В настоящее время это заключение очень актуально.

Кроме того, и в пределах одного и того же вида внешне сходные признаки могут обуславливаться мутациями разных генов. Такие фенотипические параллельные мутации различных генов могут возникать и у разных видов: «Генетические исследования заставляют нас

<sup>4</sup> Съезд принял решение о необходимости обеспечения развития работ Н.И. Вавилова в будущем и вошел в СНК РСФСР «со специальным докладом» по этому вопросу (Ревенкова, 1962). (О преемственности отношений патронажа в российской науке в начале прошлого века см. работу Д.А. Александрова (1994)).

быть более осторожными и не всегда судить по внешнему виду о неслучайном сходстве генетического порядка» (Вавилов, 1935б, С. 36), тем не менее «...исходя из общей эволюционной концепции родства и единства в развитии, нам представляется вероятной приложимость закона гомологических рядов в основном и к генотипам» (Вавилов, 1935б, С. 39).

Н.И. Вавилов не был первым, обратившим внимание на существование параллельной изменчивости. С середины XIX в. ботаники и зоологи изучали параллельную изменчивость у разных видов растений и животных (Дарвин, 1951; Вауг, 1919). Последний писал, что мутации проявляются в «замечательных гомологических рядах» (Вауг, 1919, С. 194). Ю.А. Филиппенко (1925), подытожив данные о параллелизме изменчивости в живой природе, объяснил его систематической и филогенетической близостью родов и видов, входивших в изучаемые группы. Н.И. Вавилов подошел к проблеме параллелизма изменчивости у близких видов и родов с генетических позиций, на основе сравнительного изучения обширного материала по изменчивости ряда семейств растений, имеющих много хорошо изученных культурных видов (Смирнов, 1989). Он также показал, что если все известные у наиболее изученного в данной группе вида вариации расположить в определенном порядке в таблицу, то можно обнаружить и у других видов почти все те же вариации изменчивости признаков. Это позволяет предвидеть наличие тех или иных форм, и по мере возрастания изученности видов, входящих в данную группу, «пустые» места в таблице заполняются, и параллелизм в изменчивости филогенетически близких видов становится все более полным. А.Н. Лутков (1937) получил первое экспериментальное подтверждение закона: им была получена безлигульная мутация у ячменя. Интересно, но до сих пор никем из исследователей не найдена пленчатая рожь.

В «Законе ...» Н.И. Вавилов подчеркивает очевидность параллелизма и цикличности в формообразовании самых различных родов и семейств. Закон имеет огромное практическое значение в растениеводстве и селекции. На его основе можно целенаправленно искать и находить нужные признаки и варианты у различных видов культурных растений и у их диких соро-

дичей. Эти поиски значительно облегчаются гипотезой Н.И. Вавилова (1926, 1940) о центрах происхождения культурных растений и его работами о географических закономерностях в распределении генов культурных растений (Вавилов, 1927, 1928а, б, 1930).

**Центры происхождения возделываемых растений\*.** А. Декандоль (1885) установил, что одни земледельческие народы часто заимствовали культурные растения у других, а это, безусловно, мешает отысканию места и времени происхождения этих растений. По подсчетам, которые выполнил F. Hock (1900), из 387 рассмотренных им видов культурных растений больше всего – 94 – родом из Индийской области, 93 – из Средиземноморья, 77 – из тропиков Америки, 41 – из тропиков Африки, 37 – из области лесов и тайги, 29 – из Китайско-японской области. Остальные области гораздо беднее. Впервые гипотеза центров происхождения культурных растений была сформулирована Н.И. Вавиловым в работе «О восточных центрах происхождения культурных растений» (Вавилов, 1924б). В 1926 г. было опубликовано ее подробное изложение – «Центры происхождения культурных растений» (Вавилов, 1926). Вероятно, существовало издание «Центров...» на английском языке: «Я презентовал нынешнему негусу [правителю Абиссинии – Н.Г.]... и мою книгу «Центры происхождения культурных растений» на английском языке» (Вавилов, 1935ж). Эта работа – результат кропотливого изучения трудов предшественников, всестороннего анализа растений, собранных в экспедициях, и гениальной экстраполяции на тот момент времени довольно фрагментарных сведений о происхождении культурных растений. В дальнейшем наибольшие изменения по мере обработки результатов экспедиций вносились в основном в размещение самих центров происхождения (Вавилов, 1927, 1929б, 1932б, 1935а, 1940).

Монографическое изучение сельскохозяйственных культур можно считать продолжением работ регелевского Бюро (Гончаров, 2007а), в то время как идея сбора материала в центрах происхождения культурных растений является приоритетом вавиловских ИПБиНК–ВИР.

Более подробно см. статью Н.П. Гончарова (2007б).

«Исследовательскую работу по вопросу о происхождении культурных растений в СССР взял на себя Н.И. Вавилов. ... Стоя во главе Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур, он мог организовать несколько вспомогательных лабораторий, где ведется работа по всестороннему изучению культурных растений. ... Такое систематическое исследование интересующего нас вопроса еще никогда не имело места в мировой науке и поэтому особенно важно для нашей цели» (Комаров, 1931, С. 32).

Вначале Н.И. Вавилов (1926) выделил 5 центров происхождения основных полевых, огородных и садовых растений, в 1940 г. – 20 очагов, сгруппированных в 7 центров (Вавилов, 1940), причем в последней работе термин «центр» им был закреплен за основными местами их происхождения, «очаг» – за дополнительными: I. Южноазиатский тропический центр с тремя очагами – индийским, индокитайским и островным (острова Юго-Восточной Азии); II. Восточноазиатский центр с двумя очагами – китайским и японским; III. Юго-западноазиатский центр с тремя очагами – кавказским, переднеазиатским и северо-западноиндийским; IV. Средиземноморский центр с четырьмя очагами – пиренейским, апеннинским, балканским и сиро-египетским; V. Абиссинский центр с двумя очагами – абиссинским и горноаравийским (йеменским); VI. Центральноамериканский центр с тремя очагами – южнотексасским, центральноамериканским и вестиндийским островным; VII. Андийский, или южноамериканский центр с тремя очагами – андийским, чилоанским и боготанским. Для каждого из центров происхождения был указан перечень основных видов возделываемых растений (Вавилов, 1926, 1935а, 1940). При этом из рассмотренных им 650 видов культурных растений около 500 имеют азиатское происхождение (Вавилов, 1966) и около 3 % видов сформировались вне центров (Вавилов, 1940).

Критика В.Л. Комаровым (1931) концепции Н.И. Вавилова имеет лишь исторический интерес, более существенна критика Г.Н. Шлыкова (1936), отметившего, что разнообразие форм того или иного культурного растения в пределах ограниченного района не есть неопровержимое доказательство его происхождения в данном

районе, важно происхождение этого разнообразия – оно может быть следствием гибридизации, позднейшей интродукции и т. д. Ревизии теории центров происхождения, выполненные Е.Н. Синской (1969), П.М. Жуковским (1970), А.И. Купцовым (1975), за исключением таковой J. Harlan (1971), оказались не перспективными в стратегическом плане. В третьем издании «Культурные растения и их сородичи» П.М. Жуковский (1971), насчитав 629 видов культурных растений, 102 из них разместит на карте по микрогенцентрам, в словаре культурных растений (Zeven, Zhukovsky, 1975) их будет приведено более 700 видов, в последующем издании «Словаря...», вышедшем уже без соавторства с П.М. Жуковским, А.С. Zeven, J.M.J., de Wet (1982) приводят 2462 вида. Правда, в последней работе в их число были включены деревья, кустарники и декоративные растения. Н.А. Базилевская (1964) выделила пять дополнительных очагов происхождения декоративных растений – южноафриканский, умеренная зона Европы, Канарские о-ва, австралийский и североамериканский. Из 5259 культивируемых, по ее подсчетам, видов декоративных растений на эти очаги приходится более 1500 (Базилевская, 1964).

Оценивая идею «Центров происхождения культурных растений», сам Н.И. Вавилов не без гордости говорил, что им была взята трудная задача мобилизации растительных ресурсов всего земного шара: «Оглядываясь назад, мы видим, что избрали верный путь. Он привел нас к открытию для наиболее важных культур исключительного разнообразия до этого неизвестных видов и разновидностей. Достаточно упомянуть, что только для одной пшеницы было открыто около двадцати новых линнеевских видов и сотни ботанических разновидностей в старом понимании их ботаниками, каждая из которых включает много наследственных форм» (Вавилов, 1962, С. 493). Несмотря на то, что, по выражению Н.И. Вавилова, «теорию центров» во многом придется «чинить», она до сих пор является путеводной звездой «охотников за растениями».

**«Новая систематика культурных растений».** «О междуродовых гибридах дынь, арбузов и тыкв. (К проблеме о захождении видовых и родовых систематических признаков)» –

первая крупная таксономическая работа Н.И. Вавилова (1924/1925). И.Р.Э. Регель (1912), и К.А. Фляксбергер (1912) одну из непосредственных задач Бюро (позже ОПБиС) видели в том, чтобы помочь селекционерам разобраться в том неисчислимом богатстве форм, которое представляли собой виды возделываемых растений России. В последней своей работе «Новая систематика культурных растений» Н.И. Вавилов (Vavilov, 1940; Вавилов, 1962) формулирует новые подходы в систематике, основой которых стала идея агроэкологической классификации внутривидового разнообразия в мировом масштабе (см. обзор Е.Н. Синской, 1968). Использование этих подходов давало в руки ботаников и селекционеров ключ для определения места каждой систематической единицы в огромном разнообразии растительных форм и открыло новую главу в селекции – возможность познания исходного материала (Дорофеев, Филатенко, 1987).

**Проблема вида.** Конец XIX–начало XX вв. характеризовались новым этапом в познании вида: была подвергнута критике морфологическая концепция вида и стали применяться новые подходы к его изучению (см. обзоры Розановой, 1946 и Завадского, 1968). Особое влияние на представление о виде оказало использование генетических методов (Лотси, 1914; де Фриз, 1932). Взгляды Р.Э. Регеля (1912, 1917) и А.С. Семенова-Тян-Шанского (1910) о том, что вид – это, прежде всего, группа рас, также оказали существенное влияние на формирование Н.И. Вавиловым (1931б, 1965в) его концепции вида. Была предложена концепция «линнеевского вида как сложной системы форм, состав которой подчиняется закону гомологических рядов» (Вавилов, 1931б, С. 118). Он рассматривал вид как полиморфную, состоящую из линнеонов и жорданонов иерархическую систему: подвиды → разновидности → расы → генотипы (Вавилов, 1931б). При этом вид, или линнеон, представлялся формой «коллективного существования» элементарных видов, или жорданонов (Вавилов, 1920, С. 1). К пониманию популяционной структуры вида Н.И. Вавилов, пришел, решая проблему вида в целом. И если К.А. Фляксбергер (1935) считал, что любая классификация пшениц в первую очередь является «пособием для определения

пшениц земного шара, в котором приводятся все их мировое разнообразие» (С. 22), то Н.И. Вавилов полагал, что «вид как понятие нужен не только ради удобства, а ради действительного познания сущности эволюционного процесса» (Вавилов, 1931б, С. 134). Вавиловская концепция линнеевского вида как системы подробно рассмотрена Э.Н. Мирзояном (2007). Однако детальный анализ изменения Н.И. Вавиловым взглядов на проблему вида все еще ждет своих исследователей (Аверьянова, 1975).

Предложенная Н.И. Вавиловым (1931б) концепция линнеевского вида как системы не была воспринята положительно многими ботаниками, в том числе и крупнейшим советским ботаником того времени В.Л. Комаровым (1931). Последний считал, что вид есть географическая или экологическая раса, представляющая группу особей, отличающуюся от других хотя бы по одному константному признаку, и имеющий ареал и что «вид есть не система, а обособленный в порядке эволюции отдельный организм. Вид может включать в себя систему подчиненных ему форм, но сам он не система, а единица. Если вид «система», то истинной единицей и эволюционного процесса, и практической селекции и систематики придется признать биотип» (Комаров, 1940, С. 204). И в настоящее время термин «вид» у культурных растений есть нечто не очень определенное (Международный кодекс ..., 2001). Считается, что у диких растений вид монофилетичен, т. е. происходит от какого-либо определенного предкового вида, у культурных возможны варианты. Например, космополит люцерны посевная *Medicago sativa* L. sensu lato объединяет несколько близких видов, которые были введены в культуру в нескольких местах независимо друг от друга (Синская, 1969), в то время как редис и редьки произошли от одного общего предкового вида *Raphanus gyanus* (Fisch. & C.A. Mey.) G. Don ex Sweet. В настоящее время полагают, что единственный выход из сложившейся ситуации – это принятие «консенсуса» вида, т. е. вид – это то, что специалисты по данной группе растений определили за таковой и «на смену концепциям вида должна прийти единая к о н в е н ц и я [разрядка наша – Н.Г.] вида» (Назаренко, 2001, С. 180). Однако наличие разных школ и ограниченная, не репрезентативная выборка видов, храня-

щихся в большинстве зарубежных генбанков, не позволяет не только прийти к консенсусу, но часто и найти точки соприкосновения. (Например, у картофеля параллельно существуют две системы (классификации) – С.М. Букасова (1971) и J.A. Hawkes (1963) и т. д.)). Существует опасность, что объем вида и число видов будут «зависеть от уровня квалификации исследователя данной таксономической группы» (Куприянов, 2001, С. 188).

Другим важным моментом этих работ Н.И. Вавилова было выделение так называемого «радикала вида» (Vavilov, 1922). Позже вопрос об изменчивости радикала вида подробно рассмотрен Е.Н. Синской (1964) на примере люцерны. К настоящему времени накоплено много новых фактов гомологичной изменчивости признаков, определяющих радикал вида. Одной из интереснейших задач, по мнению Н.И. Вавилова, «... является вопрос о пластичности видов, об изменчивости видов, об амплитуде внутривидового разнообразия, приспособленности вида к различным условиям среды» (Вавилов, 1933, С. 45). Этому интереснейшему вопросу будет посвящено значительное число исследований сотрудников ВИР (Синская, 1948).

**Методические основы селекции.** Как отмечают ряд авторов, центральной проблемой, прошедшей и через все творчество Н.И. Вавилова, была проблема исходного материала (Дорофеев, Филатенко, 1987). Сложно согласиться с таким «сужением» интересов Н.И. Вавилова. Не только обеспечение селекционеров надежным исходным материалом при выведении новых сортов, но и создание действенных методических основ и прописей селекции все время было одной из основных целей Бюро по прикладной ботанике (Регель, 1915), а позже и руководимого Н.И. Вавиловым ИПБиНК–ВИР (Теоретические основы ..., 1935а, б; 1937 и др.). Н.И. Вавилов, все время занимаясь прикладными вопросами, в последние годы работы сделал упор на применение своих теоретических воззрений для решения конкретных проблем селекции (Вавилов, 1935е). «Из селекционной практики зарождается теория селекции. Такова обычно диалектика знания, неразрывно связанного с производством. Взаимопроникновение и единство теории и практики наглядно подтверждаются на истории селекции как искусства, как

науки и как особой отрасли сельскохозяйственного производства», – считал Н.И. Вавилов (1935е, С. 4).

Он считал, что в основе селекции лежит «учение о формообразовании и видообразовании в природе» (Вавилов, 1923, С. 1). Почему именно труды Ч. Дарвина стали фундаментом для теории и практики селекции в России? Вопрос о роли дарвинизма как консолидирующего начала для российских селекционеров требует специального рассмотрения (см. Гончаров, 2005 или Мирзоян, 2007). Ч. Дарвин (1939, 1951) прочно ввел в умы понятие об изменчивости в органическом мире, что вызвало широкий отклик, в том числе и в виде массового увлечения занятиями селекцией «на научных основах» (Елина, 2005). Кроме того, Ч. Дарвин (1951), собрав исчерпывающую информацию, ввел в научный оборот практически все успешные примеры занятия селекцией, продемонстрировав, таким образом, возможность практического использования эволюционного учения. В данном контексте вековой опыт успешной селекции растений в Европе вполне мог послужить одной из «основ» ее дисциплинарного строительства в России. По мнению В.В. Колкунова (1911), на начало XX в. пришлось изменение подхода земледельцев к возделываемому растению: если раньше главное внимание они уделяли созданию условий для его успешного роста и развития, то теперь стали пытаться изменить само растение. На начало XX в. пришлось и начало становления Н.И. Вавилова как ученого. Он во многом стал преемником сложившихся в Бюро по прикладной ботанике УК и ОПБиС СХУК в течение 1894–1921 гг. теоретических установок (Аверьянова, 1975). Н.И. Вавилов был очень хорошо осведомлен о существовавших тогда представлениях и идеях в прикладной ботанике и имел уже сформировавшиеся взгляды. Поэтому он легко определил основные направления исследований для руководимого им учреждения. Регелевское Бюро по прикладной ботанике имело значительную коллекцию возделываемых растений и предоставляло их всем желающим (2-й список..., 1914), однако при переходе страны к коллективному ведению сельского хозяйства назрела необходимость обеспечения селекционной практики разнообразным, часто очень специфическим, исходным материалом,

поэтому «...работам чисто селекционного характера должна предшествовать исследовательская работа по описанию и испытанию всех существующих сортов данного растения. ... мало сделано растениеводами в России в смысле изучения сортов, мы не знаем, как следует состава [ее – Н.Г.] полевой культурной флоры» (Вавилов, 1965ж, С. 438). Кроме того, «до сих пор во всей мировой литературе мы не знаем сколько-нибудь исчерпывающей монографии ни по одному культурному растению. Объясняется это тем, что сортовой (или, точнее, расовый) состав у многих возделываемых растений... велик. Для одной пшеницы... не менее 2000 форм, ботанически различимых и константных. ... Работа по монографическому изучению отдельных групп растений нам представляется основной и совершенно неотложной. ... Наряду с неизбежно необходимым в целях точной регистрации морфологическим изучением ботаника должно идти изучение биологических и физиологических особенностей сортов» (Вавилов, 1965ж, С. 437).

После классического пятитомного руководства К. Fruwirth, выдержавшего с 1900 г. несколько переизданий, в том числе и в России (Фрувирт, 1914а, б, 1915), вавиловские «Теоретические основы селекции» (1935а, б, 1937) были первым изданием, подытожившим достижения и теоретические разработки селекционной науки первой трети двадцатого века. Н.И. Вавилов очень скрупулезно подошел к подготовке издания: его план и все главы публично обсуждались на ученом совете ВИР. Кроме того, он специально написал или переработал для него ряд своих работ, как то: «Ботанико-географические основы селекции» (Теоретические основы селекции..., 1935а), «Селекция как наука» (Там же, 1935а), «Научные основы селекции пшеницы» (Теоретические основы селекции ..., 1935б), «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» (Теоретические основы селекции ..., 1935а), «Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (Применительно к запросам селекции)» (Там же, 1935а).

**Ботанико-географические основы селекции.** В одной из своих лекций Н.И. Вавилов обратил внимание на отличие отечественного метода, специфической особенностью которого

является введение так называемого «дифференциального ботанико-географического метода» в отношении культурных растений, так как интересны не только ареалы видов и родов, но прежде всего разновидности и расы, составляющие виды. В этом направлении «советские исследователи пошли самостоятельно», и поэтому крупные открытия, выпавшие на долю советской науки, обуславливаются именно нетронутостью этой области. Следующим шагом стало выявление лучших комбинаций для гибридизации (Vavilov, 1940).

**Подбор пар для скрещивания.** По мнению Н.И. Вавилова (1935в), возможность планирования селекционного процесса была одной из важнейших задач теории селекции. С этой целью он предпринял анализ родословных лучших селекционных сортов мира, обосновав так называемый «метод родословных». Традиция сохраняется и в настоящее время (Мартынов и др., 1984), в том числе сотрудниками ВНИИ растениеводства была предпринята попытка моделирования фенотипа сорта пшеницы на примере использования конкретных генов, детерминирующих проявление «модельного» количественного признака «высота растения» (Мережко, 1984, 1994). Несмотря на то, что данные работы выполнены на новом этапе развития селекции и генетики и на другом методическом уровне, проблема до конца не решена, и задача создания «наиболее рациональных сочетаний пар» при скрещивании все еще является «самой увлекательной и неотложной» работой (Вавилов, 1935а, С. 73).

Более конкретные результаты дала идея скрещивания географически отдаленных рас. «...именно для наших условий, при получении совершенно новых сочетаний значительных успехов можно ожидать от скрещивания отдаленных форм, принадлежащих к одному ботаническому виду или очень близким видам, не обнаруживающим бесплодия при скрещивании» (Вавилов, 1933, С. 37). Результативность применения такого подхода на практике была очень велика (см. подробнее Грумм-Гржимайло, 1986). Были созданы сорта мягкой пшеницы Безостая 1 (Краснодарский НИИСХ) и Скала (Тулунская ГСС), сорт твердой пшеницы Харьковская 46 (УкрНИИРСиГ), сорта хлопчатника и ряд других шедевров отечественной селекции.

В последние годы Н.И. Вавилов большое внимание уделял подготовке «Экологической карты СССР», которая должна была стать основой для рационального размещения сельскохозяйственных культур, и готовил монографию «Мировые ресурсы хлебных злаков, зерновых, бобовых, льна и их использование в селекции» (Вавилов, 1957).

**У. Отдел прикладной ботаники  
и селекции – Всесоюзный институт  
прикладной ботаники и новых культур –  
Всесоюзный институт растениеводства**

В течение всего 1920 г., периодически наезжая в Петроград, Н.И. Вавилов готовил условия для переезда и восстанавливал после смерти Р.Э. Регеля полномасштабную работу ОПБиС, сотрудники которого занимались целенаправленным сбором и экспериментальным изучением местных сортов основных для России сельскохозяйственных растений и обобщением результатов, касающихся проблем прикладной ботаники (Аверьянова, 1975). В марте 1921 г. через год после избрания заведующим Отделом Н.И. Вавилов покинул Саратов. Вместе с ним в Петроград на постоянную работу в ОПБиС переехали многие его саратовские ученики. По некоторым сведениям их было около 20 человек (Бахтеев, 1987). Это позволило почти сразу же продолжить научную работу Отдела в ключе, начатом в Саратове. Для экспериментального изучения растений Н.И. Вавилов организует станцию при Агрономическом институте в ближайшем пригороде Петрограда – в Детском Селе (ныне г. Пушкин) и также отправляет А.И. Мальцеву в Воронеж на Степную станцию ОПБиС для изучения собранный им в экспедициях материал.

«Война и революция на многие годы задержали научную работу» в стране (Чаянов, 1927, С. 239). В то время как «потери» Бюро (Отдела) были минимальны: в годы катаклизмов и разрухи интенсивно и плодотворно работали Саратовское отделение (заведующий Н.И. Вавилов) (Есаков, 1987б; Lissan, 1997) и Степная станция Воронежского отделения (заведующий А.И. Мальцев) ОПБиС (Мальцев, 1923).

У Н.И. Вавилова были интерес к глобальным исследованиям и стремление охватить поиском

растительный мир всего земного шара, в то время как Бюро растениеводства Департамента земледелия США, как уже отмечалось выше, имело стратегией «вычесывание» селекционного, высокопродуктивного материала из сельскохозяйственно развитых стран, а «экзотического» – из коллекций ботанических садов. «Наши критики Г.Н. Шлыков и А.К. Коль пытаются упрекнуть нас в том, что мы значительную долю внимания отдали примитивным странам – «дебрям», по их терминологии, вместо того чтобы интересоваться опытом наиболее развитых земледельческих ... в первую очередь мы всемерно использовали опыт передовых стран, который, тем не менее, не дал нам, как и США, всего того, что необходимо для растениеводства и селекции» (Вавилов, 1965д, С. 649).

**Географические посевы.** Первые широкомасштабные географические посевы возделываемых растений были организованы итальянским экологом G. Azzi и охватывали исключительно сорта пшеницы. Его работа имела своих предшественников: F. Schubler и его последователи изучали вопрос о приспособляемости культурных растений к короткому



На станции ИПБиНК, Каменная степь, 1925 г.



На юбилейном заседании Географического общества СССР, Ленинград, 1939 г.

лету в горах и северных широтах. На основании этих исследований сокращение периода вегетации хлебных злаков с продвижением их к северу и в горы было приписано фактору освещения. Открытие различных типов фотопериодической реакции растений (Garner, Allard, 1920) как бы узаконило данные выводы. Еще ранее В.И. Ковалевский (1884) ввел географический принцип в изучение сельского хозяйства России, показав укорочение вегетационного периода сельскохозяйственных культур (хлебов) по направлению к северу, так называемый «закон Ковалевского» (Вавилов, 1935д).

Однако необходимость детально разобраться в закономерностях изменчивости длины вегетационного периода все еще была актуальна (Вавилов, 1928б; Кузнецова, 1929). Самой глобальной попыткой явились географические посевы 1923–1927 гг., организованные сотрудниками ОПБиС (ИПБиНК) под руководством Н.И. Вавилова. По результатам предварительных экспериментов для дальнейшего исследования были подобраны различные виды, наиболее распространенные сорта и представители эколого-географических групп. Наблюдения велись над 185 сортами, относящимися к 40 видам основных сельскохозяйственных растений. Они проводились по однообразной программе и

единой методике на однородном чистотинейном материале (Кузнецова, 1929).

При участии опытных учреждений страны в географических посевах Н.И. Вавиловым было задействовано 115 пунктов, расположенных от Дотнавы ( $23^{\circ}53'$  в.д.) на западе до Владивостока ( $131^{\circ}57'$  в.д.) на востоке, от Заполярья (Хибины) ( $67^{\circ}44'$  с.ш.) на севере до Иолатани ( $37^{\circ}$  с.ш.) на юге, в самых разнообразных условиях от субтропиков до заполярной тундры. Основу программы проведения географических посевов составляли фенологические наблюдения, оценка на устойчивость к болезням и вредителям и изучение «химизма» (масличности, качества масла, содержание белка и пр.). При систематизации и обработке результатов внимание акцентировалось на выявлении закономерностей индивидуального развития, отразившихся в фиксировании сроков прохождения растениями конкретных фенологических фаз, оценке влияния длины дня и температурного фактора на продолжительность вегетационного периода растений для каждого конкретного района и культур в целом, а также на выявлении географической изменчивости анализируемых признаков. Было обращено внимание на выявление фондов поздне-, средне- и скороспелых сортов для последующего использования в се-

лекции. Прежде всего, исследователей интересовал факт, «насколько количественно велика» изменчивость по изучаемым признакам. Основные результаты, полученные в географических посевах, были доложены Н.И. Вавиловым на Ботаническом конгрессе в Ленинграде (Вавилов, 1928б) и на Международном конгрессе экспертов по сельскому хозяйству в Риме, а результаты изучения длины вегетационного периода обобщены Е.С. Кузнецовой (1929). Биохимические исследования на материале географических посевов проведены на большом наборе культур Н.Н. Ивановым с сотрудниками (Иванов, 1929). Однако колоссальный объем данных и несовершенство математических методов их обработки не позволили всесторонне описать полученный фактический материал. Даже в наиболее полной сводной работе Е.С. Кузнецовой (1929) приведен не весь наработанный фактический материал, а только его часть. Основным вывод, на котором настаивали как Н.И. Вавилов (1928б), так и Е.С. Кузнецова (1929), – выявление в географических посевах двух групп растений (первая из которых сокращает длину периода всходы–колошение с юга на север, вторая удлиняет его). В то же время обращает на себя внимание явно не широтный характер выраженности признака «длина вегетационного периода» (Гончаров, Речкин, 1993).

Результаты географических посевов Регелевского Бюро (Регель, 1911), конечно, не могли сравниться по числу используемых видов возделываемых растений и точек изучения с таковыми Н.И. Вавилова. Как мы отмечали выше, всеобъемлющая обработка результатов последних, даже по отдельным признакам, так и не была завершена, в то время как Р.Э. Регель на основе полученных результатов пришел к выводу о приуроченности рас местных сортов к тем или иным географическим районам и необходимости использования крестьянами при посеве своего, а не привозного зерна (Регель, 1915). Р.Э. Регель (1909) также устанавливает географическую закономерность в распространении содержания белка в зерне ячменя и пригодность азиатских форм озимого шестирядного ячменя для пивоварения. Еще один важный результат географических посевов – идея создания типовых наборов возделываемых культур

(признаковых коллекций) (Кузнецова, 1929; Пальмова, 1935). Институт широко пользуется ею и в настоящее время (Фунтов, 1998). Кроме того, полученные результаты географических посевов могут быть использованы для построения пространственных моделей рационального размещения сельскохозяйственных культур (Речкин, Гончаров, 1993). Международный агрономический институт (Рим, Италия) присвоил золотую медаль Н.И. Вавилову за его работу по географическим посевам и постановил провести их в международном масштабе.

**Отдел интродукции.** Основной задачей Отдела интродукции Института сначала были выписка и закупка семян, а также проблема новых культур. В 1932 г. на VI Международном генетическом конгрессе в Итаке Н.И. Вавилов указал на то, что растущие потребности человечества и развитие промышленности делают крайне необходимым введение в практику новых растений. Однако отделом интродукции и информации в Институте с 1925 г. заведовал А.К. Коль, взгляды которого (Коль, 1931)<sup>5</sup> не совпадали с позицией Н.И. Вавилова (1931д). Другим оппонентом Н.И. Вавилова в вопросах интродукции выступил бывший и.о. председателя СХУК Д.Д. Арцыбашев, с 1925 г. заведовавший в ИПБиНК отделом натурализации. Кроме того, в ИПБиНК отсутствовала четкая система вовлечения собранного материала в селекционный процесс, хотя Н.И. Вавиловым в противовес теории климатических аналогов Е. Мауер использовалась собственная теория интродукции, так называемая «теория экологических аналогов». Тем не менее, его преимущественно интересовали горные районы субтропических и тропических областей, характеризующиеся умеренным климатом (Заленский, 1966), новые культуры (Вавилов, 1932а) и дикая флора (Вавилов, 1931а), в то время как его оппонентов – высокопродуктивные сорта зарубежной селекции и возможность «мобилизовать бесчисленные полезные культуры земного шара для усиления наших продовольственных и сырьевых ресурсов...». Заметим, что работа по интродукции этих сортов, по крайней мере на основных воз-

<sup>5</sup> Известно негативное отношение академика Д.Н. Прянишникова к более поздней «критической» публикации А.К. Коля (1936) и его обращение по этому поводу в Президиум ВАСХНИЛ (Соловьев, 1995).

делываемых злаках, к тому времени уже была успешно выполнена сотрудниками ВИР под руководством В.В. Таланова (Вавилов, 1931д), а селекция основных сельскохозяйственно важных культур успешно велась в ИПБиНК (ВИР) сначала под руководством В.Е. Писарева, а затем его преемника И.М. Еремеева.

**Госсортосеть.** В 1922–1924 гг. В.В. Таланов приступил к заведованию созданным им Бюро по введению и распространению новых сортов полевых растений Наркомзема и Американского комитета помощи «Джойнт». В 1923 г. им создается Украинская сеть сортоиспытания, в 1924 г. на средства «Джойнта» – сортосеть РСФСР. В 1924 г. в южных губерниях под руководством В.В. Таланова работало 17 сортоучастков, в центральных и северных под руководством В.Е. Писарева еще 7. В это же время создается и Северо-Западная госсемкультура. Ее руководителем назначают В.Е. Писарева (Гончаров Н.П., Гончаров П.Л., 2007). Через Госсемкультуру должны были, с одной стороны, размножаться для быстрого внедрения в производство ценные сорта различных культур, с другой, по мысли Н.И. Вавилова, развертываться экспериментальные базы ОПБиС в различных экологических зонах страны. Постепенно при посредстве Госсемкультуры были организованы опытные станции ОПБиС в Хибинах, на Дальнем Востоке, в Крыму, Азербайджане и Белоруссии. Под Ленинградом в имении барона Розенбаха в Калитине В.Е. Писаревым и И.А. Веселовским в 1923 г. для репродукции сортов зерновых культур, трав и картофеля была организована специальная экспериментальная база. Позже, в 1925 г., было найдено еще одно хозяйство в Павловске, в котором проводились исследования по плодово-овощным культурам (Веселовский, Кошелев, 1994). Идеи В.В. Таланова по интродукции и сортоиспытанию совпали с таковыми Н.И. Вавилова, и с 25 февраля 1925 г. он одновременно с работой в Бюро выведения и размножения новых сортов полевых растений становится заместителем директора в вавиловском ИПБиНК, заведующим его Московским бюро и полномочным представителем института в Москве. В 1925 г. Бюро В.В. Таланова несколько изменяет свою деятельность, принимается на государственное финансирование и реорганизуется в Бюро по сортоиспытанию

и районированию сортов при ГИОА, а В.В. Таланов избирается в члены Президиума ГИОА. В.В. Талановым и созданным им огромным коллективом в руководимом Н.И. Вавиловым Институте, кроме организации сети участков, разрабатываются методики проведения сортоиспытания, основы апробации и всесторонней оценки сортов. В 1931 г. Южная и Северная сети сортоиспытания были слиты в единую Всесоюзную государственную сортоиспытательную сеть (Госсортосеть) при Всесоюзном институте растениеводства.

На Всесоюзном съезде по селекции, генетике, семеноводству и племенному делу в 1929 г. В.В. Таланов (1930) публично представил первый проект сортового районирования зерновых культур. В результате выполненных работ появилась возможность в масштабе всего СССР заменить беспородный материал на более урожайный сортовой, причем прошедший многолетнюю проверку и сравнительные испытания на госсортоучастках, расположенных во всех сельскохозяйственных районах страны. Это мероприятие дало стране ежегодно дополнительные сотни миллионов пудов зерна, кормов и технического сырья растительного происхождения.

Возрождая экспериментальную работу, руководство ОПБиС (ИПБиНК) мастерски использовало пропаганду (см., например, сборники «Обновленная земля» (1929) и «Достижения...» (1929)). Кроме того, и «Земледельческий Афганистан» Н.И. Вавилова и Д.Д. Букинича (1929), выпущенный к визиту главы Афганистана Аманулы-хана в РСФСР, и «Земледельческая Турция» П.М. Жуковского (1933) – к 10-летию Турецкой республики продемонстрировали власти успешность работ по сбору растительных ресурсов в отдельно взятых регионах мира. Часть тиража обоих изданий вышла в подарочном варианте для руководства этих стран. Н.И. Вавилов в качестве члена экспертной комиссии принял активное участие в организации в 1923 г. Всероссийской сельскохозяйственной выставки в Москве и в 1940 г. – Всесоюзной сельскохозяйственной выставки, которые продемонстрировали основные достижения сельскохозяйственного опытного дела и аграрной науки на тот период времени. Первое торжественное заседание Совета ИПБиНК, созданного на базе ОПБиС, проходило в 1925 г. в Кремле. Н.И. Ва-

вилов выступил на нем с докладом «Очередные задачи сельскохозяйственного растениеводства (растительные богатства земли и их использование)» (Бахтеев, 1987), в котором поставил цель – использовать растительные ресурсы и опыт мирового земледелия для совершенствования сельского хозяйства страны. Для этого им была сформулирована программа:

1. Исследование существующих возделываемых растений в мировом масштабе; учет того, что имеется в готовом виде как у нас, так и в различных странах, в том числе и в центрах их происхождения; выделение наиболее ценных форм и введение их в культуру.

2. Сортовая перепись по всем культурам и организация планомерного государственного сортоиспытания, определение границ возделывания сортов разных культур.

3. Использование «дикой флоры» для введения в культуру новых растений.

4. Овладение синтезом новых, не существующих в природе форм.

Филиалы Института были созданы практически во всех союзных республиках, что позволило не только всесторонне изучить привезенные экспедициями ИПБиНК (позже ВИР) материалы в разных почвенно-климатических условиях, но и в ряде из них инициировать начало работ по селекции растений. Была проведена специализация опытных станций Института по отдельным культурам, которые и распределялись между ними по заведенному порядку. Это облегчало проведение монографической обработки родов и видов возделываемых растений.

Изучением растения как такового занимается ботаника. Ее часть, которая входит в комплекс растениеводческих дисциплин и имеет дело преимущественно с культурными растениями, раньше выделяли в прикладную ботанику. «Прикладной науки, строго говоря, не существует. Наука одна. Но объекты этой науки очень разнообразны, и среди них на деле далеко не все настолько связаны с практической жизнью, чтобы лица, стремящиеся использовать науку для практических целей жизни, направляли на них внимание» (Регель, 1912, С. 4). При Н.И. Вавилове в ботанике такого деления уже не придерживались: Институт прикладной ботаники и новых культур уже в 1930 г. был переименован во Всесоюзный институт растениеводства,

«чтобы сделать наименование звучащим более практически» (Николай Иванович Вавилов ..., 1987, С. 460), а отделы прикладной ботаники областных и опытных станций ликвидированы.

Советское правительство финансировало многочисленные зарубежные экспедиции Н.И. Вавилова и его сотрудников, связанные с поисками исходного материала для обещанного им быстрого выведения высокоурожайных и устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам сортов растений (Колчинский, 1999). Мировая коллекция ВИР к 1940 г. составила 250 тыс. образцов, из них 36 тыс. образцов пшеницы, 10022 – кукурузы, 23636 – зернобобовых, 23200 – кормовых, 17955 – овощных, 12650 – плодовых и т. д. (Жуковский, 1966). В «Правде» (1931 г.) писалось, что нельзя без гордости слушать о завоеваниях цеха науки, возглавляемого академиком Вавиловым. Вот, действительно, область, которая не хуже Электростанции и Азнефти выполняет планы, догоняя и перегоняя Европу. По одной пшенице советская наука знает в три раза больше, чем до последнего времени знала наука мировая.

В табл. 1 приведены данные роста объемов коллекции ВИР. При Н.И. Вавилове для сбора растительного материала было проведено более 160 экспедиций (в том числе 20 зарубежных) (Щербаков, Чикова, 1970, 1971).

Ситуация, сложившаяся после ареста Н.И. Вавилова и в генетике растений, и в руководимом им Институте генетики АН СССР (г. Москва), в литературе неоднократно рассматривалась (Дубинин, 1989; Медведев, 1993; Сойфер, 1993 и др.). Сложнее обстоят дела с анализом ситуации в ВИР (Соратники..., 1994). В начале 1930-х гг. последовал арест ряда ключевых сотрудников Института – заместителя директора и руководителя селекционной работой Института В.Е. Писарева (Веселовский, Кошелев, 1994), выдающегося селекционера и организатора Госсортосети В.В. Таланова (Гончаров, 2002а), руководителя отдела физиологии чл.-корр. АН СССР Н.А. Максимова (Павлухин, 1994), заведующего мукомольно-хлебопекарной лабораторией К.М. Чинго-Чингса (Комаров, 1994), заведующего секцией кукурузы и сорго и бывшего руководителя Украинского отделения ИПБиНК Н.Н. Кулешова (Кулешов, 1994), заведующего отделом цитологии, чл.-корр. АН СССР

Таблица 1

Рост числа образцов в коллекции ВИР

| Культура                                         | Число образцов    |                   |                   |                   |                              |
|--------------------------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------------------|
|                                                  | 1915 <sup>а</sup> | 1966 <sup>б</sup> | 1968 <sup>в</sup> | 1983 <sup>а</sup> | Настоящее время <sup>г</sup> |
| Ячмень                                           | 2989              | } 39343           | } 39947           | 20681             | 20000                        |
| Пшеница                                          | 4288              |                   |                   | 71732             | более 54000                  |
| Тритикале*                                       | —                 |                   |                   | 5551              | 3860**                       |
| Рожь                                             | 408               |                   |                   | 2870              | 3000                         |
| Овес                                             | 1141              |                   |                   | 12136             | 13000                        |
| Кукуруза                                         | 320               | } 29721           | } 22613           | 18268             | } более 57000                |
| Сорго                                            | —                 |                   |                   | 11700             |                              |
| Крупяные                                         | —                 |                   |                   | 21572             |                              |
| Зернобобовые                                     | 241               | 19621             | 22613             | 35863             | около 42000                  |
| Кормовые                                         | 531               | 11804             | 10065             | 21915             | около 20000                  |
| Технические                                      | 885               | 15162             | 15603             | 22527             | более 20000                  |
| Клубнеплоды                                      | —                 | 3845              | 4300              | 10334             | около 10000                  |
| Овощные                                          | —                 | } 16670           | } 29740           | 29734             | } 49000                      |
| Бахчевые                                         | —                 |                   |                   | 9337              |                              |
| Плодовые, ягодные, субтропические и декоративные | 1913              | 20912             | 32588             | 31983             | 23000                        |
| Сорные растения                                  | 1175              | —***              | —***              | —***              | —***                         |

<sup>а</sup> — из: Витковский, Чувашина (1987); <sup>б</sup> — из: Брежнев (1968); <sup>в</sup> — из: Щербаков (1969); <sup>г</sup> — из: <http://vir.nw.ru>. \* Вторичный генофонд; \*\* личное сообщение проф. А.Ф. Мережко; \*\*\* единственная в мире коллекция образцов сорных растений в настоящее время утеряна (Гончаров, 2004а).

Г.А. Левицкого (Левицкая, Лассан, 1992), заведующего Среднеазиатским отделением ВИР систематика М.Г. Попова (Агаев, 1994), систематика Я.И. Проханова, бывшего заместителя заведующего отделом плодородства ГИОА С.Ю. Шимановича, заведующего лабораторией технологической оценки прядильных культур А.Д. Лебедева; ученых специалистов Н.П. Голубева и П.П. Зворыкина, заведующего издательством ВИР (бывшего министра земледелия в Северном коалиционном правительстве) Н.В. Чайковского и ряда других. Все они были арестованы в марте 1933 г. по делам так называемой «Контрреволюционной эсеровско-народнической ячейки в ВИРе» и «Ленинградской областной эсеровско-народнической контрреволюционной организации» (Просим освободить ..., 1998). Еще ранее в 1931 г. был арестован директор Субтропического отделения ВИР Н.Д. Костецкий и ряд его сотрудников (Левина,

1991), в 1932 г. — директор Кубанского отделения ВИР специалист по ячменям А.А. Орлов, кариолог Н.П. Авдулов (Абрамова, Лассан, 1994) и ботаник В.В. Маркович. Все они, кроме Г.А. Левицкого, в ВИР после арестов и ссылки не вернулись. Позже, после покушения на С.М. Кирова, были арестованы, уволены, высланы или переведены на опытные станции выходцы из дворян и лица «с неправильным» соцпроисхождением, а также состоящие на спецучете бывшие белые офицеры. В число последних попал начальник каравана 1-й зарубежной экспедиции ОПБиС СХУК, будущий знаменитый селекционер В.П. Кузьмин (Архив ВИР. Личное дело В.П. Кузьмина). Были высланы бывший заведующий Степной госсемкультурой, заведующий секцией ячменей и овсов ВИР М.Ф. Петропавловский (Удачин, 1994) и другие. К этому моменту в ВИР работало около 1000 сотрудников, кроме того, еще около 300 человек —

на его опытных станциях и до 800 – в системе Госсортосети (Ревенкова, 1962). В начале 1931 г. ВИР была передана Особая аспирантура ВАСХНИЛ, насчитывающая до 70 аспирантов «рабоче-крестьянского происхождения» (Медведев, 1993). Институт размещался в четырех зданиях дворцового типа. В 1934 г. арестовали директора Северо-Кавказского отделения ВИР проф. С.Л. Соболева, в 1937 г. – ученого секретаря Н.С. Переверзева (Лебедев, 1994), заместителя директора Института А.Б. Александрова (Суд..., 2000) и руководителей Госсортосети (Суд..., 2000). После чего происходит выделение последней из ВИР в самостоятельную структуру – Госсортосеть при Наркомземе СССР.

Уже с середины 1930-х гг. начались проблемы и с тематикой вировских исследований: «Мы взяли только несколько основных тем, чтобы показать ход перестройки работы Всесоюзного института растениеводства с ботанико-агрономического изучения видов и разновидностей на комплексную, более углубленную хозяйственную оценку растений и практическую селекцию в целях решительного улучшения существующего ассортимента культур, замены худших сортов лучшими и всемерного поднятия урожайности», – практически непрерывно «оправдывался» на страницах научных сельскохозяйственных журналов заместитель директора ВИР А.Б. Александров (1936, С. 12). В последующем внедрение сторонников Т.Д. Лысенко в административный аппарат ВИР фактически парализовало административную деятельность Н.И. Вавилова (Александров, Кременцов, 1989). 25 мая 1939 г. Президиум ВАСХНИЛ под председательством Т.Д. Лысенко рассмотрел отчет о работе Всесоюзного института растениеводства. Доклад о работах Института был сделан Н.И. Вавиловым. Он ярко отражал огромную работу, сделанную коллективом, однако, по предложению Т.Д. Лысенко, отчет не был принят.

В августе 1940 г. последовал арест Н.И. Вавилова. Причем и после опубликования документов из «досье» Н.И. Вавилова (Суд..., 2000) причина его ареста не ясна. «Этот арест – одна из самых больших ошибок власти с государственной точки зрения», – с горечью писал В.И. Вернадский. Назначение директором действительного члена ВАСХНИЛ Иоганна

Гансовича Эйхвельда (1893–1989) должно было кардинально изменить ситуацию в ВИР. Последовал ряд увольнений и сокращений. Однако его работа пришлась на временную оккупацию в годы Великой Отечественной войны ряда опытных станций Института (Пушкинские лаборатории, Павловская, Майкопская, Кубанская и др. станции) и блокаду Ленинграда. Осенью 1941 г. в пригородах города была убрана только часть образцов высеянных коллекций Института. Коллекция видов и сортов картофеля в Павловске убиралась перед самой оккупацией города с поля, ставшего практически передовой линией фронта (Трускинов, 1994), в то время как коллекция зерновых культур была убрана с полей внезапно оккупировавшими г. Пушкин немцами, которые для этого собрали попавших в оккупацию сотрудников Института и заставили их восстановить полевые журналы. Затем она была отправлена в Германию (Яковлева и др., 1994). Приготовленную к эвакуации коллекцию ВИР и сотрудников Института сразу не удалось вывезти из Ленинграда (Жизненный путь..., 1968). Вировский эшелон был блокирован на выезде из города и коллекция была возвращена в здание Института на Исаакиевской площади. Оставшиеся в осажденном Ленинграде сотрудники Института спасали семена от гибели, защищали их от крыс и мародеров. Сегодня об их подвиге напоминает размещенная в здании Института памятная доска с именами сотрудников ВИР, погибших в блокаду: П.Н. Богущевский, Е.Н. Войко, Е.В. Вульф, Г.В. Гейнц, Г.В. Ковалевский, Г.К. Крейер, И.А. Корзун, Д.С. Иванов, А.Я. Молибога, Л.М. Родина, Г.А. Рубцов, Л.Г. Щукин, М.А. Щеглов. Судя по всему, погибли в блокаду цитогенетик С.А. Щавинская и ряд других сотрудников Института. Погибнуть от голода, спасая для страны, для потомков коллекции семян, – ярчайший подвиг, совершенный гражданским населением в Великую Отечественную войну, пример беззаветного служения науке. Часть коллекционного материала, неспособного выдержать длительное хранение, репродуцировалась под бомбежками и артобстрелами в осажденном Ленинграде. В мемориальном кабинете Н.И. Вавилова во ВНИИ растениеводства находится грамота от Департамента сельского хозяйства США: «От имени американского народа и

сельского хозяйства, поддерживающего его, мы восхищаемся гражданским мужеством, проявленным учеными Института растениеводства им. Н.И. Вавилова во время ужасной блокады Ленинграда в годы второй мировой войны... Эти храбрые ученые предпочли смерть, но сохранили мировую коллекцию семян, расположенную в здании Института, для будущих поколений в ее первозданном виде».

Аресты, блокада и эвакуация сотрудников Института и значительной части коллекции на Урал в г. Красноуфимск, а также бесконечное предвоенное сокращение штата не способствовали сохранению в Институте высококвалифицированных кадров. Передача коллекций ряда культур – декоративных растений (Бахарева, 1994), хмеля и др. в другие научно-исследовательские учреждения, послевоенное восстановление уничтоженных войной научно-исследовательской базы и станций, сложности с инвентаризацией, возобновлением, репродукцией коллекций, поиском и подготовкой через аспирантуру специалистов на долгое время заслонили проблему восстановления полномасштабной научно-исследовательской работы Института. После печально известной августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. в ВИР не последовало увольнений: открытого инакомыслия в бывшем «Вавилоне» уже не было.

#### **VI. Научно-организационная деятельность в Государственном институте опытной агрономии – Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина**

Редкая работоспособность позволяла Н.И. Вавилову успешно справляться с множеством дел: направлять разнообразные научные работы созданных им крупных коллективов, решать многочисленные финансовые и хозяйственные вопросы, посещать опытные станции, редактировать научные статьи, читать лекции. Научно-организационная деятельность и труды Н.И. Вавилова могут быть адекватно оценены лишь в контексте основных тенденций развития биологии и агрономии в его время, т. е. реалий XX в. (Мирзоян, 1993). В то же время описание этих «реалий» все еще зависит от точки зрения историографов, занимающихся той эпохой. Пос-

ле Октябрьской революции в России создались условия для быстрого развития сельскохозяйственных наук. В соответствии с подписанными В.И. Лениным декретами «О племенном животноводстве» (13 июля 1918 г.) и «О семеноводстве» (13 июня 1921 г.) стали развлекаться научные исследования и планомерная работа по животноводству и растениеводству соответственно. На тот момент времени ведущие опытные станции страны (Воронежская, Московская, Шатиловская, Энгельгардтовская и др.) уже вели работу по селекции и семеноводству применительно к зонам своего расположения. Подъем сельского хозяйства зависит от развития аграрной науки, в общем-то, для отечественного агрономического сообщества – идея не нова (см. обзор: Елина, 2005). Однако в результате преобразования СХУК в ГИОА (Гончаров, 2004б) и сокращения в 1923 г. числа областных опытных станций (Елина, 1997) в стране создавался «вакуум» не только в проведении, но и в руководстве аграрными исследованиями. Организованный в 1919 г. в Москве при Наркомземе Опытный отдел не справлялся с новыми задачами. В 1918, 1919 и 1921 гг. под руководством заведующего Отделом опытных учреждений СХУК, профессора Петровской сельскохозяйственной академии А.Г. Дояренко были проведены съезды агрономов-опытников, призванные решить судьбу сельскохозяйственной науки страны (Гончаров, 2004б). Председателю СХУК В.И. Ковалевскому удалось восстановить работоспособность отделов и бюро Комитета, расположенных в Петрограде и так и не переехавших вместе с советским правительством в Москву, и завершить остановленное первой мировой войной и революцией его преобразование в Государственный институт опытной агрономии (Шепелев, Егоров, 1975; Гончаров, 2004б). Своим заместителем он выдвигает Н.И. Вавилова, который в конце 1923 г. становится руководителем ГИОА, работавшим с 19 октября 1923 г. по новому «Положению о Государственном институте опытной агрономии» (Положение ..., 1923).

Хлебозаготовительный кризис зимы–весны 1927/28 гг. в стране, вызванный гибелью посевов озимых культур, обусловил проблемы с продовольствием в промышленных городах и столицах. В конце 1928 г. в стране вводятся про-

довольственные карточки. «Тень» февральского и октябрьского переворотов и, как следствие, ускоренная проблемами с проведением массовой коллективизации коренная реорганизация на рубеже 1929–1930 гг. системы руководства сельским хозяйством страны (организация союзного министерства земледелия) (Черноиванов, 1991) и обусловленное ей преобразование ГИОА в ВАСХНИЛ. Организаторами ВАСХНИЛ выступили председатель Совета ИПБиНК, бывший управляющий делами Совнаркома и личный секретарь В.И. Ленина Н.П. Горбунов (1892–1944), заведующий Опытным отделом НКЗ РСФСР проф. С.К. Чаянов (1882–1963); почетный председатель Совета ГИОА В.И. Ковалевский (Вавилов, 1935д) и директор (председатель Совета) ГИОА Н.И. Вавилов. Вероятно, Н.П. Горбунов, со времен Октябрьской революции осуществлявший связь новой власти с учеными (Горбунов..., 1986), являлся основной движущей силой при организации ВАСХНИЛ, в то время как коллектив ГИОА под руководством В.И. Ковалевского готовил «пилотный проект». В Центральном государственном архиве научно-технической документации С.-Петербурга имеется ряд документов, в том числе и проект структуры ВАСХНИЛ, подготовленный ГИОА для опытного отдела НКЗ и подписанный В.И. Ковалевским (1924). Как ни странно, ни в каких документах не прослеживается участие в организации ВАСХНИЛ члена оргкомитета по ее созданию и будущего вице-президента ее первого состава чл.-корр. РАН Н.М. Тулайкова.

К уже существующему с 1924 г. «как первое звено учреждений, долженствующих образовать» ВАСХНИЛ ИПБиНК (директор академик АН СССР Н.И. Вавилов), в составе академии было образовано еще 10 новых<sup>6</sup>: Институт экономики сельского хозяйства (директор Л.Н. Крицман), Институт организации крупного сельского хозяйства, организованный на базе созданного А.В. Чаяновым Института сельскохозяйственной экономики и политики

(директор Я.А. Анисимов), Институт механизации сельского хозяйства (директор В.А. Трифонов), Институт по борьбе с вредителями и болезнями (директор Н.В. Ковалев назначен позже), Институт борьбы с засухой (директор чл.-корр. АН СССР Н.М. Тулайков), Институт мелиорации (директор чл.-корр. АН СССР А.Н. Костяков), Институт земледелия (директор М.З. Резников назначен позже), Институт животноводства (директор Е.Ф. Лискун), Институт рыбного хозяйства (директор чл.-корр. АН СССР Н.М. Книпович), Институт кукурузы (директор будет назначен позже), Фундаментальная сельскохозяйственная библиотека (директор Н.Н. Полозова). В 1930 г. организованы Институт сельскохозяйственной микробиологии (директор академик АН СССР С.П. Костычев), Всесоюзный институт кормов (директор академик АН СССР В.Р. Вильямс), в 1931 г. – Агро-физический институт (директор академик АН СССР А.Ф. Иоффе). Кроме того, в 1930 и 1931 гг. были организованы институты сельскохозяйственной авиации, пропаганды и массового опытничества, лубяных культур, масличных культур, льна и конопли, молочного хозяйства, мясного скотоводства, овцеводства и козоводства, лесокультур и агромелиорации, пчеловодства, садоводства, гельминтологии (Никонов, 1995), субтропических культур, виноградарства, чайного дела, цикория, сои и др. «Организуя большое количество отраслевых институтов, мы усиливаем теоретическую работу. Практика сильна теорией. Не случайно Октябрьской революцией руководил величайший ученый, величайший теоретик» (Вавилов, 1965г, С. 720). Не следует забывать, что Н.И. Вавилов был первым президентом первой сельскохозяйственной академии в первом государстве, строившем социализм (Дергачева, 1986). В выступлении на 1-м Пленуме ВАСХНИЛ Н.И. Вавилов отметил, что «советская страна строит заново свою жизнь. Ее основной промысел – сельское хозяйство – вступило в период величайших сдвигов. От десятков миллионов разрозненных хозяйств, трудно поддающихся агрономическому воздействию, построенных всецело на эгоистических принципах, на тысячелетней рутине, на средневековом инвентаре, мы переходим гигантскими шагами к укрупненному коллективизированному специализи-

<sup>6</sup> Директора первых институтов были избраны 18 июня 1929 г. на заседании Президиума ВАСХНИЛ под председательством Н.П. Горбунова, в присутствии членов Президиума В.П. Бушинского, Н.М. Тулайкова, И.Е. Клименко, В.А. Трифонова (ЦГАНТД СПб ф. 318, оп. 1-1, д. 302). Для ряда институтов кандидатуры директоров не были предложены.

рованному хозяйству, построенному на данных науки» (Вавилов, 1965е, С. 459). На этот период приходится работы «О создании устойчивого земледелия» (Вавилов, 1929а), «Немедленно занять пустующую под парами посевную площадь» (Вавилов и др., 1930в), «Кукурузу – на социалистические поля» (Вавилов 1930б), «Посевы риса с аэроплана» (Вавилов, 1931г), «Проблема новых культур» (Вавилов, 1932а).

Первый пятилетний план 1923–1928 гг. развития сельского хозяйства страны, разработанный под руководством Н.Д. Кондратьева, был утвержден в 1925 г. В связи с ним НКЗ реорганизовал всю систему организации аграрной науки, хотя ее начали «планировать» только со 2-й пятилетки (Вавилов, 1931е). Следующий пятилетний план (1928/29–1932/33 гг.) развития народного хозяйства принимался уже с учетом необходимости формирования долгосрочных планов развития науки как таковой. «Мы отошли от американской системы, которой мы придерживались еще так недавно, которая всецело основывалась на опытных комплексных областных и районных учреждениях. В основу построения научно-исследовательской работы ныне положены два основных принципа. Прежде всего, отраслевой принцип – создание большого числа отраслевых институтов с сетью зональных опытных станций, обслуживающих отдельные отрасли сельского хозяйства», – констатировал в своем выступлении на VI съезде Советов Союза ССР Н.И. Вавилов (1931в). Отсутствие в стране традиции планирования науки Н.И. Вавилов попытался заполнить привлечением к руководству НИР, по крайней мере по растениеводству, профильных отделов ВИР. Впервые по директивам ВАСХНИЛ «Сводный план НИР по растениеводству СССР» был составлен на 1932 г. Для этой цели все директора институтов растениеводческого профиля вызывались в г. Ленинград, где планы работ их учреждений «подвергались рассмотрению в отделах и секциях ВИР, затем докладывались на пленуме Планового совещания (заседаний пленума было 32)» (Юхнев, 1932, С. 106). Данная схема организации планирования научных работ сельскохозяйственных научно-исследовательских учреждений не привела к успеху, и потребовалась коренная реорганизация всей деятельности ВАСХНИЛ.

Смерть в 1934 г. В.И. Ковалевского, цементирувавшего работу ГИОА (Вавилов, 1935д), сильно ослабила позиции Н.И. Вавилова в созданных на его базе ленинградских институтах ВАСХНИЛ. Кроме того, на середину 1930-х гг. приходится окончание «нужды» новой власти в «старых спецах» и на смену им широким фронтом пришли подготовленные после революции «свои» руководящие кадры (Кременцов, 1997). Н.И. Вавилов уступает место «народному академику» Т.Д. Лысенко, как ранее в 1923 г. уступил ему самому место у «руля» аграрной наукой В.И. Ковалевский.

16 июля 1934 г. по докладу президента ВАСХНИЛ Н.И. Вавилова СНК СССР принял постановление (Известия, 20 июля 1934 г.). В наступившее после его принятия «смутное» для ВАСХНИЛ время вице-президент ВАСХНИЛ А.С. Бондаренко и парторг академии С. Климов 27 марта 1935 г. направляют на имя секретаря ЦК ВКП(б) И.В. Сталина докладную записку о враждебном отношении Н.И. Вавилова «к мероприятиям, проводимым партийной частью Президиума» ВАСХНИЛ по исполнению решения «ЦК и Совнаркома о ликвидации недостатков в работе Академии и, в первую очередь, ликвидации разрыва между теорией и практикой» (Вавилов, Рокитянский, 1996, С. 631). Практически через год Н.И. Вавилов выступил с докладом-отчетом, в котором отметил невозможность эффективного управления этой «громоздкой» организацией: «...мы сознательно вскрываем крупнейшие организационные дефекты сельскохозяйственной науки» (Вавилов, 1965и, С. 592). 4 июня 1935 г. Н.И. Вавилов был освобожден от должности президента ВАСХНИЛ и назначен ее вице-президентом. Президентом был назначен опытный «хозяйственник» А.И. Муралов. К этому моменту ВАСХНИЛ включала в себя 407 опытных учреждений, в том числе 111 институтов и 28 их филиалов на периферии. Кроме того, на Академию было возложено научно-методическое руководство рядом учреждений, входящих в систему Наркоматов совхозов, пищевой и тяжелой промышленности, работавших в области сельского хозяйства (Вавилов, 1965и). Согласно новому постановлению СНК СССР в составе академии было оставлено только 14 головных институтов с их периферийной

сетью: в Ленинграде – ВИР, Всесоюзный институт защиты растений, Агро-физический институт, Институт микробиологии; в Москве – Всесоюзный институт удобрений и агрохимии, Всесоюзный институт животноводства, Институт экономики сельского хозяйства; в Минске – Институт гидротехники и мелиорации, Институт электрификации сельского хозяйства, Институт болотного хозяйства; в Одессе – Селекционно-генетический институт; в Мичуринске – Центральная генетическая лаборатория; в Аскания Нова – Институт акклиматизации и гибридизации животных. Все остальные институты ВАСХНИЛ были переданы в НКЗ и переподчинены непосредственно его главам, а также в наркомат совхозов или в наркомземы союзных и автономных республик. Был установлен порядок, согласно которому новые научно-исследовательские институты впредь могут открываться только с разрешения СНК СССР.

И после назначения Н.И. Вавилова вице-президентом ВАСХНИЛ он продолжает оставаться руководителем ее крупнейшего Института и одним из лидеров сельскохозяйственной науки страны. Однако к середине 1930-х гг. после гибели С.М. Кирова (Вавилов, 1935г) и ареста «патронировавших» работу его Института бывшего управляющего делами Совнаркома и личного секретаря В.И. Ленина академика АН СССР Н.П. Горбунова и бывшего председателя Совнаркома А.И. Рыкова он все более и более стал ощущать двойственность своего положения. В последние годы жизни Н.И. Вавилов интенсивно занимался проблемами продвижения земледелия в новые неосвоенные районы Севера и курировал южное земледелие, которое с начала XX в. по традиции «опекали» выдающиеся ботаники России.

## VII. Участие в конференциях и конгрессах

В декабре 1909 г. Н.И. Вавилов участвовал в работе XII съезда естествоиспытателей и врачей в Москве. В том же 1909 г. на торжественном заседании Совета МСХИ, посвященном 100-летию со дня рождения Ч. Дарвина, Н.И. Вавилов выступил «от студентов» с докладом «Дарвинизм и экспериментальная морфология» (Бахтеев, 1987).

10–15 января 1911 г. он присутствовал на 1-м съезде деятелей по селекции сельскохозяйственных растений и семеноводству (г. Харьков), на котором сделал сообщение.

Н.И. Вавилов был председателем Оргбюро 3-го Всероссийского съезда по селекции и семеноводству, состоявшегося 4–13 июня 1920 г. в г. Саратове. На нем он доложил «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» (Вавилов, 1920). Съезд принял резолюцию о необходимости обеспечить развитие работ Н.И. Вавилова в самом широком масштабе со стороны власти. Кроме того, «... Саратовский губисполком постановил ходатайствовать перед Наркомземом о предоставлении мне возможности организации экспедиции для продолжения исследований. По докладу профессора Тулайкова в том же году НКЗ РСФСР была принята аналогичная резолюция. Я [Н.И. Вавилов – Н.Г.] мог бы привести еще ряд таких же резолюций Всероссийского съезда деятелей по опытному делу, состоявшегося в прошлом году» (Научное наследство ..., 1980, С. 269). В том же 1920 г. на 1-м Всероссийском съезде по прикладной ботанике (г. Воронеж) по просьбе оргкомитета Н.И. Вавилов повторно выступил с этим же докладом (Келлер, 1921). После представления «Закона...» на Международном конгрессе по болезням злаковых растений (США, 1921) Н.И. Вавилов подготовил его английскую версию (Vavilov, 1922).

В 1921 г. Н.И. Вавилов принял участие в 7-м Всероссийском съезде по опытному делу (г. Москва), где выступил с докладом «О растительных ресурсах РСФСР» (Удачин, 1994). В 1922 г. участвовал в работе Всероссийского совещания по опытному делу, проводившегося Наркомземом РСФСР. 2 апреля 1925 г. на заседании Государственного географического общества Н.И. Вавилов доложил об экспедиции в Афганистан. В 1927 г. Н.И. Вавилов на Международном генетическом конгрессе в Берлине выступил с докладом «Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen» (Вавилов, 1927). В 1928 г. принял участие во Всесоюзном съезде ботаников в Ленинграде (Вавилов, 1928а). В 1929 г., выступая в прениях по докладу М.И. Калинина на XVI конференции ВКП(б), Н.И. Вавилов ставит ряд задач, имеющих принципиальное значение для дальнейшего интенсивного раз-

вития сельского хозяйства страны: 1) создание устойчивого земледелия, которое как можно меньше зависело бы от господства стихии, от случайностей погоды; 2) распашка и освоение новых земель (новых пространств); 3) прогресс советской аграрной науки. «Огромные задачи, которые выдвигает партия и жизнь, требуют исключительного внимания к организации и реорганизации самой агрономической науки» (Вавилов, 1929а).

Н.И. Вавилов руководил проведением Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, почетным председателем которого был избран академик С.Г. Навашин. С ключевыми докладами выступили: «Проблема гена» – Ю.А. Филипченко, «Проблема происхождения культурных растений в современном понимании» – Н.И. Вавилов, «Государственное сортоиспытание и его выводы по отношению к стандартизации, селекции и семеноводству» – В.В. Таланов и др.

В 1929 г. из-за ареста ряда организаторов, в первую очередь проф. А.Г. Дояренко, срывается Всесоюзный опытный съезд, готовившийся с участием Н.И. Вавилова (Бабков, 2000). В 1929 г. Н.И. Вавилов выступил на V съезде Советов и как Президент ВАСХНИЛ открыл 2-й Международный конгресс почвоведов (Вавилов, 1930д). На IX Международном конгрессе по садоводству в Лондоне выступает с докладом о диких родичах плодовых азиатской части СССР и Кавказа (Вавилов, 1931а), впервые обосновал задачу их изучения, «инвентаризации» и широкого вовлечения в селекционный процесс. В 1930 г. выступает на V Международном ботаническом конгрессе в Кембридже (Англия) с докладом «Линневский вид как система» (Вавилов, 1931б), участвует в Международной конференции экономистов сельского хозяйства (Итака, США) и Панамериканском конгрессе работников сельского хозяйства Северной и Южной Америки (Вашингтон, США).

В составе делегации, возглавляемой академиком АН СССР Н.И. Бухариным, в июне–июле 1931 г. Н.И. Вавилов принял участие в Международном конгрессе по истории науки и техники в Лондоне, где выступил с докладом «The problem of the origin of the worlds' agriculture in the light of the latest investigation». Основной лейтмотив его выступления – исследователь в прошлом

пытается найти элементы, имеющие эвристическое значение для настоящего. Осенью 1931 г. под председательством Н.И. Вавилова в Москве прошла Всесоюзная конференция по борьбе с засухой. В ноябре 1931 г. в Ленинграде он участвовал в сессии АН СССР, посвященной проблемам освоения Севера СССР. Выступил с докладом «Проблема северного земледелия». В своем выступлении отметил, что большинство овощных культур, включая картофель, практически «не знает северных пределов» и что травосеянием можно заниматься до Северного Ледовитого океана. Кроме развития собственно приполярного земледелия, значительную часть доклада занял вопрос о рациональном использовании Нечерноземной полосы и превращении ее из потребляющей зоны в производящую. Н.И. Вавилов участвовал во Всесоюзной конференции по планированию науки (1931). Как президент ВАСХНИЛ выступил на ней с докладом «Агрономическая наука в условиях социалистического хозяйства», в котором определил перспективный план деятельности аграрной науки с целью дальнейшего развития сельского хозяйства страны, заметив, что «... коренным образом изменяются объем, задачи и содержание сельскохозяйственной науки. Из фазы факультативного существования сельскохозяйственная наука становится основным рычагом, неотъемлемой частью плановой реконструкции сельского хозяйства» (Вавилов, 1965а, С. 463).

В 1932 г. Н.И. Вавилов руководил проведением Всесоюзной конференции по планированию генетико-селекционных исследований. В докладе «Генетика на службе социалистического земледелия» Н.И. Вавилов (1933) подчеркнул, что пора положить конец отрыву генетики от селекции и сделать работу селекционеров более осмысленной в теоретическом отношении, а исследования генетиков «решительным образом» связать с практикой селекции. Кроме того, по итогам обсуждения пленарных докладов Н.И. Вавилова и А.С. Серебровского было принято резолюции, включающие в себя детальные планы исследований по растениеводству и животноводству на 1933–1937 гг. В том же 1932 г. он участвовал в работе VI Международного генетического конгресса в Итаке (США). В рамках конгресса была развернута обширная

выставка достижений селекции и генетики. ВИР представил собранные его экспедициями типы кукурузы и карту распространения сортов этой культуры на всех материках, а также новые виды картофеля, обнаруженные сотрудниками института в Южной Америке.

С 1934 г. в положении «невъездного» Н.И. Вавилов был вынужден пропустить Международный ботанический конгресс в Амстердаме (сентябрь 1934 г.) и Конгресс почвоведов в Оксфорде (июль 1935 г.), на которых собирался представить доклады. На последнем Н.И. Вавилов предполагал выступить с сообщением о становлении сельского хозяйства в СССР, а также о центрах происхождения культурных растений и центрах одомашнивания животных. В 1934 г. под председательством Н.И. Вавилова была проведена конференция по эволюции и происхождению домашних животных. Принял

участие в 1-й Всесоюзной конференции по витаминам (Ленинград) и участвовал в праздновании 60-летия творческой деятельности И.В. Мичурина (Вавилов, 1934).

В 1935 г. принял участие в работе I-й сессии ВАСХНИЛ, в конгрессе физиологов, состоявшемся в СССР, Всесоюзном совещании по селекции и семеноводству кормовых растений, Всесоюзном план.-метод. совещании при ВАСХНИЛ, на пленуме секции субтропических культур, 14–18 декабря 1935 г. – во Всесоюзном совещании по изучению ультрамикробов и фильтрующихся вирусов.

В 1936 г. Н.И. Вавилов участвовал: в II сессии ВАСХНИЛ; I Азово-черноморской конференции по развитию производительных сил; конференции АН СССР по сельскохозяйственному освоению Памира; пленуме секции субтропических культур; сессии ВАСХНИЛ,



Среди участников Всесоюзного совещания по селекции и семеноводству кормовых культур, Ленинград, 1935 г.

посвященной юбилею Саратовской селекционной станции; совещании передовиков урожайности по зерну, трактористов и машинистов молотилок с руководителями партии и правительства; областном совещании мастеров высокого урожая и лучших животноводов; IV сессии ВАСХНИЛ. Полагают, что Н.И. Вавилов рассматривал дискуссию на IV сессии ВАСХНИЛ как своего рода смотр в преддверии Международного генетического конгресса, который намечалось провести в 1937 г. в Москве (Левина, 1999).

В 1937 г. принял участие в Ленинградской конференции научно-исследовательских институтов ВАСХНИЛ и зональных СХОС Ленинградской области о мероприятиях по поднятию урожайности, во Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной зерновых культур.

В июне 1938 г. принял участие во Всесоюзном совещании по межвидовой и межродовой гибридизации при АН СССР (Вавилов, 1938а), в V юбилейном и VI пленумах Секции субтропических культур ВАСХНИЛ.

В 1939 г. участвовал в совещании по генетике и селекции, Дарвиновской сессии АН СССР и др.

### **VIII. Взаимоотношения с Т.Д. Лысенко, или Вместо заключения**

«Одно из главных свойств борцов с лженаукой – мгновенная безапелляционная реакция и безбарьерный переход на личность автора критикуемых представлений. И тут, увы, очень часто этические нормы нарушаются» (Шноль, 2001, С. 294, 295). В трагической судьбе Н.И. Вавилова принято обвинять Т.Д. Лысенко. Однако, вероятно, и это уже не раз отмечалось, корни проблемы возникновения отчуждения Н.И. Вавилова как руководителя сельскохозяйственной науки и власти были в исключительно тяжелом экономическом положении страны, особенно обострившемся в годы «великого перелома», когда в результате насильственной коллективизации были подорваны основы аграрного сектора страны.

Впервые работы Т.Д. Лысенко были освещены в газете «Правда» в очерке «Поля зимой» журналиста В. Фёдоровича (1927). Поскольку статья касалась бобовых культур, Н.И. Вавилов

направил на Гянжинскую опытную станцию, в то время входящую в систему станций ВИР, специалиста по этим культурам Н.Р. Иванова. Рекомендация последнего пригласить Т.Д. Лысенко на работу в ВИР встретила возражение ведущего физиолога Института чл.-корр. АН СССР Н.А. Максимова. Следует заметить, что работы Т.Д. Лысенко в Гянже были, вероятно, начаты под идейным влиянием Г.С. Зайцева (Резник, 1992), автора неоднократно переиздававшейся работы «Влияние температуры на развитие хлопчатника» (Зайцев, 1927), и в самом начале велись под руководством Н.Ф. Деревницкого, одного из пропагандистов применения статистических методов в сельскохозяйственном опытно-деловом деле (Деревницкий, 1926). По этой причине данные опыты Т.Д. Лысенко были поставлены методически очень грамотно. В результате даже была выведена математическая формула, описывающая процесс прохождения растениями развития (Лысенко, 1928). Особенно была важна идея посева экспериментальных растений через каждые 10 дней в течение двух лет, что в дальнейшем вылилось в эксперименты с дробной яровизацией (воздействии низкими положительными температурами в течение 5, 10, 15 и т. д. дней)<sup>7</sup>.

Перед началом Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству Н.И. Вавилов (1929б) в «Ленинградской правде» упоминает работу Т.Д. Лысенко. Эта же газета, подробно освещавшая работу съезда, 16 января 1929 г. вышла с большой статьей «Можно превратить озимый злак в яровой. Успехи советской науки», в которой излагались результаты исследований Н.А. Максимова и даже не упоминалось о таковых Т.Д. Лысенко. В следующем году Н.А. Максимов и М.А. Кроткина (1929/1930) в статье, касающейся температурного воздей-

<sup>7</sup> В. Сойфер (1993) пишет, что в этой публикации Т.Д. Лысенко (1928) приведено очень много первичных данных. Вероятно, они были очень важны, так как именно в данной работе закладывалась идея дробной яровизации. Это позволило Т.Д. Лысенко (1935а) в последующем прийти к выводу о том, что «потребность» в яровизации является строгой сортовой характеристикой. В то время как Н.А. Максимов (Максимов, Пояркова, 1924/1925), равно как и ранее G. Gassner (1918), именно из-за методических проблем так и не получили однозначных результатов по яровизации растений.

ствия, впервые выступают с критикой работ Т.Д. Лысенко. В то же время Н.И. Вавилов (1935в) и сам Т.Д. Лысенко относились к этим работам по-другому. Н.И. Вавиловым яровизация растений рассматривалась как инструмент, позволяющий включить в гибридизацию и, следовательно, в селекционный процесс, синхронизировав колошение сортообразцов из различных частей мира, все мировое разнообразие, собранное в экспедициях им и его сотрудниками: «Мы считаем работу Т.Д. Лысенко в этом отношении выдающейся. Сравнительно простая методика яровизации, возможность широкого производственного применения ее открывают широкие горизонты ... Мировой ассортимент пшеницы под влиянием простой процедуры яровизации оказался совершенно измененным ... Уже в настоящее время можно определенно утверждать, что яровизация является крупнейшим достижением в селекции, ибо она сделала доступным для использования все мировое разнообразие сортов, до сих пор недоступное практическому использованию в силу обычного несоответствия вегетационного периода и малой зимостойкости озимых южных форм ... В смысле использования мировых ассортиментов для гибридизации открываются совершенно беспредельные горизонты интересных практических работ» (Вавилов, 1933, С. 28, 29). «Был в Одессе. Работа Лысенко замечательна и заставляет нас многое ставить по-новому. Мировые коллекции надо перерабатывать через яровизацию» (Научное наследство ..., 1987, С. 174). В то же время проверка производственной эффективности яровизации как агроприема, несмотря на критические замечания (Константинов и др., 1936; Константинов, 1937а, б), никогда официально не проводилась. Хотя через Наркомзем СССР доводились планы ее проведения и вменялось в обязанность сельскохозяйственным опытным учреждениям страны, в том числе ВИР, следить «за правильностью» ее осуществления на местах.

Биографы Н.И. Вавилова ведут отсчет его противостояния с Т.Д. Лысенко с конца 1934 г. — начала 1935 г. (Бальдыш, Панизовская, 1987; Резник, 1992). Они считают, что его катализатором стала первая совместная брошюра Т.Д. Лысенко с И.И. Презентом «Селекция и теория стадийного развития» (Лысенко,

Презент, 1935), положившая начало «облысению»<sup>8</sup> аграрной науки. В брошюре впервые под «теоретические» представления Т.Д. Лысенко юристом И.И. Презентом подведена «диалектико-материалистическая» основа, а также озвучено отрицание хромосомного пути передачи наследственности и доминантности–рецессивности признаков. Эти «идеи» получили дальнейшее развитие в статьях Т.Д. Лысенко в журнале «Яровизация», в газете «За коллективизацию» и его речи на встрече с колхозниками-ударниками (Лысенко, 1935б). Кроме того, произошла трансформация «научного спора» вокруг яровизации в «классовую борьбу»: «... классовый враг — всегда враг, ученый он или нет» (Лысенко, 1935б). На встрече с колхозниками-ударниками в его поддержку выступил И.В. Сталин: «Браво, товарищ Лысенко, браво!...», — развязав тем самым ему руки. В дальнейшем уже рекомендовались не научные идеи «народного академика», а предлагаемые им агроприемы, призванные способствовать подъему урожайности и стабилизации сельскохозяйственного производства (Кременцов, 1997).

<sup>8</sup> С точки зрения автора, этот предложенный В.П. Эфроимсоном термин является более удачным, чем обывательский «лысенковщина», или псевдонаучный «лысенкоизм», так как он предельно точно и ёмко характеризует сложившуюся ситуацию. «Лысенкоизм» — термин, появившийся на Западе и более характерный для зарубежной историографической и отечественной публицистической литературы. Несмотря на значительное идейное влияние Т.Д. Лысенко во многих областях как биологии, так и агрономии, все-таки было нечто большее — был «культ личности», но личности совсем другой (см. Медведев, 1993). Если же рассматривать случившееся как «социальное явление» (см., например, Сойфер, 1993), то никакие «-измы» таковым не могут быть. Напомним, что и до Т.Д. Лысенко предпринимались провалившиеся попытки отечественных «хунвейбинов» устроить «культурную революцию» в биологии и агрономии: сначала членами Общества биологов-материалистов, чуть позже — Общества биологов-марксистов (см., например, Против ..., 1931). Общество биологов-марксистов формулировало свои задачи следующим образом: «Перед марксистами-ленинцами в биологии стоят огромные задачи. Зерновая проблема, проблема превращения озимых в яровые, борьба с засухой, подбор сортов пшеницы, проблема хлопковой и каучуковой независимости, проблема садоводства и т. д. — все эти задачи, успешно решаемые партией и рабочим классом, выдвигают большое количество новых актуальных проблем перед физиологами, селекционерами, перед всеми ветвями ботаники.... Во весь рост стоит задача по пересмотру святой святых современной буржуазной биологии, задача марксистско-ленинского анализа кризиса естествознания, задача большевистской реконструкции самой науки биологии» (Против ..., 1931, С. 5).

В конце 1935 г., т. е. незадолго до дискуссии на IV сессии ВАСХНИЛ, оценка работ Т.Д. Лысенко Н.И. Вавиловым изменилась: «... критики инбридинга, такие, как наш доктор Лысенко, спрашивают нас, как в инквизиции, почему это так, если этот метод такой убедительный ... Доктор Лысенко недавно начал кампанию по скрещиванию внутри чистых линий самоопыляющихся растений, думая, что таким образом урожайность может быть... [далее пропуск в оригинале]... Эти выводы основаны на наблюдении ... нескольких чистых линий. Пока еще нет определенных позитивных результатов от такого применения перекрестного опыления внутри чистых линий пшеницы и овса, но уже даже в совхозах и колхозах крестьяне начинают применять этот метод омоложения на чистых линиях» (Научное наследие ..., 1987, С. 94, 95). Позже затянувшееся «противостояние» обусловило более резкие высказывания: «Никто не разрешит вам растоптать советскую биологическую науку» (Бальдыш, 1983, С. 187), «... на костер пойдем, гореть будем, но от своих убеждений не откажемся» (из выступления Н.И. Вавилова на выездном заседании Ленинградского областного бюро Секции научных работников совместно с коллективом ВИР 15 марта 1939 г.). Чем закончилось это противостояние всем хорошо известно: в 1940 г. последовал арест Н.И. Вавилова, в 1943 г. – смерть...

< ◇ >

Трудно посчитать пользу, которую принес своей Родине Н.И. Вавилов и его сотрудники прямым переносом (интродукцией) всего лучшего, что создала в результате многовековой селекции мировая практика сельского хозяйства, поставив перед собой и своими сотрудниками задачу планомерного и рационального использования «растительных ресурсов земного шара» (Вавилов, 1965ж, С. 435). Даже в настоящее время очень трудно учесть отдаленные последствия использования растительных материалов, собранных виrowsкими экспедициями. Многочисленные экспедиции, организованные под его руководством в центры разнообразия возделываемых растений, позволили создать в ВИР богатейшую коллекцию ценного исходного материала, служившего и служащего основой для создания новых сортов растений (Грумм-Гржимайло, 1986). В 1940 г. в докладе «Ин-

тродукция растений в советское время и ее результаты» на конференции ботанических садов при АН СССР Н.И. Вавилов сообщал, что ВИР пополнил сельскохозяйственное производство страны 254 сортами (Вавилов, 1965б). Кроме того, были интродуцированы хинное дерево и камфарный лавр, организовано их выращивание и производство хины и камфары в промышленном масштабе, а также собраны каучуконосы и организовано их возделывание. Экспедиция С.М. Букасова и С.В. Юзепчука привезла образцы дикого вида картофеля *Solanum dimissum* Lindl., имеющего гены устойчивости к злейшей болезни этой культуры фитофторе. Их использование в селекционном процессе позволило создать коммерческие образцы возделываемого вида *S. tuberosum* L., устойчивые к этой болезни. Не менее важным было создание вилтоустойчивых сортов хлопчатника, устойчивого к аскетическому нуту, а также устойчивой к пероноспорозу и цистообразующей нематоды сои. Личные сборы Н.И. Вавилова видов картофеля в Эквадоре дали начало советским двуурожайным сортам (Букасов, 1966). Были внедрены в производство широко не возделывающиеся или ранее вообще не культивируемые в СССР сорго, африканское просо *Penisetum americanicum* (L.) Schumann, суданская трава, джут, бамиа, ажгон (айован) и ряд других культур (Бахарева и др., 1987).

**Благодарности.** Считаю своим приятным долгом поблагодарить академика В.К. Шумного, проф. П.М. Бородину, проф. И.К. Захарова, к.б.н. Л.И. Лайкову (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск) и к.б.н. О.Ю. Елину (ИИЕиТ РАН, Москва) за полезное обсуждение, сотрудников ЦНСХБ СО РАСХН (п. Краснообск) и библиотеки ИЦиГ СО РАН за помощь, оказанную при подготовке данной работы, а также Т.К. Лассан за предоставление ряда документов, касающихся организации ВАСХНИЛ.

### Литература

- Абрамова Л.И., Лассан Т.К. Авдулов Николай Павлович // Сора́тники Никола́я Ива́новича Вавило́ва. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 21–25.
- Аверьянова Т.М. Популяционные исследования в прикладной ботанике. Историко-критический

- очерк отечественных работ первой трети XX в. Л.: Наука, 1975. 138 с.
- Агаев М.М. Попов Михаил Григорьевич // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 463–476.
- Академик Дмитрий Николаевич Пряничников: Герой Социалистического Труда. Лауреат Сталинской премии. М.: Изд-во ТСХА, 1948. 268 с.
- Александров А.Б. ВИР на новом этапе // Селекция и семеноводство. 1936. № 11. С. 8–12.
- Александров Д.А. Историческая антропология науки в России // ВИЕТ. 1994. №4. С. 3–22.
- Александров Д.А., Кременцов Н.Л. Опыт путевода-теля по неизведанной земле. Предварительный очерк социальной истории советской науки (1917–1950-е годы) // ВИЕТ. 1989. № 4. С. 67–80.
- Алексанян С.М. Государство и биоресурсы. СПб: ВИР, 2003. 180 с.
- Артур Артурович Ячевский. М.: Наука, 1964. 120 с. (Матер. к биобиблиографии ученых СССР. Сер. биол. наук: Ботаника, вып. 7).
- Бабков В.В. Трагическая судьба гения (Рецензия на книгу: «Суд палача. Николай Вавилов в застенках НКВД». Биографический очерк. Документы / Составители Я.Г. Рокитянский, Ю.Н. Вавилов, В.А. Гончаров. 2-е изд., исп. и доп. М.: Academia, 2000) // Вестн. РАН. 2000. № 12. С. 1127–1130.
- Базилевская Н.А. Теория и методы интродукции растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. 132 с.
- Бальдыш Г.М. Посев и всходы. Страницы жизни ака-демика Н.И. Вавилова. М.: Знание, 1983. 192 с.
- Бальдыш Г.М., Панизовская Г.И. Николай Вавилов в Петербурге–Петрограде–Ленинграде. Л.: Ле-низдат, 1987. С. 10.
- Барулина Е. Сравнительно-генетическое изучение видов *Triticum*. I. Генетика признака *ligula* у разнохромосомных видов пшениц: *T. vulgare* Vill., *T. compactum* Host, *T. durum* Desf. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1937. Сер. II. № 5. С. 127–166.
- Баталин А.Ф. Многолетность ржи // Земледельческая газета. 1888. № 20. С. 397–398.
- Бахарева С.Н. Базилевская Нина Александровна // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Иссле-дователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 34–42.
- Бахарева С.Н., Кобылянская К.А., Горбатенко Л.Е. Воплощение идей Н.И. Вавилова в работе ВИР по интродукции растений // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1987. Т. 100. С. 30–39.
- Бахтеев Ф.Х. Николай Иванович Вавилов. 1887–1943. Новосибирск: Наука, 1987. 271 с.
- Бахтеев Ф.Х., Лебедев Д.В., Липшиц С.Ю. Академик Николай Иванович Вавилов // Н.И. Вавилов. Избр. тр.: В 5 т. Т. I. Земледельческий Афгани-стан. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 7–41.
- Бензин В.М. Хлеба Туркестана // Туркест. с.-х. 1915. № 1/2. 45 с.
- Бережной П., Удачин Р. На костре. Книга об академи-ке Николае Вавиллове. М.: Баре, 2001. 256 с.
- Борохова И.М. Новые документы о Н.И. Вавиллове в Госархиве Ростовской области // Отечественные архивы. 2003. № 2.
- Брежнев Д.Д. Использование мировых раститель-ных ресурсов в селекции сельскохозяйственных культур // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1968. Т. 39. Вып. 1. С. 42–64.
- Брежнев Д.Д. Основные итоги работы Всесоюзного института растениеводства имени Н.И. Вавилова // Н.И. Вавилов и сельскохозяйственная наука. М.: Колос, 1969. С. 41–68.
- Букасов С.М. Система видов картофеля секции *Tuberarium* (Dum.) Buk. Рода *Solanum* L. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1971. Т. 46. Вып. 1. С. 3–44.
- Букасов С.М. Воспоминания о Н.И. Вавиллове // Вопросы географии культурных растений и Н.И. Вавилов: Научная сессия, посвященная 75-летию со дня рождения Николая Ивановича Вавилова. М.; Л.: Наука, 1966. С. 73–76.
- Вавилов Н.И. Голые слизи (улитки), повреждающие поля и огороды в Московской губернии: Отчет об исследованиях, проведенных по поручению Московской губернской земской управы осенью 1909 г. М.: Губ. Зем., 1910. 55 с.
- Вавилов Н. Генетика и ее отношение к агрономии. Со-общение, сделанное на годичном акте Голицынских высших сельскохозяйственных курсов 2 октября 1912 г. М.: Типо-лит. В. Рихтера, 1912. 11 с.
- Вавилов Н.И. О происхождении культурной ржи // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1917. Т. 10. № 7/10. С. 561–590.
- Вавилов Н.И. Иммуитет растений к инфекцион-ным заболеваниям. М.: Тип. Рябушинских, 1919. 240 с. (Изв. Петр. с.-х. акад., 1918. Вып. 1–4).
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в на-следственной изменчивости. Доклад на 3-м Всероссийском селекционном съезде в г. Сара-тове 4 июня 1920 г. Саратов: Губполиграфотдел, 1920. 16 с.
- Вавилов Н.И. Полевые культуры Юго-Востока // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1922. Приложение № 23. 228 с.
- Вавилов Н.И. К познанию мягких пшениц: (Систе-мат.-геогр. очерк) // Тр. по прикл. ботан. и селек-ции. 1922/1923. Т. 13. № 1. С. 149–257.
- Вавилов Н.И. Новейшие успехи в области теории селекции // Вавилов Н.И., Дояренко А.Г., Кольцов Н.К., Пряничников Д.Н., Самойлов Я.В., Худяков Н.Н. Новое в агрономии. Лекции на областных

- курсах для агрономов 15–30 XII 1922 г., устроенных Московской обл. с.-х. опытной станцией совместно с Всерос. Обществом агрономов и Московским земельным управлением. М.: Кооперативное изд-во, 1923. С. 1–16.
- Вавилов Н.И. Закономерности в изменчивости растений // Селекция и семеноводство в СССР. Обзор результатов деятельности селекционных и семеноводственных организаций к 1923 году. М.: Новая деревня, 1924а. С. 13–30.
- Вавилов Н.И. О восточных центрах происхождения культурных растений // Новый восток. 1924б. № 6. С. 291–305.
- Вавилов Н.И. Отдел прикладной ботаники и селекции Государственного института опытной агрономии // Селекция и семеноводство в СССР. Обзор результатов деятельности селекционных и семеноводственных организаций к 1923 году. М.: Новая деревня, 1924в. С. 31–46.
- Вавилов Н.И. О междуродовых гибридах дынь, арбузов и тыкв. (К проблеме о захождения видовых и родовых систематических признаков) // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1924/1925. Т. 14. № 2. С. 3–35.
- Вавилов Н.И. Вильям Бетсон. Памяти учителя // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1925 [1926]. Т. 15. № 5. С. 513–520.
- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1926. Т. 16. № 2. С. 248 с.
- Вавилов Н.И. Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений // Изв. ГИОА. 1927. Т. 5. № 5. С. 339–351.
- Вавилов Н.И. Географическая изменчивость // Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л., 1928а. С. 7–8.
- Вавилов Н.И. Географическая изменчивость растений // Научное слово. 1928б. № 1. С. 23–33.
- Вавилов Н.И. О создании устойчивого земледелия: Речь на XVI конф. ВКП(б) // Правда. 1929а. 27 апр.
- Вавилов Н.И. Привет Всесоюзному съезду по генетике, селекции и семеноводству // Ленинград. Правда. 1929б. 10 янв.
- Вавилов Н.И. Проблема происхождения культурных растений в современном понимании // Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. Л.: Изд-во ВИПБиНК и ГИОА, 1929в. С. 11–22.
- Вавилов Н.И. Западный Китай, Корея, Япония, остров Формоза // Человек и природа. 1930а. № 2. С. 39–40.
- Вавилов Н.И. Кукурузу – на социалистические поля // С.-х. газета. 1930б. 17 янв.
- Вавилов Н.И. Немедленно использовать пустую-щую под парами посевную площадь // Известия. 1930в. 27 марта.
- Вавилов Н.И. Проблема происхождения культурных растений в современном понимании // Тр. Всесоюз. съезда по селекции, генетике, семеноводству и племенному делу. Т. 2. Генетика. Л.: Изд. редколлегии съезда, 1930г. С. 5–18.
- Вавилов Н.И. Социализм и наука неразрывны. Речь на открытии Второго международного конгресса почвоведов в Ленинграде // Известия. 1930д. 21 июля.
- Вавилов Н.И. Дикie родичи плодовых деревьев Азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931а. Т. 26. Вып. 3. С. 85–107.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931б. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Вавилов Н.И. О задачах сельскохозяйственной науки (выступление на VI съезде Советов Союза ССР) // Правда. 1931в. 15 марта.
- Вавилов Н.И. Посевы риса с аэроплана // Вестн. знания, 1931г. № 5/6. С. 297–298.
- Вавилов Н. Работа Всесоюзного института растениеводства в области интродукции новых растений // Экономическая жизнь. 1931д. 13 марта.
- Вавилов Н.И. Реконструкция с.-х. науки в СССР // Правда. 1931е. 10 апр.
- Вавилов Н.И. Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931ж. Т. 26. Вып. 3. С. 3–44.
- Вавилов Н.И. Проблема новых культур // Соц. растениеводство. 1932а. № 1. С. 23–47. (Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Серия А).
- Вавилов Н.И. Проблема происхождения мирового земледелия в свете современных исследований. М.: Гос. техн.-теор. изд-во, 1932б. 15 с.
- Вавилов Н.И. Генетика на службе социалистического земледелия (Введение к плану генетических исследований в области растениеводства на 1933–1937 гг.) // Тр. Всесоюз. конф. по планированию генетико-селекционных исследований (Л., 25–29 июня 1932 г.). Л.: Изд-во АН СССР, 1933. С. 17–46.
- Вавилов Н.И. Праздник советского садоводства: (К 60-летию юбилею И.В. Мичурина) // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Сер. 8. Плодовые и ягодные культуры. 1934. № 2. С. III–VIII.
- Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции (Учение об исходном материале в селекции) // Теоретические основы селекции: В 3 т. / Под ред. Н.И. Вавилова. М.; Л.: ГИЗ с.-х. совх. и колх. лит-ры, 1935а. Т. 1. Общая селекция растений. С. 17–74.

- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е перераб. и расш. изд. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935б. 56 с.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935в. 246 с.
- Вавилов Н.И. Организатор побед северного земледелия // Бюл. ВАСХНИЛ. 1935г. № 1. С. 3–4.
- Вавилов Н.И. Памяти В.И. Ковалевского // Природа. 1935д. № 1. С. 88–89.
- Вавилов Н.И. Селекция как наука // Теоретические основы селекции: В 3 т. / Под ред. Н.И. Вавилова. М.; Л.: ГИЗ с.-х. совх. и колх. лит-ры, 1935е. Т. 1. Общая селекция растений. С. 1–14.
- Вавилов Н.И. Советская экспедиция в Абиссинию // Известия. 1935ж. № 243.
- Вавилов Н.И. Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1938а. № 3. С. 543–563.
- Вавилов Н.И. Селекция устойчивых сортов как основной метод борьбы с ржавчиной // Ржавчина зерновых культур: Работы I Всесоюз. конф. по борьбе с ржавчиной зерновых культур. М., 1938б. С. 3–20.
- Вавилов Н.И. Первый ботаник Советской страны // Вестн. АН СССР. 1939. № 10. С. 22–26.
- Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина: (доклад на Дарв. сессии АН СССР. 28 нояб. 1939 г.) // Сов. наука. 1940. № 2. С. 55–75.
- Вавилов Н.И. Мировые ресурсы хлебных злаков, зерновых, бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 463 с.
- Вавилов Н.И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (Ключи к нахождению иммунных форм) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1961. № 1. С. 117–157.
- Вавилов Н.И. Новая систематика культурных растений // Н.И. Вавилов. Избр. тр.: В 5 т. Т. 3. Проблемы географии, филогении и селекции пшеницы и ржи. Растительные ресурсы и вопросы систематики культурных растений. М.; Л.: Наука, 1962. С. 492–503.
- Вавилов Н.И. Агрономическая наука в условиях социалистического хозяйства (К итогам Всесоюзной конференции по планированию науки) // Н.И. Вавилов. Избр. тр.: В 5 т. Т. 5. Проблемы происхождения, географии, генетики, селекции растений и агрономии. М.: Наука, 1965а. С. 462–473.
- Вавилов Н.И. Интродукция растений в советское время и ее результаты (Итоги интродукционной работы Всесоюзного института растениеводства за период 1921–1940 гг.) // Там же. 1965б. С. 674–689.
- Вавилов Н.И. Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений // Там же. 1965в. С. 108–119.
- Вавилов Н.И. О задачах сельскохозяйственной науки (Выступление на VI съезде Советов СССР) // Там же. 1965г. С. 719–720.
- Вавилов Н.И. Пути советской растениеводческой науки (Ответ критикам) // Там же. 1965д. С. 639–657.
- Вавилов Н.И. Речь на первом пленуме Всесоюзной академии с.-х. наук имени В.И. Ленина // Там же. 1965е. С. 459–461.
- Вавилов Н.И. Современные задачи сельскохозяйственного растениеводства // Там же, 1965ж. Т. 5. С. 431–441.
- Вавилов Н.И. Современные направления научно-агрономической работы в СССР и за границей // Там же. 1965з. С. 442–451.
- Вавилов Н.И. Шесть лет работы Академии с.-х. наук имени В.И. Ленина (Содоклад-отчет) // Там же. 1965и. С. 586–609.
- Вавилов Н.И. Азия – источник видов // Растительные ресурсы. 1966. Т. II. Вып. 4. С. 577–580.
- Вавилов Н.И. Пять континентов. Л.: Наука, 1987. 213 с.
- Вавилов Н.И. Из воспоминаний о Н.Н. Худякове // Вавилов Н.И. «Жизнь коротка, надо спешить». М.: Советская Россия, 1990. С. 459–462.
- Вавилов Н.И., Букинич Д.Д. Земледельческий Афганистан. Л., 1929. 610 с. (Прил. 33. к Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции).
- Вавилов Н.И., Кузнецова Е.С. О генетической природе озимых и яровых растений // Изв. агр. фак. Саратовского ун-та, 1921. Вып. 1. С. 1–25.
- Вавилов Н.И., Фортунатова О.К., Якубцинер М.М. и др. Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц (к познанию 28 хромосомной группы культурных пшениц). Л.: Издание ВИР, 1931. 236 с. (Приложение 51-е к Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции).
- Вавилов Н.И., Якушкина О.В. К филогенезу пшениц. Гибридологический анализ вида *Triticum persicum* Vav. и междувидовая гибридизация у пшениц // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1925. Т. 15. Вып. 1. С. 3–159.
- Вавилов Ю.Н., Рокитянский Я.Г. Знания, брошенные в огонь (Несколько новых страниц из жизни академика Н.И. Вавилова) // Вестн. РАН. 1996. Т. 66. № 7. С. 625–635.
- Ван дер Планк Я. Устойчивость растений к болезням. М.: Колос, 1972. 254 с.
- Веселовский И.А., Кошелев П.П. Писарев Виктор Евграфович // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 452–462.

- Витковский В.Л., Чувашина Н.П. Уникальная коллекция // *Природа*. 1987. № 10. С. 75–87.
- Волков В.А., Куликова М.В. Российская профессура XVIII–начало XX вв. Биологические и медико-биологические науки. Биографический словарь. СПб.: РХГИ, 2003. 548 с.
- 2-й список образцов семян, предоставляемых Бюро по прикладной ботанике желающим для испытания на местах // *Тр. Бюро по прикл. ботанике*. 1914. Т. 2. С. I–LVI.
- Гончаров Н.П. Организатор системы государственного сортоиспытания и выдающийся селекционер (130 лет со дня рождения В.В. Таланова) // *Информ. вестник ВОГиС*, 2002а. № 20. С. 6–13.
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. универ. изд-во, 2002б. 252 с.
- Гончаров Н.П. Памяти Роберта Эдуардовича Регеля // *Информ. вестник ВОГиС*. 2003. № 23. С. 22–32.
- Гончаров Н.П. К 125-летию со дня рождения Александра Ивановича Мальцева (1879–1948) // *С.-х. биология*. 2004а. № 3. С. 116–120.
- Гончаров Н.П. «Откуда есть пошла» ВАСХНИЛ, или 165 лет государственной организации аграрной науки в России // *Сиб. вестн. с.-х. науки*. 2004б. № 4. С. 119–130.
- Гончаров Н.П. К 250-летию селекции растений в России // *Информ. вестник ВОГиС*. 2005. Т. 9. № 3. С. 279–289.
- Гончаров Н.П. К юбилеям заведующих Бюро по прикладной ботанике: А.Ф. Баталина, И.П. Бородин, Р.Э. Регеля // *Информ. вестник ВОГиС*. 2007а. Т. 11. № 2. С. 445–461.
- Гончаров Н.П. Центры происхождения культурных растений // *Информ. вестник ВОГиС*. 2007б. Т. 11. № 3/4. С. 561–574.
- Гончаров Н.П., Гончаров П.Л. К 125-летию со дня рождения Виктора Евграфовича Писарева // *Сиб. вестн. с.-х. науки*. 2007. № 11. С. 112–121.
- Гончаров Н.П., Речкин Д.В. Географическая изменчивость вегетационного периода сельскохозяйственных культур и модели их рационального размещения // *Сиб. вестн. с.-х. науки*. 1993. № 2. С. 42–48.
- Горбунов Н.П. Воспоминания. Статьи. Документы. М.: Наука, 1986. 240 с.
- Грумм-Гржимайло А.Г. В поисках растительных ресурсов мира. Некоторые научные итоги путешествий академика Н.И. Вавилова. 2-е доп. изд. Л.: Наука, 1986. 152 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора // *Собр. соч.*: В 12 т. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 1–678.
- Дарвин Ч. Изменение домашних животных и культурных растений. *Собр. соч.*: В 12 т. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 883 с.
- Декандоль А. Местопроисхождение возделываемых растений. СПб: Изд-во К. Риккера, 1885. 490 с.
- Дергачева Л.П. Проблемы философии в творчестве академика Н.И. Вавилова. Кишинев: Штиинца, 1986. 264 с.
- Деревицкий Н.Ф. К вопросу о методике полевого опыта в сортоводстве. Вып. 1. Тифлис, 1926.
- Долинин В. Романтика научного поиска. История Писарева, искателя, а также селекционера и генетика. М.: Сов. Россия, 1964. 224 с.
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А. Становление и развитие учения Н.И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений // *Генетика*. 1987. Т. 23, № 11. С. 1916–1925.
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф. и др. Пшеница // *Культурная флора СССР* / Под. ред. В.Ф. Дорофеева, О.Н. Коровиной. Л.: Колос, 1979. Т. 1. 348 с.
- Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. Л.: Изд. ВИНБ и НК, 1929. 662 с.
- Дубинин Н.П. Вечное движение. 3-е изд., испр. и доп. М.: Политиздат, 1989. 448 с.
- Елина О.Ю. Исключение из правил: история научной аттестации в области сельскохозяйственных наук // *История научных степеней в России и Западной Европе (XII–XX вв.)*. Мат. научн. конф. в РГГУ, 14 февр. 1998. М.: Изд-во РГГУ, 1998. С. 18–21.
- Елина О.Ю. Сельскохозяйственные опытные станции в начале 1920-х гг.: Советский вариант реформы // *На переломе: Советская биология в 20–30-х годах* / Под. ред. Э.И. Колчинского. СПб, 1997. Вып. 1. С. 27–85.
- Елина О.Ю. От развлечений аристократов до декретов большевиков: вехи российской селекции, конец XIX в.–1920-е годы // *Нестор*. 2005. № 9. С. 139–155. (На переломе: Отечественная наука в конце XIX–XX вв. Вып. 3. Источники, исследования, историография).
- Елина О.Ю. «Наш учитель» Дионисий Леопольдович Рудзинский: к истокам дисциплинарного строительства селекции растений в России // *Информ. вестник ВОГиС*. 2007. Т. 11. № 3/4. С. 575–590.
- Есаков В.Д. Избрание Н.И. Вавилова заведующим отделом прикладной ботаники // *Николай Иванович Вавилов: Очерки, воспоминания, материалы*. М.: Наука, 1987а. С. 417–430.
- Есаков В.Д. Неопубликованные письма Н.И. Вавилова к Р.Э. Регелю // *Николай Иванович Вавилов: Очерки, воспоминания, материалы*. М.: Наука, 1987б. С. 396–416.
- Есаков В.Д. Н.И. Вавилов и организация науки в СССР. Научный доклад (диссертация) на соискание ученой степени д-ра исторических наук. М.:

- Институт истории СССР АН СССР, 1990. 63 с.
- Жизненный путь, научная и организационная деятельность Иоганна Гансовича Эйхфельда // На пути к обновлению земли. К 75-летию И.Г. Эйхфельда. Таллин: Валгус, 1968. С. 5–45.
- Жуковский П.М. Земледельческая Турция (Азиатская часть – Анатолия). М.: Сельхозгиз, 1933. 772 с.
- Жуковский П.М. Ботанико-географические и генетические закономерности иммунитета растений к болезням и использование их в селекции // Тез. докл. на III Всесоюз. совещ. по иммунитету растений к болезням и вредителям. Кишинев, 1959. С. 9–27.
- Жуковский П.М. Н.И. Вавилов – основатель ботанико-географических исследований и мировой коллекции возделываемых растений // Вопросы географии культурных растений и Н.И. Вавилов: Научная сессия, посвященная 75-летию со дня рождения Николая Ивановича Вавилова. М.; Л.: Наука, 1966. С. 9–14.
- Жуковский П.М. Мировой генофонд растений для селекции (мегагенцентры и эндемичные микрогенцентры). Л.: Наука, 1970. 88 с.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Систематика, география, цитогенетика, экология, происхождение, использование. 3-е изд. Л.: Колос, 1971. 752 с.
- Зайцев Г.С. Влияние температуры на развитие хлопчатника. М.; Л.: Промиздат, 1927. 76 с. (Тр. Туркестанской селекц. станции. Вып. 7).
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
- Заленский О.В. Н.И. Вавилов и проблемы горного земледелия // Вопросы географии культурных растений и Н.И. Вавилов: Научная сессия, посвященная 75-летию со дня рождения Николая Ивановича Вавилова. М.; Л.: Наука, 1966. С. 54–61.
- Иванов Н.Н. Об изменчивости и стабильности химического состава культурных растений // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1929. Т. 20. С. 213–281.
- Качалова З.П. Исследования по фитопатологии и энтомологии на Опытной станции защиты растений // Изв. ТСХА. 1965. Вып. 5/6. С. 244–259.
- Келлер Б. Некоторые общие результаты и резолюции съезда [1-й Всерос. съезд по прикладной ботанике] // Вестн. опытно-дел. (Воронеж). 1921. № 1/2. С. 90–96.
- Ковалевский В.И. О продолжительности вегетационного периода культурных растений в зависимости от широты и долготы места // Тр. С.-Петербургского о-ва естествознания. 1884. Т. XV. Вып. 1. С. 15–22.
- Ковалевский В.И. Проф. С.К. Чаянову. (1924). ЦГАНТД СПб, фонд 318, опись 1–1, д. 349, л. 85–87 об.
- Колкунов В.В. К вопросу об организации селекционных станций и учреждении кафедр по селекции // Тр. Первого Всерос. съезда деятелей по селекции сельскохозяйственных растений, семеноводству и распространению семенного материала 10–15 января в г. Харькове. Вып. II. Харьков, 1911. С. 159–166.
- Колчинский Э.И. В поисках советского «союза» философии и биологии // Науковедение. 1999.
- Коль А. Прикладная ботаника или ленинское обновление земли? // Экономическая жизнь. 1931. 20 янв.
- Коль А.К. Реконструкция растениеводства СССР // Соц. реконструкция сельского хозяйства. 1936. № 10. С. 87–107.
- Кольцов Н.К. [Выступление по докладам] // Спорные вопросы генетики и селекции. Работы IV сессии Академии 19–27 дек., 1936. М.; Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. С. 237–243.
- Комаров В.Л. Происхождение культурных растений. М.; Л.: ОГИЗ-ГИЗ с.-х. и колх. кооп. лит.-ры, 1931. 239 с.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений (Страница из истории биологии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.
- Комаров В.И. Чинго-Чингса Константин Матвеевич // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 472–478.
- Компанеев М.К. Тулайков Николай Максимович // Ученые агрономы России. Из истории агрономической науки. М.: Колос, 1976. Кн. 2. С. 60–73.
- Константинов П.Н. [Выступление по докладам] // Спорные вопросы генетики и селекции. Работы IV сессии академии 19–27 дек., 1936. М.; Л.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937а. С. 187–205.
- Константинов П.Н. Уточнить яровизацию // Селекция и семеноводство. 1937б. № 4. С. 12–17.
- Константинов П.Н., Лисицын П.И., Костов Д. Несколько слов о работах Одесского института селекции и генетики // Соц. реконстр. сельского хозяйства. 1936. № 10. С.
- Краткий отчет Бюро по прикладной ботанике за 1913 год // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1914. Т. 7. № 6. С. 387–400.
- Кременцов Н.Л. Принцип конкурентного исключения // На переломе: Советская биология в 20–30-х годах. СПб, 1997. Вып. 1. С. 107–164.
- Кузнецова Е.С. Географическая изменчивость вегетационного периода культурных растений // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1929. Т. 21. Вып. 1. С. 321–446.
- Кулешов М.Н. Кулешов Николай Николаевич // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 289–298.

- Культурная флора СССР. Т. 1. Хлебные злаки. Пшеница. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1935. 434 с.
- Культурная флора СССР. Т. 2. Хлебные злаки. Рожь, ячмень, овес. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1936а. 447 с.
- Культурная флора СССР. Т. 16. Ягодные. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1936б. 285 с.
- Культурная флора СССР. Т. 17. Орехоплодные. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1936в. 354 с.
- Культурная флора СССР. Т. 4. Зерновые бобовые. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1937. 680 с.
- Культурная флора СССР. Т. 5. Ч. 1. Пряильные. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1940. 315 с.
- Куприянов А.Н. Вид с точки зрения практического ботаника // Эволюционная биология: Матер. конф. «Проблема вида и видообразование» / Под ред. В.Н. Стегния. Томск: ТГУ, 2001. Т. 1. С. 179–189.
- Купцов А.И. Введение в географию культурных растений. М.: Наука, 1975. 296 с.
- Лебедев Д.В. Карпеченко Георгий Дмитриевич // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 210–229.
- Левина Е.С. Трагедия Н.И. Вавилова // Репрессированная наука. СПб: Наука, 1991. С. 224–239.
- Левина Е.С. Наука под прессингом системы: история несостоявшегося в Москве Международного генетического конгресса (1935–1938 гг.) // ИИЕТ РАН. Годичная научная конференция 1998 г. М.: ИИЕТ РАН, 1999. С. 196–201.
- Левитская Н.Г., Лассан Т.К. Григорий Андреевич Левитский (Материалы к биографии) // Цитология. 1992. Т. 34. № 8. С. 102–125.
- Лотси Дж.П. Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности эволюции при постоянстве видов // Новые идеи в биологии. Наследственность I. СПб: Изд-во «Образование», 1914. С. 112–123.
- Лутков А. Н. Экспериментальное получение безлигильной формы ячменя под влиянием X-лучей // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1937. Сер. II. Вып. 7. С. 197–202.
- Лысенко Т.Д. Влияние термического фактора на продолжительность фаз развития растений // Бюл. Азерб. оп. селекц. станции. 1928. Вып. 3. С. 1–169.
- Лысенко Т.Д. Теоретические основы яровизации. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935а. 152 с.
- Лысенко Т.Д. Яровизация – могучее средство повышения урожайности. Речь [на II Всесоюз. съезде колхозников-ударников] // Правда. 1935б. 15 февраля.
- Лысенко Т.Д., Презент И.И. Селекция и теория стадийного развития. М.: Сельхозгиз, 1935. 64 с.
- Максимов Н.А., Кроткина М.А. Исследования над последствием пониженной температуры на длину вегетационного периода. Сообщение 1. Температурное последствие у различных сортов овса и мохнатой вики // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1929/1930. Т. 23. Вып. 2. С. 427–478.
- Максимов Н.А., Пояркова А.И. К вопросу о физиологической природе различий между яровыми и озимыми расами хлебных злаков // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1924/1925. Т. 14. Вып. 1. С. 211–234.
- Мальцев А.И. Состояние и деятельность Степной опытной станции Отдела прикладной ботаники и селекции за период 1911–1921 года // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1923. Т. 13. Вып. 3. С. 73–84.
- Мартьянов С.П., Седловский А.И., Добровольская Т.В. Использование многомерной статистики при подборе пар для гибридизации. Сравнение разных оценок генетической дивергенции // Цитология и генетика. 1984. Т. 18. № 2. С. 105–110.
- Медведев Ж. Взлет и падение Лысенко. История биологической дискуссии в СССР (1929–1966). М.: Книга, 1993. 348 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (сент-луисский кодекс), принятый XVI Международным ботаническим конгрессом. СПб: Изд-во СПб ГХФА, 2001. 211 с.
- Мережко А.Ф. Система генетического изучения исходного материала для селекции растений (Метод. рекомендации). Л.: ВНИИР, 1984. 68 с.
- Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. СПб.: ВНИИР, 1994. 128 с.
- Мечников Л.И. Цивилизация и великие исторические реки // Мечников Л.И. Цивилизация и великие исторические реки. Статьи. М.: Прогресс, Пангея, 1995. С. 217–449.
- Мирзоян Э.Н. Н.И. Вавилов и теоретическая биология // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 1. С. 115–127.
- Мирзоян Э.Н. Николай Иванович Вавилов и его учение. М.: Наука, 2007. 178 с.
- Назаренко А.А. Возможна ли единая концепция вида в орнитологии? (Мнение практикующего систематика) // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62. № 2. С. 180–186.
- Научное наследство. Т. 5. Николай Иванович Вавилов. Из эпистолярного наследия 1911–1928 гг. М.: Наука, 1980. 428 с.
- Научное наследство. Т. 10. Николай Иванович Вавилов. Из эпистолярного наследия 1929–1940 гг. М.: Наука, 1987. 494 с.
- Н.И. Вавилов: Документы, фотографии. СПб: Наука, 1995. 167 с.

- Николай Иванович Вавилов: Очерки, воспоминания, материалы. М.: Наука, 1987. 488 с.
- Никонов А.А. Спираль многовековой драмы: аграрная наука и политика России (XVIII–XX вв.). М.: Энцикл. рос. деревень, 1995. 574 с.
- Обновленная земля. Научно-популярный с.-х. сборник / Под ред. П.М. Жуковского, Л.И. Говорова. Л.: ГИОА, ВИПБиНК, 1929. 77 с.
- Павлухин Ю.С. Максимов Николай Александрович // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 347–363.
- Пальмова Е.Ф. Введение в экологию пшениц. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 75 с.
- Письмо С.И. Жегалова к Д.Л. Рудзинскому // К.М. Бечюс, Х.Н. Марков. Пионер селекции. Вильнюс: Минтис, 1966. С. 98.
- Положение о Государственном институте опытной агрономии. (1923). ЦГАНТД СПб, фонд 318, опись 1-1, д.30, л.7-8 об.
- Попов М.Г. Между Монголией и Ираном // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931. Т. 24. Вып. 3. С. 45–70.
- Поповский М.А. Надо спешить! Путешествия академика Н.И. Вавилова. М.: Дет. лит., 1968. 224 с.
- Просим освободить из тюремного заключения / Сост. В. Гончаров, В. Нехотин. М.: Современ. писатель, 1998. С. 178–180.
- Против механистического материализма и меньшевистствующего идеализма в биологии / Под ред. П. Бондаренко и др. М.; Л.: Госмедиздат, 1931. 104 с.
- Ревенкова А.И. Николай Иванович Вавилов. 1887–1943. М.: Изд-во с.-х. лит-ры, журналов и плакатов, 1962. 272 с.
- Регель Р.Э. Протеин в зерне русского ячменя // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1909. Т. 2. № 8/9. С. 349–568.
- Регель Р.Э. Научные основы селекции в связи с предусматриванием константности форм по морфологическим признакам // Тр. 1-го съезда деятелей по селекции сельскохозяйственных растений. Харьков, 1911. Вып. 4. С. 1–83.
- Регель Р.Э. Селекция с научной точки зрения // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1912. Т. 5. № 11. С. 425–623.
- Регель Р.Э. Организация и деятельность Бюро по прикл. ботанике за первое двадцатилетие его существования (27 окт. 1894–27 окт. 1915) // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. 8. № 4/5. С. 327–723. № 12. С. 1465–1637.
- Регель Р. К вопросу о видообразовании. По поводу диссертации В. Талиева «Опыт исследования процесса видообразования в живой природе» // Труды по прикл. ботан., 1917. Т. 10, № 1. С. 157–181.
- Регель Р.Э. Хлеба в России. Пг.: Изд-во М. и С. Сабашниковых, 1922. 55 с. (Комиссия по изучению естественных производительных сил России, состоящая при Российской академии наук).
- Резник С. Снова о Вавиллове и Лысенко // Природа. 1992. № 11. С. 88–98.
- Речкин Д.В., Гончаров Н.П. Пространственные модели рационального размещения сельскохозяйственных культур: длина вегетационного периода // Сиб. вестник с.-х. науки. 1993. № 4. С. 7–15.
- Розанова М.А. Экспериментальные основы систематики растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 255 с.
- Роскин А. Караваны, дороги, колосья. М.: ОГИЗ–Мол. гвардия, 1932. 240 с.
- Рудзинский Д.Л. Нужны ли у нас селекционные семенные станции? // Вестник с.-х. 1903. № 1. С. 11–12. № 2. С. 8–10.
- Сазонов В.И. Сельскохозяйственное опытное дело в растениеводстве и его методика. М.: Изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов, 1962. 112 с.
- Сваминатан М.С. Сохранение генофонда: от микробов до человека // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 120–133.
- Семенов-Тянь-Шанский А.С. Таксономические границы вида и его подразделений // Зап. Импер. АН. 1910. Т. 25. Вып. 1. С. 1–29.
- Синская Е.Н. Динамика вида. М.; Л.: ОГИЗ–Сельхозгиз, 1948. 527 с.
- Синская Е.Н. Рядовая изменчивость // Бюл. о-ва исп. природы. Отд. биологии. 1964. Т. 69. № 6. С. 120–129.
- Синская Е.Н. Исторический обзор работ ВИР по систематике // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1968. Т. 39. Вып. 2. С. 3–38.
- Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры (На заре земледелия). Л.: Колос, 1969. 480 с.
- Смирнов В.Г. Анализ генетической природы параллелизма в наследственной изменчивости // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 15–26.
- Сойфер В.Н. Власть и наука: История разгрома генетики в СССР. М.: Лазурь, 1993. 706 с.
- Соловьев Ю.И. Мужественная позиция академика Д.Н. Прянишникова // Трагические судьбы: репрессированные ученые Академии наук СССР. М.: Наука, 1995. С. 194–200.
- Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. 615 с.
- Суд палача. Николай Вавилов в застенках НКВД: Биограф. очерк. Документы / Сост. Я.Г. Рокитянский и др. 2-е изд., исп. и доп. М.: Academia, 2000. 552 с.

- Таланов В.В. Государственное сортоиспытание и его выводы по отношению к стандартизации, селекции и семеноводству // Тр. Всесоюз. съезда по селекции, генетике, семеноводству и племенному делу. Т. 5. Семеноводство и сортоизучение. Л.: Изд. редколлегии съезда, 1930. С. 13–20.
- Теоретические основы селекции: В 3 т. / Под ред. Н.И. Вавилова. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. совх. и колх. лит-ры, 1935а. Т. 1. Общая селекция растений. 1043 с.
- Теоретические основы селекции: В 3 т. / Под ред. Н.И. Вавилова. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. совх. и колх. лит-ры, 1935б. Т. 2. Частная селекция зерновых и кормовых культур. 711 с.
- Теоретические основы селекции: В 3 т. / Под ред. Н.И. Вавилова. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. совх. и колх. лит-ры, 1937. Т. 3. Частная селекция картофеля, овощных, бахчевых, плодово-ягодных и технических культур. 862 с.
- Труды 1-го Съезда деятелей по сельскохозяйственному опытному делу в С.-Петербурге с 13 по 19 декабря 1901 года. СПб: Тип. Киршбаума, 1902. 233 с.
- Трускинов Э.В. Камераз Абрам Яковлевич // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 200–210.
- Тупикова А.Я. Воспоминания о Н.И. Вавилоне // Рядом с Н.И. Вавиловым. 2-е изд., доп. М.: Сов. Россия, 1973. С. 33–39.
- Удачин Р.А. Петропавловский Михаил Федорович // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 444–452.
- Фадеева Т.С., Соснихина С.П., Иркаева Н.М. Сравнительная генетика растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 248 с.
- Фёдорович В. Поля зимой // Правда, 1927. 7 августа.
- Филиппченко Ю.А. О параллелизме в живой природе // Усп. эксперим. биологии. 1925. Т. 3. Вып. 3/4. С. 242–258.
- Фляксберггер К. А. Необходимость классификации пшениц для практических целей // Тр. обл. съезда по сел и семеноводству в С.-Петербурге в 1912 г. СПб, 1912. Вып. 2. С. 161–174.
- Фляксберггер Ю.А. Определитель пшениц // Тр. Бюро по прикл. ботанике. Т. 8. № 1/2. С. 1–210. Пг., 1915.
- Фляксберггер К. Роберт Эдуардович Регель. 15 (27) апреля 1867 г. – 7 (20) января 1920 г. // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1921. Т. 12. Вып. 1. С. 3–24.
- Фляксберггер К.А. Пшеницы – род *Triticum* L. р. р. // Культурная флора СССР. Т. 1. Хлебные злаки. Пшеница / Ред. Е.В. Вульф. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1935. С. 19–434.
- Фриз де Г. Избранные произведения. М.; Л.: Госиздат, 1932. 92 с.
- Фрувирт К. Селекция картофеля, земляной груши, льна, конопли, табака, хмеля, гречихи и бобовых растений. Приложение 11-е к Трудам по прикладной ботанике, 1914а. 282 с.
- Фрувирт К. Селекция кукурузы, кормовой свеклы и других корнеплодов, масличных растений и кормовых злаков. Приложение 9-е к Трудам по прикладной ботанике, 1914б. 270 с.
- Фрувирт К. Селекция колониальных растений, т. е. сахарного тростника, риса, просовых, кофейного дерева, какао, померанцевых, хлопчатника и других волокнистых растений, сладкого картофеля, маниока, земляного ореха, масличной пальмы, маслины и кунжута. Приложение 13-е к Трудам по прикладной ботанике, 1915. 198 с.
- Фунтов К.А. Эффективность некоторых методов формирования стержневых коллекций на примере пшеницы-полбы // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова. 1998. Вып. 236. С. 40–44.
- Цицин Н.В., Вавилов П.П., Алтапьев А.В. Путь ученого (К 70-летию академика ВАСХНИЛ Дмитрия Даниловича Брежнева) // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1975. Т. 55. Вып. 2. С. 3–17.
- Чаянов А.В. Основные линии развития русской сельскохозяйственной мысли за два века // Крцымовский Р. Развитие основных принципов науки о сельском хозяйстве в Западной Европе. М.: Новый агроном, 1927. С. 199–239.
- Черноиванов В.И. Полтора века аграрных проблем. Сельскохозяйственное ведомство России в лицах. 1837–1991. Москва, 1991. 604 с.
- Шайкин В. Николай Вавилов. М.: Мол. гвардия, 2006. 255 с. (Жизнь замеч. людей: Сер. биограф. Вып. 1015).
- Шепелев Л.Е., Егоров В.С. Заслуженный деятель науки РСФСР Владимир Иванович Ковалевский // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1975. Т. 54. Вып. 1. С. 268–274.
- Шлиппе П.Ф. История фирмы Вильморенов (Семеноводство Вильморенов) // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1930. Т. 22. Вып. 5. С. 571–624.
- Шлыков Г.Н. Интродукция растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 504 с.
- Шноль С.Э. Герои, злодеи, конформисты российской науки. Изд. 2-е, доп. М.: КРОН-ПРЕСС, 2001. 875 с. (Серия «Экспресс»).
- Щербаков Ю.Н. Экспедиции Института по СССР и в зарубежные страны // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1969. Т. 40. Вып. 2. С. 3–19.
- Щербаков Ю.Н., Чикова В.А. Зарубежные экспедиции ВИРа по сбору растительных ресурсов // Тр.

- по прикл. ботан., генет. и селекции. 1970. Т. 42. Вып. 2. С. 316–320.
- Щербатов Ю.Н., Чикова В.А. Экспедиции Института по СССР // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1971. Т. 45. Вып. 2. С. 299–320.
- Юхнев П. Сводный план растениеводства СССР на 1932 год // Соц. растениеводство. 1932. № 1. С. 106. (Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Сер. А).
- Яковлева М.А., Лассан Т.К., Филатенко А.А. Николаенко Евдокия Ивановна // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб: ВИР, 1994. С. 392–398.
- Якубцинер М.М. О сортовых и видовых названиях твердых пшениц // Селекция и семеноводство. 1947. № 4. С. 40–46.
- Якубцинер М.М. Мировая коллекция пшеницы – ценный исходный материал для селекции // Н.И. Вавилов и сельскохозяйственная наука. М.: Колос, 1969. С. 229–251.
- Ячевский А.А. О значении селекции в деле борьбы с грибными болезнями культурных растений // Тр. 1-го съезда деятелей по селекции сельскохозяйственных растений, семеноводству и распространению семенного материала. Харьков, 1911. Вып. 2. С. 22–40.
- Batalin A. Das Perenniren des Roggens // Acta Horti Petrop. 1890. V. 11. № 6. P. 289–293.
- Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin: Borntraeger, 1919. 410 s.
- Elina O.Yu. Dionisy Rudzinsky, the Plant breeding station at the Moscow agricultural academy, and its contacts with Svalöf, 1900–1917 // Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. 1997. Årg. 107. № 4. S. 225–234.
- Fairchild D. The world was my garden: Travels of a plant explorer. N.-Y., 1939. 495 p.
- Frankel O.H. Genetic preservation; our evolutionary responsibility // Proc. of XIII Intern. Genetic. Congr. Berkeley, 1974. P. 53–65.
- Garner W.W., Allard H.A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants // J. Agric. Res. 1920. V. 18. № 11. P. 553–606.
- Gassner G. Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommerund winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen // Z. Bot. 1918. Bd. 10. S. 417–430.
- Harlan J.R. Agricultural origin: centres and noncentres // Science. 1971. V. 174. № 4008. P. 468–474.
- Hawkes J.A. revision of the tuber-bearing Solanums // Ann. Rep. Scottish Plant Breed. Sta. 1963.
- Höck F. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnis von der ursprünglichen Verbeitung der angebauten Nutzpflanzen // Geographische Zeitschr. 1900. Bd. 6. № 5. S. 263–278.
- Körnike F. Der Weizen // Körnike F., Werner H. Handbuch des Getreidebaus. Berlin: Verlag von Paul Parey, 1885. Bd. 1. S. 22–114.
- Lassan T. The Bureau of Applied Botany // Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. 1997. Årg. 107. № 4. S. 221–224.
- Percival J. The wheat plant: A monograph. L.: Duckworth and Co., 1921. 463 p.
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. Genet. 1922. V. 12. № 1. P. 47–89.
- Vavilov N.I. The new systematics of cultivated plants // The new systematics. Oxford, 1940. P. 549–566.
- Vavilov N.I. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants // Chronica Bot. 1951. V. 13. № 1/6. P. 1–364.
- Vavilov N.I. Origin and geography of cultivated plants. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1992. 498 p.
- Vavilov N.I. Five continents. Roma: IPGR / St. Petersburg: VIR, 1997. 198 p.
- Zeven A.C., de Wet J.M.J. Dictionary of cultivated plants and their regions of diversity: excluding most ornaments, forest trees and lower plants. Wageningen: CAPD, 1982. 263 p.
- Zeven A.C., Zhukovsky P.M. Dictionary of cultivated plants and their regions of diversity. Wageningen: Pudoc, 1975. 219 p.

**TO 120 YEARS ANNIVERSARY OF N.I. VAVILOV****N.P. Goncharov**

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: gonch@bionet.nsc.ru

**Summary**

Scientific and organizing activities of N.I. Vavilov concerning reorganization of the Department of Applied Botany and Plant Breeding of the Agricultural Scientific Committee of Russian Soviet Federative Socialist Republic Narkomat of Agriculture into All-Union Institute of Plant Industry of V.I. Lenin All-Union Academy of Agricultural Sciences (VASKhNIL), and also concerning arrangement, collecting and purposeful scaled studying of variability of word cultivated plants and the formation of one of the biggest world gene banks of cultivated plant germplasm are considered.

## **Н.И. ВАВИЛОВ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОТДЕЛЕ ГЕНЕТИКИ ВНИИ РАСТЕНИЕВОДСТВА**

**Б.В. Ригин**

ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, С.-Петербург, Россия

В 1920–1930-х гг. в отделе генетики ВИР под влиянием Н.И. Вавилова сформировалось оригинальное направление исследований, отличительной особенностью которого явилась органическая связь результатов генетического анализа культивируемых видов и их дикорастущих сородичей с решением научных проблем и задачами сельскохозяйственного производства. Эта направленность генетических исследований характерна и для современной концепции развития генетических работ, в которой нашли отражение методологические подходы Н.И. Вавилова к исследованию внутривидового полиморфизма. Концепция предусматривает изучение мутагенеза и полиплоидии как факторов возникновения новых форм растений и их использования в селекционном процессе; анализ генетических основ совместимости видов и интрогрессии ценных чужеродных генов для улучшения культивируемых видов; генетики онтогенеза. Вавиловский принцип сравнительной генетики использован при изучении устойчивости растений к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам. Особыми элементами концепции являются необходимость разработки генетических методов создания доноров селекционно ценных признаков, а также формирование и поддержание в живом виде генетических коллекций.

Первыми заведующими Бюро по прикладной ботанике (ныне ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, СПб) – предшественниками Н.И. Вавилова и главным образом Р.Э. Регелем были сформулированы основные задачи изучения и мобилизации растительных ресурсов возделываемых, дикорастущих и сорных растений Российской Империи и их практического использования. Уже в то время начались сбор образцов сельскохозяйственных растений (овса, ячменя, пшеницы) и формирование коллекций отдельных культивируемых видов растений (Гончаров, 2007). Н.И. Вавилов, развивая эти представления, впервые сформулировал центральную проблему селекции растений – необходимость изучения и поддержания практически ценной наследственной изменчивости, а также изучение генетики значимых для селекции признаков.

Основные направления генетических исследований в ВИРе начали формироваться с 1925 г., когда был организован отдел генетики, заведовать которым Н.И. Вавилов пригласил молодого исследователя Г.Д. Карпеченко (Ри-

гин, 1994). Выпускник Московского сельскохозяйственного института Г.Д. Карпеченко был учеником А.Г. Николаевой, одной из первых в мире установившей наличие у видов пшениц различий по числу хромосом. В то время генетика растений была сравнительно молодой наукой и исследования ученых во всем мире концентрировались в основном на изучении морфологических признаков, легко поддающихся точному учету. Благодаря Н.И. Вавилову и Г.Д. Карпеченко в нашей стране определилось качественно новое направление генетических исследований, а именно монографическое изучение культивируемых растений, их отдельных признаков, свойств и, кроме того, гибридов от скрещивания отдаленных видов (Karpechenko, 1924). В 1920 г. Н.И. Вавилов сформулировал «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», заложив теоретическую базу нового научного направления – сравнительной генетики видов. При этом генетические эксперименты рассматривались Н.И. Вавиловым как основа для разработки методов селекции,

мобилизации разнообразия культивируемых и диких видов растений и использования их для практики. Н.И. Вавилов и Г.Д. Карпеченко активно стимулировали развитие работ по частной генетике культивируемых видов растений в различных ресурсных отделах ВИР.

Экспериментальная работа в 1930-е гг. в отделе генетики, которым руководил Г.Д. Карпеченко, была посвящена решению следующих вопросов: 1) разработка путей отдаленной гибридизации как метода создания новых ценных форм культурных растений; 2) изучение селективного оплодотворения и 3) разработка методов экспериментального овладения наследственной изменчивостью в желательном направлении (Из отчета лаборатории генетики ВИР за 1938–1940 гг.).

В это время были получены интересные полиплоидные формы ячменя, томата, картофеля, льна (Карпеченко, 1938б). Впервые экспериментально был продемонстрирован крайне важный для дальнейшего развития науки феномен, связанный с тем, что колхицин не только приводит к удвоению хромосомных комплексов, но может вызывать изменение морфологии хромосом. Интенсивно изучали мутагенез растений под воздействием  $\gamma$ -лучей, токов высокой частоты и химических веществ (Хлоп, 1936; Лутков, 1937; Карпеченко, 1938а, б).

В этот период часть ресурсов отдела была отвлечена на экспериментальную проверку идей Т.Д. Лысенко. Однако направление исследований по отдаленной гибридизации, которым непосредственно занимался сам Г.Д. Карпеченко, в течение 1927–1935 гг. не претерпело изменений и осталось одним из наиболее результативных и интересных в научной деятельности отдела генетики (Карпеченко, Сорокина, 1929). В частности, удалось выяснить, что плохая скрещиваемость отдаленных видов является в основном следствием «несоответствия» хромосомных наборов скрещивающихся форм. Нескрещиваемость может быть преодолена путем удвоения у гибридов или исходных видов, а также использования амфидиплоидных форм как посредников (Карпеченко, 1927, 1938а; Щавинская, 1937; Сорокина, 1938).

Параллельно исследованиям Г.Д. Карпеченко и его сотрудников развивались цитогенетические работы Г.А. Левитского, который в 1931 г.



Организатор отдела генетики ВИР Г.Д. Карпеченко.

совместно с Г.К. Бенецкой впервые в мире определил аллополиплоидную природу фертильного пшенично-ржаного гибрида, названного впоследствии тритикале (Левицкий, Бенецкая, 1931). Открытие было подтверждено в 1935 г. в Германии М. Lindschau, Е. Ochler и в 1936 г. – в Швеции А. Müntzing. С этого времени началось интенсивное изучение этих амфиплоидов, которое привело к созданию первого «рукотворного» вида культурного растения – тритикале.

Сотрудники отдела генетики к 1940-м гг. фактически вплотную подошли к решению вопросов о роли генетических механизмов интрогрессивной гибридизации и к целенаправленному изменению геномных комплексов культивируемых видов растений и генетики регуляции мейотического деления. Такие направления экспериментальной работы были возрождены в России лишь в 1960-х гг. в Новосибирске в ИГиГ СО РАН и в отделе генетики ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова.

В конце 1930-х и начале 1940-х гг. научная деятельность в области генетики в ВИР была совершенно прекращена и ликвидированы исследования по наиболее перспективным направлениям прикладной генетики. Постепенное возрождение генетики в ВИР началось с 1960-х гг.,



Здание отдела генетики ВНИИ растениеводства (г. Пушкин).

когда был воссоздан отдел генетики и его заведующим стал Т.Я. Зарубайло. Если оценивать деятельность этого ученого ретроспективно, то надо отдать должное ему как организатору прикладных генетических исследований с позиций идей Н.И. Вавилова. Во многом благодаря ему не была потеряна преемственность развития генетических исследований и сохранены научные традиции.

Н.И. Вавилов считал крайне важным познание теоретических основ мутагенеза, «имея в виду конечной целью его применение в селекции и в понимании эволюционного процесса» (Вавилов, 1965, С. 327). Наиболее активное изучение и использование этого процесса применительно к практическим задачам начались в 1940–1950-х гг. На базе отдела генетики впервые в СССР организованы и осуществлены эксперименты в области радиационного мутагенеза у различных видов пшеницы, ячменя и овса с использованием  $\gamma$ -поля. Установлено влияние степени ploидности на мутабельность и чувствительность растений к  $\gamma$ -облучению на разных этапах органогенеза (Зарубайло и др., 1966). Индуцированы новые мутации морфо-

логических и селекционно ценных признаков. Впервые экспериментально показана возможность индуцирования мутаций путем воздействия ультразвуком (Зарубайло, Кислюк, 1962). Мутагенный эффект таких экзогенных факторов может быть следствием как прямого влияния на процесс мейоза, так и опосредованно, путем изменения метаболизма растения в целом. При этом может существенно возрастать частота мутирования отдельных генов.

Проведены поиск и анализ специфичности химических мутагенов (этиленмин и N-нитроэтилмочевина) и их зависимости от внешних факторов. Экспериментально показано прикладное значение индуцированного мутагенеза. Было доказано, что воздействием эндо- и экзогенными факторами можно повысить вероятность появления доступных отбору хозяйственно ценных генотипов (Писарева, 1975, 1987а, б). Сформировалось мнение о целесообразности использования индуцированного мутагенеза как важного элемента селекции.

Впервые были созданы новые автополиплоидные формы томата, моркови, капусты, вики (Ионушите, 1969; Приходько, 1970а, б).



Заведующий лабораторией (отделом) генетики ВИР с 1945 по 1953 и с 1964 по 1979 гг. Т.Я. Зарубайло.

Удвоение числа хромосом изменяет параметры признаков морфологии и продуктивности, что позволяет использовать автополиплоиды в селекционном процессе. Так, автополиплоиды моркови превосходили диплоиды по темпам роста и величине корнеплодов. Разработана уникальная система применения гаплоидов в селекции картофеля, что имеет особое значение для вида с высокой степенью гетерозиготности (Будин, Соболева, 1970). Экспериментально созданы гаплоидные растения и гомозиготные андрогенетические линии мягкой пшеницы в культуре пыльников и определена существенная роль агроклиматических условий выращивания донорских растений на индуцирование пыльцевых растений (Приходько, 1980, 1987).

И.А. Костюченко и Т.Я. Зарубайло (1935) впервые выявили и экспериментально показали способность зерновок хлебных злаков в состоянии до молочной, молочной и в начале восковой спелости проходить яровизацию на материнском растении в условиях пониженных температур и достаточной влажности воздуха. Исследования активно поддержал Н.И. Вавилов. Он считал их «оригинальными, исключительно ценными по

их перспективам и выводам и [они], несомненно, заслуживают самого серьезного внимания» (ЦГАНТД СПб. Фонд 318, опись 1, дело 1194, лист 111). Позднее Т.Я. Зарубайло неоднократно возвращался к этой интересной проблеме (Карамышев, 1950; Аладова, 1960; Ригин, 2006). Можно утверждать, что эти работы положили начало развитию нового раздела физиологической генетики растений – генетики скорости и типа развития. Впоследствии это направление исследований стало одним из главных в отделе генетики. Еще Н.И. Вавилов и Е.С. Кузнецова обнаружили полигенную природу контроля ярового-озимого типа развития у мягкой пшеницы (Вавилов, Кузнецова, 1921). В дальнейшем было выявлено пять доминантных генов *Vrn* (от англ. *response to vernalization*), определяющих яровой тип развития у этого вида (Гончаров, 2002; Goncharov, 2004). Наличие в генотипе рецессивных аллелей всех генов *Vrn* определяет озимый тип развития растения. Для некоторых генов *Vrn* выявлено наличие множественных аллелей (Ригин, Гончаров, 1989). Исследована сравнительная генетика скорости и типа развития гекса- ( $2n = 6x = 42$ ) *Triticum aestivum* L., тетра-

( $2n = 4x = 28$ ) *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. и ( $2n = 2x = 14$ ) диплоидной *T. monoccum* L. пшениц (Ригин и др., 1994). Кроме того, сортам пшеницы свойственна фотопериодическая реакция, различия по которой контролируются как минимум тремя неаллельными генами *Ppd* (от англ. *response to photoperiod*) (Ригин, Гончаров, 1989; Гончаров, 2002). В отделе была определена генетическая природа зимующих яровых пшениц, так называемых двуручек, выявлена их высокая реакция на короткий день и морозоустойчивость, позволяющая им в большинстве случаев успешно переносить зимы (перезимовывать) (Звейнек и др., 1984; Ригин, Гончаров, 1989). Эти работы сопрягаются с проблемой скороспелости мягкой пшеницы (*T. aestivum*), которая, возможно, зависит от экспрессии не только генов *Vrn*, *Ppd*, но и генов *per se*, определяющих признак «скороспелость



Заведующий отделом генетики ВИР с 1979 до 1981 гг. В.М. Берлянд-Кожевников.

в узком смысле». Созданы ультраскороспелые линии Рико, превосходящие по этому признаку образцы мягкой пшеницы коллекции ВНИИР и колосящиеся одновременно со скороспелыми образцами ячменя *Hordeum vulgare* L. Возможно, скорость линий Рико – крайний предел проявления признака у растений этого вида. Такие линии имеют ценность как для селекции на скороспелость, так и для изучения генетики данного признака в модельных экспериментах. В монографии «Генетика онтогенеза пшеницы» (Ригин, Гончаров, 1989) особое внимание уделено проблеме наследования длины вегетационного периода и роли генов, контролирующей реакцию растений на яровизацию и фотопериод, дан системный анализ онтогенеза пшеницы на основе объединения фактов и научных идей развития растения, а также рассмотрено формирование признаков и органов растения в динамике как результат последовательной реализации наследственной информации.

Традиционными для отдела генетики продолжают оставаться исследования по отдаленной гибридизации, изучению генетических и цитогенетических механизмов совместимости–несовместимости видов и использованию чужеродных генов для познания филогении и создания ценных рекомбинантов для улучшения возделываемых растений. Впервые в мире был осуществлен ресинтез гексаплоидного вида пшеницы *T. zhukovskiyi* Menabde et Erizjan. Изучены с использованием белковых маркеров происхождение *T. macha* Dekar. et Menabde и его филогения. Создана серия межвидовых аллогексаплоидов пшеницы посредством скрещивания тетраплоидных видов рода *Triticum* L. с пшеницей-однозернянкой. Некоторые из полученных форм характеризуются устойчивостью к грибным болезням и высоким содержанием белка в зерне (Таврин, 1964, 1989). Однако в большинстве случаев такие полиплоиды оказались неконстантными. Позже для сравнительной генетики и исследования проблем филогении были созданы новые аллополиплоиды от скрещивания диплоидных видов пшениц *T. monoccum* и *T. urartu* Thum. ex Gandil. с рожью посевной *S. cereale* L. (Таврин, Прилюк, 1983; Прилюк, Куркиев, 1987; Прилюк, Орлова, 1987). Впервые аргументировано представление о наличии параллелизма скрещиваемости

различных генотипов мягкой пшеницы с отделенными видами (Ригин, 1973), что позволило оценить роль генов *Kr* (от нем. *Kreuzungsfähigkeit mit Roggenen*) в процессах дивергенции родов трибы Triticeae Dum. и использовать их в интрогрессивной гибридизации. Предполагается наличие множественного аллелизма генов *Kr* (Ригин, 1986; 1989а).

Среди экспериментов в этом направлении необходимо выделить исследования генетики совместимости представителей трибы Triticeae и познание перспектив использования генетического потенциала ржи в селекции пшеницы на устойчивость к абиотическим и биотическим факторам внешней среды и скорости роста. Необходимо развитие нового перспективного направления – сравнительной генетики адаптивных механизмов различных родов этой трибы (Ригин, 1987, 1989а).

Тритикале, являющаяся пшенично-ржаным аллополиплоидом, генетически обособлена от обоих родительских видов. Результативным методом увеличения наследственной изменчивости пшениц является гибридизация с тритикале разного уровня ploидности (Milovanović *et al.*, 2001). Экспериментально доказано, что тритикале как носитель генома ржи может быть эффективным источником новых хозяйственно ценных признаков – высокой зимостойкости, устойчивости к мучнистой росе (*Erysiphe graminis* DS. f. sp. *tritici* Marchal.), пыльной и твердой головне. Создана серия устойчивых к мучнистой росе яровых и озимых интрогрессивных линий мягкой пшеницы (константные гибриды тритикале с пшеницей). Однако ни одна из конкретных хромосом ржи и/или ее сегмент после интрогрессии в геном пшеницы не обеспечивают такую выраженность устойчивости, как целый геном ржи (Лебедева, 1976, 2005; Ригин, 1987; Ригин, Лебедева, 1990). Выявлена сравнительно быстрая потеря устойчивости сортов пшеницы с геном *Pm8* (передан от ржи) (Лебедева, 2005). Однако пока генетический потенциал рода *Secale* L. изучен недостаточно, то нет оснований для прекращения работ по интрогрессии генов устойчивости ржи в геном пшеницы.

Следует отметить исследования генетики систем размножения растений, которые начали формироваться при Н.И. Вавилове. В процессе репродукции цветковых растений ключе-

вую роль играет мейоз. Создана уникальная коллекция мейотических мутантов кукурузы (Golubovskaya *et al.*, 1992). Мейотические гены классифицированы, определено, какое из семи цитогенетических событий мейоза (инициация, конъюгация гомологов, рекомбинация, хиазмообразование, сегрегация хромосом, цитокинез, второе деление мейоза) контролируется этими генами. Выявлен относительно автономный генетический контроль этих ключевых событий мейоза и установлен характер взаимодействия мей-генов. Большинство мутаций мей-генов кукурузы получено с использованием транспозонного мутагенеза. Важным достижением является выявление серии мутантных аллелей. Некоторые мей-гены кукурузы картированы с помощью ТВ-транслокаций и клонированы. Впервые с использованием модифицированного метода вычленения семяпочки кукурузы показано, что фенотипические эффекты не всех выделенных мей-генов можно наблюдать при мегаспорогенезе (Авалкина и др., 1992). Знание генетических механизмов регуляции клеточного деления будет способствовать конструированию ценных генотипов в процессе селекции, в том числе и с использованием методов биотехнологии и генной инженерии.

Сотрудник отдела генетики М.И. Хаджинов в 1920-х гг. впервые в мире обнаружил влияние цитоплазмы на проявление стерильности у кукурузы. Однако изучение ЦМС он был вынужден приостановить к 1932 г. Эти исследования несколько опередили работы М.М. Rhoades по характеристике феномена цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) кукурузы. Как известно, явление ЦМС в наши дни является одним из основных методов получения гибридов у перекрестно-опыляющихся культур и практического использования гетерозиса. В связи с большими надеждами на получение гетерозисных гибридов мягкой пшеницы (*T. aestivum*) в 1970-е гг. были организованы исследования в этом направлении и в отделе генетики ВНИИР. Была выяснена генетическая детерминация восстановления фертильности форм мягкой пшеницы с цитоплазмой *T. timopheevii* Zhuk. и, что важно, впервые зафиксирован стерилизующий эффект цитоплазмы *T. araraticum* Jakubz. (Скурыгина, 1970). К сожалению, у пшеницы из-за особен-

ностей ее биологии такое направление работы не получило дальнейшего развития.

На примере ржи разработан результативный метод использования генов самонесовместимости в генетическом анализе. Цикл экспериментальных исследований генетики самонесовместимости ржи позволил выдвинуть новую гипотезу о возможной зависимости самостерильности растений от экспрессии целого ряда взаимодействующих гаметофитных локусов (Суриков, 1972).

Вавиловский принцип сравнительного анализа возделываемых видов растений использован в исследованиях генетики устойчивости и адаптивности злаков к неблагоприятным факторам внешней среды. При этом дан сравнительный анализ изменчивости растений возделываемых видов, описан характер генетического контроля, сформированы признаковая и генетическая коллекции, отражающие спектр изменчивости таких признаков. В этом плане особо следует отметить исследования генетики короткостебельности у мягкой пшеницы. На основе обширной и многоплановой экспериментальной работы идентифицированы гены *Rht* (от англ. *reduce height*), определены влияние конкретных генов на высоту и компоненты продуктивности растений пшеницы. Охарактеризована возможность использования таких генов в селекционном процессе, сформированы генетические коллекции и созданы доноры, сочетающие короткостебельность с крупнозерностью (Зарубайло, 1975; Прилюк, 1980; Мережко и др., 1986; Писарева, 1987а; Звейнек, 1989; Мережко, 1989). Впервые представлен системный анализ различных аспектов короткостебельности тетраплоидных видов (*T. durum* Desf., *T. turgidum* L., *T. dicoccum*, *T. aethiopicum* Jakubz., *T. karamyshevii* Nevski). Идентифицированы неизвестные ранее гены *Rht* и сопоставлена их экспрессия с таковыми, детерминирующими короткостебельность у мягкой пшеницы. Создан исходный материал для селекции и сорта твердой пшеницы с оптимальной высотой растений и удачным сочетанием элементов продуктивности и устойчивости к грибным болезням и эдафическим стрессам (Альдеров, 2001).

Генетика устойчивости растений к болезням и проблема интрогрессии генов, ее контролирующих, связаны с исследованиями 1920–1930-х гг.

и с идеями Н.И. Вавилова и П.М. Жуковского о центрах происхождения возделываемых видов растений и сопряженной эволюции растения-хозяина и паразита (Вавилов, 1935; Жуковский, 1971). В отделе генетики работа в этом направлении сконцентрирована на познании генетических механизмов непоражаемости пшеницы и ржи грибными болезнями – ржавчиной и мучнистой росой. Выявлено наследственное разнообразие по устойчивости среди разных видов пшеницы и подтверждено наблюдение Н.И. Вавилова (1913, 1919) о высокой устойчивости к грибным болезням растений ди- и тетраплоидных видов. У пшеницы идентифицированы новые эффективные гены устойчивости к ржавчине и мучнистой росе, изучена их экспрессия в зависимости от условий внешней среды (Лебедева, 2005). Кроме того, установлена фазоспецифичность для некоторых генов пшеницы: включение активности гена зависит от этапа онтогенеза (Лебедева, 1991, 1994). На основании этих результатов исследований сделан вывод о возможности ошибочной интерпретации данных фитопатологического и генетического анализов при механическом переносе сведений о генетическом контроле устойчивости проростков на взрослую фазу растений. Впервые сделано предположение о том, что главные и малые гены устойчивости могли появиться на разных этапах эволюции хозяина и паразита (Одинцова, Михайлова, 1988).

Одним из интересных результатов работы явилось доказательство сложной структуры генетического материала при интрогрессии эффективных генов устойчивости к грибным болезням из *T. timopheevii*, *T. monococcum*, *Aegilops speltoides* Tausch и *S. cereale* в мягкую пшеницу (Скурыгина, 1987, 1989; Одинцова, Михайлова, 1988; Одинцова и др., 1991; Лебедева, 1994). Впервые с использованием моносомного анализа был локализован ген устойчивости к мучнистой росе в хромосоме 2В у интрогрессивной линии ИЛ1 и в хромосоме 7В у образца мягкой пшеницы к-15560 из Дагестана (Лебедева, 1982; Peusha *et al.*, 2002). Последний ген является либо оригинальным, либо новым аллелем известного гена *Pm5*.

Экспериментально подтверждены данные Н.И. Вавилова (1913) о высокой устойчивости к мучнистой росе большинства образцов культурной однозернянки *T. monococcum* (Левицкий,

Бенецкая, 1931). Чаще всего невосприимчивость однозернянки к этой болезни контролируется доминантными генами, в отдельных случаях рецессивными, и обусловлена одним, двумя или тремя олигогенами. Рецессивные гены устойчивости однозернянки отличаются от рецессивного гена *pt5*, детерминирующего непоражаемость мягкой пшеницы (Лебедева, Пеуша, 2006).

Приоритетные сведения получены по генетике ржи. Экспериментально показано, что естественные популяции ржи содержат редкие биотипы – источники генов устойчивости к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе. Разработан метод идентификации таких генов у ржи и выяснено, что непоражаемость бурой ржавчиной обусловлена как минимум шестью доминантными генами (*Lr4 Lr8, Lr10*), стеблевой – двумя (*Sr1, Sr2*) (Солодухина, Кобылянский, 2000; Солодухина, 2002; Кобылянский, Солодухина, 2005). Показано, что часто устойчивость у ржи контролируется блоками сцепленных генов, ответственных за устойчивость к отдельным клонам гриба (Кобылянский, Солодухина, 1982; Солодухина, 2005). У ржи *S. cereale* существуют генетические механизмы, обеспечивающие длительную устойчивость этой культуры к бурой и стеблевой ржавчине (30–80 и более лет). Разработаны теоретические основы нового направления селекции – создание короткостебельных, иммунных к листостебельным болезням сортов озимой ржи и стратегия селекции на устойчивость к грибным болезням. Положения этой стратегии легли в основу создания полирезистентных популяций ржи и болезнеустойчивых сортов Ника, Кировская 89, Эстафета Татарстана и Эра.

Методологические подходы Н.И. Вавилова к исследованию внутривидового полиморфизма нашли отражение в познании закономерностей устойчивости злаковых растений к различным видам тли (Radchenko, Lychagina, 2001). Впервые на примере взаимоотношения «сорго–обыкновенная злаковая тля» исследован полиморфизм различных видов этого растения. Разработана система сортов-дифференциаторов для генетического изучения микроэволюционных процессов в популяциях насекомых. Идентифицированы главные гены, ответственные за высокую устойчивость растений сорго к различ-

ным популяциям фитофага. Неаллельные гены устойчивости действуют аддитивно, что важно в практическом отношении. С использованием генов *Sgr5–Sgr8*, контролирующих высокую устойчивость сорго к обыкновенной злаковой тле, создан ценный исходный материал для селекции, причем поврежденность листовой поверхности растений с этими генами не превышает 10 % (Радченко, 1995).

Важным аспектом проблемы устойчивости растений пшеницы, ячменя, тритикале к неблагоприятным факторам среды является их способность реагировать и адаптироваться к низким температурам и экстремальным эдафическим факторам засоленности почвы, высокому содержанию в ней токсичных ионов водорода, алюминия, марганца и ионов тяжелых металлов. Это актуально для Российской Федерации, где значительная часть посевов зерновых находится в зоне «рискованного земледелия». Анеуплоидный генетический анализ был использован для изучения характера контроля морозостойкости мягкой пшеницы (Ригин, Барашкова, 1984), феноменологический подход – при исследовании генетики устойчивости ячменя к эдафическим факторам. Впервые оценено видовое разнообразие и изучено наследование реакции растений ячменя на высокое засоление почвы хлоридом натрия (Коваль, Ригин, 1993) и повышенное содержание токсичных ионов алюминия (Ригин, Яковлева, 2006). Идентифицированы гены, ответственные за проявление этих признаков. Случаи взаимодействия как ядерных, так и цитоплазматических генов отмечены в контроле устойчивости ячменя к высоким концентрациям соли (Коваль, Ригин, 1992) и толерантности тритикале к абиотическим стрессам (Milovanović, Rigin, 2001). Важным является исследование стабильности этих реакций в различных условиях.

Н.И. Вавилов придавал большое значение исходному материалу в селекции, в частности, созданию новых рекомбинантов при скрещивании различных форм, в особенности разных эколого-географических типов. Такое направление работы явилось одним из важных в отделе генетики ВНИИР.

При разработке системного подхода к анализу генотипического разнообразия культивируемых видов растений и создании ценных

для селекции доноров основными элементами являются: 1) на основе изучения полиморфизма возделываемых видов растений выявление генотипического потенциала в виде источников ценных признаков; 2) исследование генетической структуры наиболее важных для производства признаков и определение ценных для селекции аллелей; 3) включение идентифицированных генов в перспективные сорта и создание доноров (Мережко, 1994, 2005). В этом направлении развернуты работы по созданию признаковой и генетической коллекции линий мягкой пшеницы с четко различимыми биохимическими и морфологическими признаками. С этой целью разработана система создания эталонной коллекции мягкой пшеницы (Митрофанова, 1989, 1990, 1993, 1994, 2005).

Сохранение генов растений и их сочетаний может иметь значение для будущего развития науки и общества. В определенной степени эти соображения легли в основу разработки в ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова многолетней программы по созданию фенотипических и генетических коллекций и доноров хозяйственно важных признаков важнейших возделываемых растений. В сборнике «Идентифицированный генофонд растений и селекция» (2001) проанализировано современное состояние исследований полиморфизма и генетической структуры хозяйственно важных признаков важнейших для России сельскохозяйственных растений и определена значимость этих результатов для селекции. Этот труд в полной мере иллюстрирует мысли Н.И. Вавилова о направлениях исследования и значимости сохранения генетического разнообразия растений для использования в различных областях биологии и селекции растений.

### Литература

- Авалкина Н.А., Голубовская И.Н., Перемыслова Е.Э. Мей-гены и женский мейоз у кукурузы // Генетика. 1992. Т. 28. № 8. С. 130–141.
- Аладова М.П. Выщепление озимых форм при гибридизации яровых пшениц // Сб. тр. асп. и мол. науч. сотр. ВИР. 1960. Вып. 1(5). С. 29–31.
- Альдеров А.А. Генетика короткостебельности тетраплоидных пшениц. СПб.: ВНИИР, 2001. 165 с.
- Будин К.З., Соболева Т.И. Гибриды дигамноидов *Solanum andigenum* с диплоидными видами *Solanum* // Генетика. 1970. № 8. С. 5–11.
- Вавилов Н.И. Гибрид обыкновенной пшеницы (*Triticum vulgare* Vill.) с однозернянкой (*Triticum monococcum* L.) // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1913. Т. 6. № 1. С. 1–19.
- Вавилов Н.И. Иммуниет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Тип. Рябушинских, 1919. 240 с.
- Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. (Применительно к запросам селекции) // Теоретические основы селекции растений. Т. 1. Общая селекция растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. С. 893–990.
- Вавилов Н.И. Институт генетики Академии наук, его деятельность и план работы на 1934 г. // Н.И. Вавилов. Избр. тр.: В 5 т. Т. 5. Проблемы происхождения, географии, генетики, селекции растений и агрономии. М.; Л.: Наука, 1965. С. 325–332.
- Вавилов Н.И., Кузнецова Е.С. О генетической природе озимых и яровых растений // Изв. агрофака Саратовского ун-та. 1921. Вып. 1. С. 1–25.
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. университетское изд-во, 2002. 251 с.
- Гончаров Н.П. К юбилеям заведующих Бюро по прикладной ботанике: А.Ф. Баталина, И.П. Бородина, Р.Э. Регеля // Информационный вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 445–461.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Систематика, география, цитогенетика, экология, происхождение, использование. 3-е изд. Л.: Колос, 1971. 752 с.
- Зарубайло Т.Я. Перспективы создания высокозимостойких короткостебельных сортов пшеницы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1975. Т. 54. Вып. 1. С. 49–55.
- Зарубайло Т.Я., Кислюк М.М. Ультразвук как мутагенный фактор // Бюл. ВИР. 1962. № 10. С. 25–26.
- Зарубайло Т.Я., Кислюк М.М., Кожушко Н.Н. Экспериментально полученные мутации у хлебных злаков (пшеница, ячмень, овес) под воздействием ионизирующих излучений // Генетика. 1966. № 6. С. 132–136.
- Звейнек И.А. Взаимодействие неаллельных генов короткостебельности и их влияние на высоту растений мягкой пшеницы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1989. Т. 128. С. 74–81.
- Звейнек С.Н., Ригин Б.В., Иванова О.А. Реакция на фотопериод и яровизацию двуручек и яровых образцов мягкой пшеницы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1984. Т. 85. С. 42–50.
- Идентифицированный генофонд растений и селекция / Отв. ред. Б.В. Ригин, Е.И. Гаевская. СПб.: ВНИИР, 2001. 895 с.
- Ионушите Р.И. Тетраплоидные формы вики, полученные воздействием колхицина // Генетика.

1969. Т. 5. № 7. С. 15–25.
- Карамышев Р.М. Получение озимой формы пшеницы при гибридизации яровых // Агробиология. 1950. № 5. С. 135–137.
- Карпеченко Г.Д. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. (к проблеме экспериментального видообразования) // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1927. Т. 17. Вып. 3. С. 305–410.
- Карпеченко Г.Д. Скрещиваемость видов и удвоение хромосомного набора // Изв. АН СССР. 1938а. Сер. биол. № 3. С. 693–694.
- Карпеченко Г.Д. Тетраплоидные ячмени, полученные действием высокой температуры // Биол. журнал. 1938б. Т. 7. № 2. С. 287–294.
- Карпеченко Г.Д., Сорокина О.Н. Гибриды *Aegilops triuncialis* L. с рожью // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1929. Т. 20. С. 563–584.
- Кобылянский В.Д., Солодухина О.В. Вредоносность главных болезней короткостебельной ржи и методы селекции на устойчивость // Докл. ВАСХНИЛ. 1982. № 9. С. 3–5.
- Кобылянский В.Д., Солодухина О.В. Вредоносность патогенов ржавчины и мучнистой росы на озимой ржи и стратегия селекции болезнестойчивых сортов // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВНИИР, 2005. С. 572–591.
- Коваль В.С., Ригин Б.В. Эффект взаимодействия ядра и цитоплазмы в проявлении признака солеустойчивости ячменя // Генетические основы признаков продуктивности растений. Новосибирск, 1992. С. 110–118.
- Коваль В.С., Ригин Б.В. Определение числа генов, контролирующих признак солеустойчивости ячменя (*Hordeum vulgare* L.) // Докл. РАН. 1993. Т. 131. № 4. С. 518–520.
- Костюченко И.А., Зарубайло Т.Я. Естественная яровизация зерна на растении в период созревания // Селекция и семеноводство. 1935. № 3(11). С. 39–42.
- Лебедева Т.В. Наследование устойчивости к мучнистой росе интрогрессивных форм мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Бюл. ВИР. 1976. Вып. 60. С. 17–19.
- Лебедева Т.В. Локализация гена устойчивости к мучнистой росе интрогрессивной линии мягкой пшеницы ИЛ1 // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1982. Т. 71. Вып. 3. С. 48–53.
- Лебедева Т.В. Генетический контроль устойчивости к мучнистой росе растений мягкой пшеницы в разные периоды онтогенеза // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1991. Т. 142. С. 88–93.
- Лебедева Т.В. Генетика устойчивости пшеницы к мучнистой росе // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1343–1351.
- Лебедева Т.В. Генетика устойчивости пшеницы к мучнистой росе // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВНИИР, 2005. С. 527–543.
- Лебедева Т.В., Пеуша Х.О. Генетический контроль устойчивости пшеницы (*Triticum monoccoccum* L.) к мучнистой росе // Генетика. 2006. Т. 42. № 1. С. 71–77.
- Левитский Г.А., Бенецкая Г.К. Цитология пшенично-ржаных амфидиплоидов // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931. Т. 27. С. 241–264.
- Лутков А.Н. Об экспериментальном получении полиплоидных гамет под влиянием низкой температуры и хлороформа // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1937. Сер. 2. № 7. С. 127–150.
- Мережко А.Ф. Генетические основы создания сортов пшеницы с оптимальной высотой растений // Бюл. ВИР. 1989. Вып. 191. С. 7–12.
- Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. СПб.: ВНИИР, 1994. 125 с.
- Мережко А.Ф. Принципы поиска, создания и использования доноров ценных признаков в селекции растений // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВНИИР, 2005. С. 189–204.
- Мережко А.Ф., Писарева Л.А., Прилюк Л.В. Генетический контроль высоты растения у пшеницы // Генетика. 1986. Т. 22. № 5. С. 726–731.
- Митрофанова О.П. К созданию коллекции генетически маркированных линий мягкой пшеницы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1989. С. 52–57.
- Митрофанова О.П. Анализ наследования чужеродных генов у мягкой пшеницы // Цитогенетика зерновых культур. Таллинн, 1990. С. 70–74.
- Митрофанова О.П. Единая генетическая коллекция вида *Triticum aestivum* L. (Принципы создания) // Генетические коллекции растений. Вып. 1. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1993. С. 39–51.
- Митрофанова О.П. Создание генетической коллекции мягкой пшеницы в России – основа дальнейшего развития частной генетики и селекции // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1306–1316.
- Митрофанова О.П. Мониторинг генетического разнообразия рода *Triticum* L. // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВНИИР, 2005. С. 219–239.
- Одинцова И.Г., Агафонова Н.А., Богуславский Р.Л. Интрогрессивные линии мягкой пшеницы с устойчивостью к бурой ржавчине, переданной от *Aegilops speltoides* // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1991. Т. 142. С. 106–110.
- Одинцова И.Г., Михайлова Л.А. Горизонтальная устойчивость пшеницы к бурой ржавчине, свя-

- занная с эффективными генами вертикальной устойчивости. Сообщение 2. Специфичность взаимодействия паразита и хозяина // Генетика. 1988. Т. 24. № 9. С. 1624–1631.
- Писарева Л.А. Генетическая эффективность этилена в зависимости от продолжительности и температуры хранения обработанных семян ячменя // Генетика. 1975. Т. 11. С. 19–22.
- Писарева Л.А. Методы тестирования короткостебельности растений мягкой пшеницы // Бюл. ВИР. 1987а. Вып. 174. С. 43–47.
- Писарева Л.А. Создание новых генетических источников короткостебельности у мягкой пшеницы методом химического мутагенеза // Матер. V съезда ВОГиС им. Н.И. Вавилова. М., 1987б. Т. IV. Ч. 2. С. 86.
- Прилюк Л.В. Генетический анализ короткостебельности у пшеницы. Сообщ. III. Наследование короткостебельности в старших поколениях гибридов мексиканских и отечественных пшениц // Генетика. 1980. Т. XVI. № 4. С. 708–711.
- Прилюк Л.В., Куркиев У.К. Аллотетраплоиды *Triticum monococcum* L. × *Secale cereale* L. // Бюл. ВИР. 1987. Вып. 174. С. 69–72.
- Прилюк Л.В., Орлова И.Н. Гибридизация *Triticum urartu* Thum. ex Gandil.: скрещиваемость, морфологическая и цитогенетическая характеристика F<sub>1</sub> // Цитология и генетика. 1987. Т. 21. № 5. С. 352–356.
- Приходько Н.И. Некоторые особенности тетраплоидной кочанной капусты // Бюл. ВИР. 1970а. Вып. 15. С. 34–37.
- Приходько Н.И. Тетраплоидная морковь // Докл. ВАСХНИЛ. 1970б. № 7. С. 18–21.
- Приходько Н.И. Получение гаплоидных растений из пылевых зерен мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1980. Т. 67. Вып. 3. С. 75–79.
- Приходько Н.И. Сравнительное изучение андрогенетических линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и исходных образцов по некоторым хозяйственно полезным признакам // Бюл. ВИР. 1987. Вып. 174. С. 53–58.
- Радченко Е.Е. Новые гены устойчивости сорго к обыкновенной злаковой тле // Генетика. 1995. Т. 31. № 5. С. 668–673.
- Ригин Б.В. Параллелизм скрещиваемости представителей *T. aestivum* с различными видами растений // Генетика. 1973. № 5. С. 163–165.
- Ригин Б.В. Различия генотипов мягкой пшеницы по способности скрещиваться с рожью // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1986. Т. 99. С. 39–42.
- Ригин Б.В. Проблема интрогрессии генов морозостойкости ржи в геном мягкой пшеницы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1987. С. 140–149.
- Ригин Б.В. Генетика совместимости мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. с представителями трибы *Triticeae* Dum. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1989а. Т. 128. С. 13–31.
- Ригин Б.В. Г.Д. Карпеченко и развитие генетики во Всесоюзном институте растениеводства // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1989б. Т. 128. С. 97–103.
- Ригин Б.В. Становление и развитие генетики во Всероссийском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1283–1292.
- Ригин Б.В. Трофим Яковлевич Зарубайло и генетика во Всесоюзном институте растениеводства им. Н.И. Вавилова (К 100-летию со дня рождения) // Информ. вестник ВОГиС. 2006. Т. 10. № 3. С. 494–501.
- Ригин Б.В., Барашкова Э.А. Генетический анализ устойчивости к морозу сорта Мироновская 808 с использованием анеуплоидов Chinese Spring // Селекционная характеристика сортов пшеницы. Л.: ВНИИР, 1984. С. 23–29.
- Ригин Б.В., Гончаров Н.П. Генетика онтогенеза пшеницы // Итоги науки и техники. Сер. Генетика и селекция возделываемых растений. М.: ВИНТИ, 1989. 146 с.
- Ригин Б.В., Лебедева Т.В. Взаимодействие генов пшеницы и ржи в контроле устойчивости к мучнистой росе // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1990. Т. 132. С. 60–64.
- Ригин Б.В., Летинова Т.С., Репина Т.С. Сравнительная генетика скорости развития растений видов рода *Triticum* L. // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1326–1333.
- Ригин Б.В., Яковлева О.В. Генетический анализ устойчивости ячменя к токсичным ионам алюминия // Генетика. 2006. Т. 42. № 3. С. 301–305.
- Скурыгина Н.А. *T. araraticum* Jakubz. – источник факторов цитоплазматической мужской стерильности пшеницы // Бюл. ВНИИР. 1970. Вып. 15. С. 3–5.
- Скурыгина Н.А. Особенности интрогрессии генов устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе от *Triticum dicoccum* Schuebl. и *T. persicum* Vav. в геном мягкой пшеницы // Бюл. ВИР. 1987. Вып. 174. С. 28–31.
- Скурыгина Н.А. Интрогрессия генов устойчивости к грибным болезням и генетическая структура *Triticum timopheevii* Zhuk. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1989. Т. 128. С. 21–32.
- Солодухина О.В. Генетическая характеристика образцов ржи по устойчивости к бурой ржавчине // Генетика. 2002. Т. 38. № 4. С. 497–506.

- Солодухина О.В. Гены ржи, контролирующие устойчивость к бурой и стеблевой ржавчине // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВНИИР, 2005. С. 544–558.
- Солодухина О.В., Кобылянский В.Д. Генетическая детерминация устойчивости ржи к стеблевой ржавчине // Генетика. 2000. Т. 36. № 5. С. 678–681.
- Сорокина О.Н. Роль амфидиплоидов и других сбалансированных форм в отдаленных скрещиваниях // Докл. АН СССР. 1938. Т. 20. № 7/8. С. 597–600.
- Суриков И.М. Новая гипотеза генетического контроля самонесовместимости у растений // Бюл. ВИР. 1972. Вып. 124. С. 27–29.
- Таврин Э.В. К происхождению вида *T. zhukovskyi* Men. et. Gr. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1964. Т. 36. Вып. 1. С. 89–96.
- Таврин Э.В. Аллополиплоидия и формообразование пшеницы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1989. Т. 128. С. 45–52.
- Таврин Э.В., Прилюк Л.В. Получение межвидовых гибридов от скрещивания мягкой пшеницы с *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. // Генетика. 1983. Т. 19. № 8. С. 1381–1383.
- Хлоп М.Л. Проблема экспериментального получения мутаций у растений под влиянием X-лучей // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1936. Сер. А. Соц. раст. № 18. С. 149–159.
- Щавинская С.А. Восстановление плодovitости у герани (*Pelargonium radula roseum* W.) путем удвоения хромосомного комплекса // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1937. Сер. 2. № 7. С. 101–106.
- Golubovskaya I.N., Avalkina N.A., Sheridan W. Effects of several meiotic mutations on female meiosis in maize // Develop. Genetics. 1992. V. 13. P. 411–424.
- Goncharov N.P. Response to vernalization in wheat: its quantitative or qualitative nature // Cereal Res. Commun. 2004. V. 32. № 3. P. 323–330.
- Karpechenko G.D. Hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. // J. Genet. 1924. V. 14. № 3.
- Milovanović S.M., Rigin B.V., Xynias N.I. Genetic and breeding studies on triticale (× *Triticosecale* Wittmack) // Genetics and Breeding of Small Grains. ARI Serbia, 2001. P. 235–298.
- Peusha H., Lebedeva T., Priilinn O., Enno T. Genetic analysis of durable powdery mildew resistance in a common wheat line // Hereditas. V. 136. 2002. P. 201–206.
- Radchenko E.E., Lychagina N.S. Genetic sorghum collection for greenbug resistance // Genetic Collections, Isogenic and Alloplasmic Lines. Novosibirsk, 2001. P. 214–216.

## N.I. VAVILOV AND MAIN RESEARCH VECTORS AND RESULTS OBTAINED IN PLANT GENETIC DEPARTMENT OF VAVILOV INSTITUTE OF PLANT INDUSTRY

B.V. Rigin

N.I. Vavilov Institute of Plant Industry, St.-Petersburg, Russia

### Summary

In the 1920s and 1930s, in plant genetic department N.I. Vavilov and his colleagues formed the original research vector, a distinguishing feature of which was close relationship between the results of genetic analysis of cultivated and wild plants with elucidation of scientific problems and problems of agricultural industry. This vector of genetic research is characteristic of modern concept of the genetic problem development in which Vavilov's idea is reflected in nowadays methods of species polymorphism investigations. This concept involves the study of mutagenesis and polyploidy as factors providing the arisal of new forms of plants and their use in plant breeding; in analysis of genetic background of species compatibility and in introgression of valuable alien genes for improvement of cultivated species, and in developmental genetics. Vavilov's concept of comparative genetics is used in the study of plant resistance to unfavorable biotic and abiotic environmental factors. Particular trait of this concept is the necessity to work up genetic methods of production of donors of valuable traits for plant breeding and to form and maintain living genetic collections of plants.

## КОНЦЕПЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ГОМОЛОГИИ: ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР И СОВРЕМЕННЫЕ ВЗГЛЯДЫ

Н.Н. Юрченко, И.К. Захаров

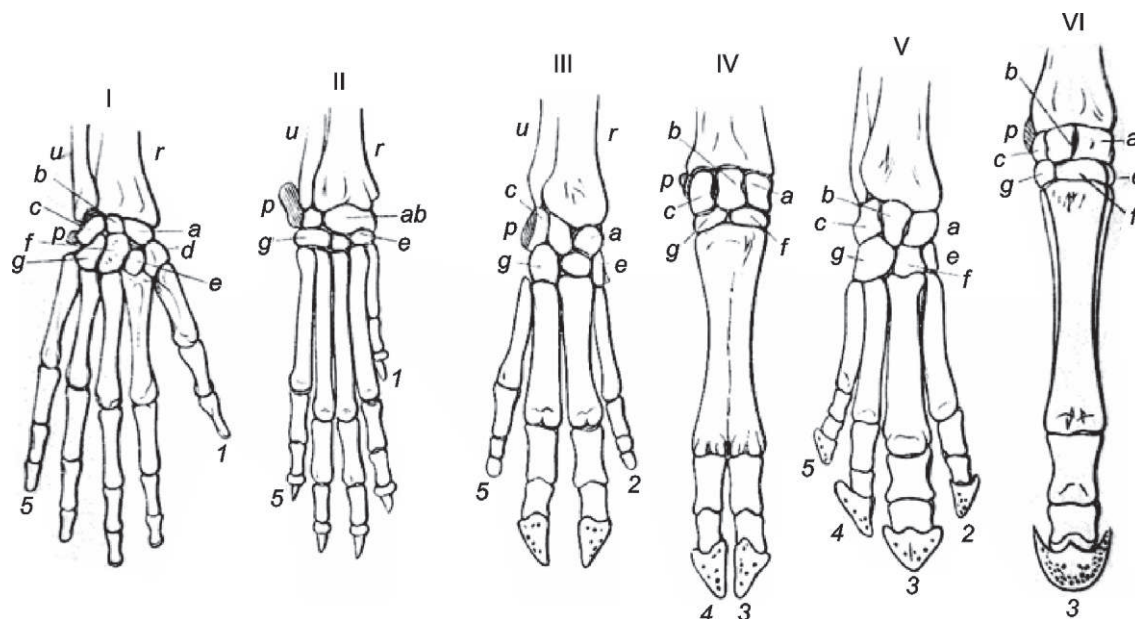
Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: yurchen@bionet.nsc.ru

При сравнительном описании любой формы или типа подобия используется термин «гомология» (от греч. *ομολογεῖν*), который можно перевести как «согласующийся». В биологии термин «гомология» используют для описания какого-либо подобия между органами, признаками, генами и геномами, или же другими биологическими характеристиками различных типов. Например, считают гомологичными крыло птицы и конечность крокодила, так как предполагается, что они представляют собой парные придатки, имеющие общий план строения, несмотря на их значительные структурные и функциональные различия. Эта форма соответствия часто контрастирует с подобием частей тела, выполняющих одинаковые, но не эквивалентные по своей структуре функции, обычно называемые аналогиями (Encyclopedia ..., 2002).

Ричардом Оуэном (Richard Owen, 1804–1892) было предложено различать гомологию и аналогию. Хотя эти термины использовались и до него, и исходные идеи о гомологии и аналогии могут быть прослежены вплоть до Аристотеля (Panchen, 1994; Rupke, 1994). В 1827 г. Р. Оуэн был назначен куратором создаваемого каталога обширной коллекции Hunterian Museum в Лондоне. Он должен был выбрать принцип, по которому следует ранжировать виды в естественной системе. Это время известных дебатов между Кювье (Georges Cuvier, 1769–1832) и Жофруа де Сент Илером (Etienne Geoffroy de Saint-Hilaire, 1772–1844) (Geoffroy Saint-Hilaire, 1830; Амлинский, 1955) по поводу того, может ли быть адекватно понято многообразие форм живых организмов либо как отражение их функциональных потребностей (функционализм Кювье), либо как отражение общего плана стро-

ения (единство типа Жофруа де Сент Илера). Факт того, что конечности всех тетрапод имеют одинаковый план строения, служит наиболее ярким аргументом в пользу истинности теории единства типа. Общий план строения конечностей можно проследить, несмотря на различие их функций, таких, как ходьба, лазанье, плавание, рытье или полет (рис. 1). Опираясь на это понимание, Р. Оуэн стал описывать и каталогизировать виды путем идентификации подобных частей у различных видов и ранжированием видов по паттернам общих частей тела (т. е. гомологичным признакам), невзирая на их функцию. В результате возникла система, в которой гомологичные признаки являлись общими для совокупного набора видов («мутовки видов»). Эта иерархическая модель общих видовых признаков оказалась столь необычной, что нуждалась в дополнительном объяснении. Р. Оуэн полагал, что гомологичные признаки идентичны из-за своего происхождения при сохранении общего плана строения тела, или архетипа. Архетип может быть понят как абстрактный или систематизирующий принцип живой природы. Согласно интерпретации Р. Оуэна, каждый вид есть частная реализация архетипа. По существу, концепция архетипа была на уровне с современным ему научным мышлением, которое стремилось к открытию законов природы на основе изучения музейных коллекций растений и животных.

Таким образом, концепция гомологии была разработана раньше и независимо от дарвиновской теории эволюции. Опираясь на различие между гомологией и аналогией, в своем исследовании по сравнительной анатомии Р. Оуэн проложил дорогу к теории эволюции. Однако завершающий шаг в этом направлении был



**Рис. 1.** Схема строения скелета кисти с указанием гомологичных костей (из: Gegenbaur, 1870).

I – человек. II – собака. III – свинья. IV – корова. V – тапир. VI – лошадь. r – Radius; u – Ulna; a – Scaphoid; b – Lunare; c – Triquetrum; d – Trapezium; e – Trapezoid; f – Capitatum; g – Hamatum; p – Pisiforme.

сделан Ч. Дарвином, который подразумевал под архетипом реального биологического предка. Вследствие этого сформировалось наиболее часто используемое в биологии определение термина гомологии: *признаки у двух видов гомологичные, если они соответствуют тому же самому признаку у общего предка*. При этом концептуальном прорыве Ч. Дарвин взял на вооружение выводы сравнительной анатомии в качестве весомых фактов для обоснования эволюционной теории. Таким образом, дарвиновская теория эволюции базируется на том принципе, что современные виды возникли от общих предков путем постепенного накопления модификаций/мутаций, и это является до сих пор наиболее простым и общепринятым объяснением широкого набора фактов, накопленных сравнительной анатомией и биологией развития.

В связи с произведенной Ч. Дарвином революцией концепция гомологии становится основным средством для реконструкции филогенетических связей между таксонами различных рангов и построения филогенетических древ (Henning, 1966; Павлинов, 2005). Гомологичные признаки, общие для двух видов, служат доказательством их родства. Например, если виды А и В имеют больше гомологичных признаков, чем

каждый из них с видом С, то это означает, что виды А и В более тесно связаны родством друг с другом, чем каждый из них с видом С. Начиная с Ч. Дарвина многие теоретические построения в морфологии были посвящены разработке критериев для определения гомологии признаков (Remane, 1952; Воронцов, 1966). Таким образом, гомология является концептуальным базисом для экстенсивных исследовательских программ в сравнительной биологии, порожденных дарвиновской эволюционной теорией.

На всем протяжении XIX и XX вв. гомология воспринималась как исходный эмпирический факт с вытекающими из него важными теоретическими следствиями. Прогресс биологии в объяснении молекулярных механизмов развития (evo-devo) возродил интерес к концепции гомологии (Homology, 1999). Существует большой соблазн считать, что гомологичные признаки сходны благодаря общности генетической информации, наследуемой от общего предка. Несмотря на то, что это очевидно для близкородственных видов, это положение часто не выполняется для сильно дивергировавших видов.

Можно привести ряд примеров гомологичных признаков, которые функционально неэквивалентны в развитии (Hall, 1998). Несомненно,

что сегменты всех насекомых гомологичны в смысле их происхождения от сегментов общего предка. У *Drosophila melanogaster* развитие сегментов контролируется тремя генетическими комплексами: генами материнского эффекта, *gap*- и *pair-rule*-генами. Одним из *pair-rule*-генов дрозофилы является ген *even-skipped*. Однако ген *even-skipped* кузнечиков не участвует в развитии сегментов (Patel *et al.*, 1992). Подобным образом развитие головной области у дрозофилы зависит от активности гена *bicoid*, но этот ген не встречается в какой-либо другой группе насекомых (Schmidt-Ott, 2001). Эти молекулярно-генетические открытия свидетельствуют в пользу того, что гомология между морфологическими признаками не всегда связана с общим генетическим базисом развития (DeBeer, 1971). Процессы развития могут эволюционировать после дивергенции видов при сохранении их морфологической идентичности. Тогда правомерен вопрос, что же служит механистическим основанием гомологии, если не общая генетическая информация развития? Этот интригующий вопрос все еще не нашел своего однозначного разрешения (см.: Hall, 1998).

Основная идея, которая стоит за концепцией биологической гомологии, заключается в том, что признаки сохраняют свою распознаваемую идентичность во время процесса эволюционного изменения в силу ограничений, накладываемых развитием на степень их вариабельности. Например, развитие скелета конечностей тетрапод всегда следует по стереотипному пути (Shubin, Alberch, 1986). Вначале образуется зачаток (primordium) костей передних конечностей (humerus/femur). Затем этот зачаток расщепляется на дистальном конце с образованием двух клеточных масс, которые развиваются в два нижних элемента рук или ног (radius и ulna, или tibia и fibula соответственно). В итоге образуется сложная морфология руки/ноги. Поэтому конечность тетрапод всегда узнаваема по признакам того, что у нее имеется одна кость, связанная с телом, и затем идут две кости, формирующие нижнюю часть конечности, и далее несколько костей на дистальном конце. Это значит, что процессы развития и гены, которые их направляют, могут изменяться, не затрагивая идентичности признака, до тех пор, пока эти вариации признака не входят в противоречие с накладываемыми на развитие ограничениями.

## Использование понятия о гомологии

Хотя концепция гомологии вплоть до середины XX в. в основном применялась к анатомо-морфологическим признакам, она затем начала использоваться и для сравнения широкого спектра биологических признаков всех уровней организации живой материи, начиная от нуклеиновых кислот (РНК и ДНК), белков, клеток, тканей, органов вплоть до поведенческих характеристик. Наиболее заметное место принцип гомологии занял в современной систематике, где он используется для реконструкции филогенетических связей между видами (Henning, 1966; Haszprunar, 1992; Avise, 2001; Татаринов, 2004; Павлинов, 2005).

В молекулярной генетике говорят о гомологии генов или белков в том же смысле, как говорят о гомологии частей тела, т. е. как о генах, возникших от гена общего предка (Fitch, 1970, 2000; Родин, 1989). Тем не менее здесь следует отметить, что в работах по молекулярной биологии нередко термины «гомология» и «степень гомологии» применяются вне генеалогического контекста. Например, при сравнительном описании результатов секвенирования различных фрагментов РНК или ДНК дается оценка степени гомологии их нуклеотидных последовательностей без привязки к родству. Процедура выравнивания первичных последовательностей сама по себе исходит из презумпции априорной гомологии (Dewey, Pachter, 2006).

Различают две формы гомологии генов. Гены, которые дивергировали в результате независимой эволюции в процессе видообразования, называются *ортологами*. Если гены дивергировали внутри вида в результате генной дупликации, то они называются *паралогами*. Паралогия концептуально соответствует серийной гомологии морфологических признаков. Наконец, гены, которые дивергировали за время, прошедшее после горизонтального переноса гена из одного таксона в другой, называются *ксенологами*. В настоящее время сравнение последовательностей ДНК генов-ортологов – стандартный метод филогенетики (Hillis *et al.*, 1996; Avise, 2001).

## Критерии гомологии

Гомологичные признаки используются для реконструкции филогенетических связей. Для

этого необходимо выработать процедуры для распознавания потенциально гомологичных признаков. Дарвиновское определение гомологии не подходит для этой цели, так как оно предполагает, что филогенетические связи известны априори. Критерии для распознавания гомологии должны быть независимы от того, известны или нет филогенетические связи. Системное понятие «критерий гомологии» было разработано Адольфом Ремане (Remane, 1952; Riedl, 1978). А. Ремане предложил шесть критериев гомологии, три главных (1–3) и три вспомогательных (4–6).

1. *Позиция.* Гомология вероятна, если рассматриваемая структура постоянно встречается в той же позиции по отношению к другим структурам. Примером служат костные пластинки черепа, которые трудно идентифицировать, если не учитывать их тенденцию к сохранению положения по отношению друг к другу.

2. *Структура.* Подобные структуры могут быть гомологичными независимо от их положения, если у них много общих признаков. Вероятность гомологии увеличивается с усложнением сравниваемых структур.

3. *Транзиция.* Даже непохожие структуры в разных положениях могут быть гомологичными, если существует между ними ряд промежуточных форм. Важно то, чтобы все переходные формы являлись гомологичными в силу критерия положения и/или структуры. Переходные формы могут быть либо онтогенетическими стадиями, либо промежуточными звеньями в таксономии. Примером служит установление неявной гомологии между первичным челюстным суставом у рептилий и ушными косточками млекопитающих. Гомология между этими непохожими структурами была установлена, когда были найдены переходные ископаемые формы.

4. *Общий критерий конгруэнтности.* Даже простые структуры могут быть гомологичными, если они часто появляются у близкородственных видов.

5. *Специальный критерий конгруэнтности.* Вероятность гомологии между структурами возрастает, если они находятся в ряду других структур, которые имеют сходные распределения среди близких видов.

6. *Негативный критерий конгруэнтности.* Вероятность гомологии снижается с увеличе-

нием частоты встречаемости этого признака в неродственных видах.

Важно отметить, что эти критерии не имеют статуса определений, так же, как они и не доказывают гомологию (Patterson, 1982; Encyclopedia ..., 2002). Они – эвристическая генеральная линия для распознавания потенциальной гомологии, которая нуждается в проверке и подтверждении филогенетическим анализом. Окончательное установление гомологии основывается на сравнении между филогенетическими связями и распределением признака. Только те гипотетические гомологии, которые конгруэнтны с филогенетическим родством, могут быть истинными гомологиями. Этот критерий частично совпадает с вспомогательным критерием конгруэнтности Ремане, но ему придается большая значимость.

Критерии гомологии Ремане также рассматриваются в рамках конструктивно-морфологического подхода (Мамкаев, 2001). В.Н. Беклемишев (1964) различал две самостоятельные, но дополняющие друг друга морфологические дисциплины – тектологию и архитектонику. Рассмотрение объектов с тектологической точки зрения – аналитическая операция, при которой объекты разлагаются на составные элементарные части, которые сравниваются и сортируются в соответствии с их специфическими особенностями, выявляются типы повторяющихся элементов и связей между ними, дается классификация элементов и способов их соединений. Принципиальные схемы строения объектов выявляются путем синтеза – архитектоники, при этом появляется возможность выявить и сопоставить планы строения объектов, правила взаимного расположения их частей.

### Определение гомологии

Условно можно выделить 4 определения гомологии, которые отражают различные исследовательские традиции и цели (Haszprunar, 1992). Первоначальное определение Р. Оуэна может быть названо *типологическим*, так как оно было предложено вне связи с эволюционной теорией. Дарвиновское определение является *историческим*, так как оно основывается на исторических, или генеалогических связях между видами. Наконец, концепции, которые делают акцент

на гомологию, связанную с молекулярно-генетическими основами развития, могут быть или *информационными*, или *биологическими*, так как они имеют дело с механистическим подобием.

**Типологическая концепция гомологии.** Даже если теоретические концепции типологической гомологии эксплицитно больше не являются частью современной биологии, то она все еще остается интуитивным основанием для практического использования этой концепции в биологической систематике. Р. Оуэн определял *гомолог* как одинаковый орган во всех своих разнообразных формах и функциях у разных животных, а *аналог* – как часть или целый орган животного, который имеет ту же функцию, как и другая часть или орган другого животного (Owen, 1848). Согласно Р. Оуэну, гомологи могут иметь одинаковые функции. Следовательно, такое различие не является всеобъемлющим. Это определение требуется расширить для включения всех форм жизни, а не только животных.

Кроме того, Р. Оуэн различал три формы гомологии: специальную, общую и серийную. Специальная гомология – отношение между двумя специфичными признаками, которые встречаются у различных организмов. Это понятие соответствует до сих пор используемому определению гомологии. Общая гомология – это отношение специфичного органа к абстрактной концепции, в которой он представляет специальный случай. Или, согласно определению Р. Оуэна, общая гомология – отношение органа к его соответствующей части в «архетипе». Наконец, отношение подобия может быть применено к различным частям того же самого тела, например, как в случае различных позвонков в позвоночном столбе. Эта форма гомологии называется серийной гомологией.

Слабость концепции типологической гомологии заключается в том, что она не объясняет, почему виды имеют гомологичные признаки и что на самом деле кроется под подобием признаков.

**Концепция исторической гомологии.** Эволюционная интерпретация гомологии связывает анатомическое подобие с эволюционным процессом. Согласно этому подходу, гомолог – признак у двух видов, который соответствует тому же самому признаку ближайшего общего предка этих видов (Maug, 1982). Это определение

объясняет на основании естественнонаучной методологии, без тумана метафизики (привлечения сверхъестественных причин), почему соответствующие признаки могут быть найдены только у одних видов и отсутствовать у других. В частности, оно объясняет, почему гомологи встречаются в мутровке видов. Это определение служит основанием для использования концепции гомологии в сравнительной биологии, в частности, в филогенетических построениях.

При филогенетических реконструкциях различают два вида гомологичных признаков в конкретной группе видов (Henning, 1966; Татаринов, 2004). Гомологичные признаки, которые являются общими для определенной группы организмов, но отсутствуют у другой, получили название *апоморфных* для этой группы. Апоморфные признаки определяются как общие по происхождению признаки группы видов. Если же гомологичные признаки были унаследованы от отдаленного предка, то такие признаки получили название *плезиоморфных*. Только общие по происхождению (апоморфные) признаки позволяют нам делать выводы о филогенетическом родстве.

Концепция исторической гомологии не включает в себя понятие о серийной гомологии, потому что в этом случае подобие повторенных частей не вызвано расхождением видов в ходе их исторического развития. Несмотря на ее сильные стороны и эвристическую важность, концепция исторической гомологии имеет общий с концепцией типологической гомологии недостаток: ни одна из них не объясняет, в чем же состоит идея сходства между фенотипическими признаками? Проблема заключена в том, что гомологичные признаки не обязательно имеют один и тот же генетический базис. Хотя этот недостаток не распространяется на гомологию генов, которые передаются вертикально, т. е. непрерывно в ряду поколений.

**Концепция информационной гомологии.** В начале 1980-х годов были выдвинуты два определения, которые позволяли объяснить идею подобия, имплицитно присутствующую в концепции исторической гомологии. Оба определения обращаются к понятию информации. Согласно первому, гомология – это сходство, вызванное непрерывностью информации. В биологии она представляет собой унифицированный

процесс развития (Van Valen, 1982, P. 305). Согласно второму, гомологии – это неслучайные подобию сложных структур, которые базируются на общей генетической информации (в смысле инструкции) (Osche, 1982). Эти определения имеют одно несомненное достоинство – они включают в себя понятие как о серийной, так и об исторической гомологии. Слабость же этих определений состоит в том, что не ясно, как развитие гомологичных признаков может различаться без изменения идентичности признака. Более того, не ясно, что на самом деле представляет собой информация, которая является общей для гомологичных признаков, различающихся в своем развитии? Естественна научная позиция заключается в том, что генетическая информация исключительно закодирована в молекуле ДНК или РНК, и только она определяет все феномены развития. Привлечение понятия об особой «сверхинформации», стоящей над генетической, и которая якобы канализирует процессы развития, по сути дела, возрождает метафизические воззрения, облакая их в современную терминологию.

**Концепция биологической гомологии.** Концепция биологической гомологии дополняет концепцию исторической гомологии. Ее цель – дальнейшее развитие идеи подобию, лежащей в основании любого понятия гомологии. Структуры двух индивидуумов или одного и того же индивидуума являются гомологичными, если они имеют общий спектр ограничений, налагаемых на развитие признака, и вызываются локально активными, саморегулирующимися механизмами дифференциации (Wagner, 1989, P. 62). Сохранение идентичности признака в ходе эволюции объясняется наличием ограничений, которые лимитируют эволюцию признака конечным набором функциональных состояний. Это определение допускает гибкость путей развития гомологичных признаков до тех пор, пока отклонения не выходят за рамки ограничений, налагаемых на развитие морфологической структуры. Это рассуждение также верно при рассмотрении случаев серийной гомологии.

#### **Гомологические ряды наследственности Вавилова**

В начале XX в. для характеристики видов с различным уровнем изменчивости использова-

лись термины «жорданон» и «линнеон», предложенные голландским ботаником Яном Лотси в 1916 г. (Lotsy, 1916; Филипченко, 1926, С. 247–250; Комаров, 1944, С. 77–83; Воронцов, 1999).

Жорданон – это группа организмов, крайне сходных в морфологическом, экологическом и генетическом отношениях, способных постоянно сохранять свои признаки. Термин «жорданон» предложен в честь французского ботаника Алексиса Жордана (Claude Thomas Alexis Jordan, 1814–1897). Каждую наследственную форму, выделенную хотя бы по одному признаку, А. Жордан считал далее неразложимым «настоящим», «элементарным», идеально монотипическим видом. Например, в пределах вида *Draba vernalis* (крупка весенняя) Жордан выделил 150 константных форм (Jordan, 1846, 1852).

Линнеон – это группа организмов, сходных между собой (но не идентичных) в морфологическом, экологическом и генетическом отношениях. Термин «линнеон» предложен в честь К. Линнея. По представлениям Яна Лотси, линнеон можно разложить на множество «элементарных видов», константных форм, или жорданонов. Согласно Н.И. Вавилову, линнеон – обособленная сложная подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определённой средой и ареалом и подчиняющаяся в своей внутривидовой наследственной изменчивости закону гомологических рядов (Вавилов, 1931). В своей работе «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» Н.И. Вавилов описал явления параллелизма мутаций в близкородственных группах растений (Вавилов, 1967; Смирнов, 1989).

В общих чертах идея параллельной изменчивости получила развитие еще в натурфилософском наследии И.В. Гете в его трилогии «Опыт о метаморфозе растений» (Goethe, 1790), а также в идее «единства в многообразии» английского дизайнера и ботаника К. Дрессера (Christopher Dresser, 1834–1904) (Dresser, 1860); без этой идеи невозможно было представить дальнейшее развитие сравнительной морфологии животных и растений.

С середины XIX в. отдельные факты параллельной наследственной изменчивости у близких и далеких видов неизбежно привлекали внимание естествоиспытателей, таких, как ботаника Ш. Нодена (Naudin Charles Victor, 1815–1899)

(см. соч. в рус. пер. в кн.: Грегор Мендель ..., 1968. С. 67–102; Гайсинович, 1988) и энтомолога Б. Уолша (Walsh Benjamin Dann 1808–1869), установившего закон равнозначущей изменчивости (law of equable variability) (Walsh, 1864; Любищев, 1957). В «Происхождении видов» Ч. Дарвин акцентирует внимание на том, что «отдельные виды выявляют аналогичные изменения таким образом, что один вид приобретает признак другого родственного вида или возвращается к признакам раннего предка» (Дарвин, 1952, С. 192). Однако эта идея о закономерности в изменчивости видов не получила широкого развития в его эволюционной концепции.

Концепция рядов параллельной изменчивости далее развивалась французским ботаником Дж. Дюваль-Жувом (Duval-Jouve Joseph, 1810–1883) (Duval-Jouve, 1865), голландским ботаником и цитологом Г. де Фризом (de Vries Hugo, 1848–1935) в «Мутационной теории» и «Пангенезе» (Vries de, 1889, 1901–1903; де Фриз, 1912), швейцарским зоологом Т. Эймером (Eimer Gustav Heinrich Theodor, 1843–1898) в учении об ортогенезе (Eimer, 1897; Bowler, 1979; Grehan, Ainsworth, 1985) и рядом палеонтологов, таких, как американцы Э. Коп (Edward Drinker Cope, 1840–1897) (Cope, 1896) и Г. Осборн (Osborn Henry Fairfield, 1857–1935) (Osborn, 1917). В начале XX в. П. Саккардо (Saccardo, 1896–1897, 1966) и Э. Цедербауер (Zederbauer, 1907) использовали понятие о параллелизме форм у грибов и хвойных в своих работах по систематике. С этого времени закономерности и параллелизмы в изменчивости в отдельных группах растений и животных, и особенно насекомых, как широко распространенное явление неизменно привлекали внимание отечественных зоологов (Schimkewitsch, 1906; Заварзин, 1925; Догель, 1951). Ю.А. Филиппченко подытожил ряд таких данных в статье о параллелизме изменчивости в живой природе, который он объяснял систематической и филогенетической близостью родов и видов, входивших в изучаемые группы (Филиппченко, 1924, 1978).

На основании новых фактов изменчивости, собранных главным образом на культурных растениях и близких к ним диких видах, Н.И. Вавилов по-новому подошел к этой проблеме и свел известные ему факты в форму общего закона, ко-

торому подчинены все организмы и который должен был быть положен в основу систематизации знаний о наследственной изменчивости видов (Вавилов, 1987). Изучение изменчивости в родах отдельных семейств культурных растений указывало на ее общую тенденцию, характерную для всех родов данного семейства. Оказалось, что генетически близкие виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости, причем эта изменчивость носит упорядоченный характер. В конечном итоге эта упорядоченность может быть использована для предсказания существования у других видов и родов параллельных форм признаков, которые по тем или иным причинам не были еще обнаружены.

Естественно, первоначально исследования по параллельной изменчивости опирались на фенотипические различия. Н.И. Вавилов указывал на то, что «до некоторой степени те же правильности применены и к генотипической изменчивости». За фенотипическими исследованиями должны последовать генетические исследования. При этом может оказаться, что под одинаковыми фенотипами в одинаковых условиях могут скрываться иногда разные генотипы. Однако в целом сходства в фенотипической изменчивости видов в пределах одного и того же рода или близких родов в первую очередь обусловлены наличием у них множества общих генов наряду со специфичными генами, которые они получили в ходе эволюционного процесса от общих исходных форм.

Так же отмечается поразительный параллелизм в образовании мутаций у различных видов растений и животных, т. е. «замечательные гомологические ряды мутаций». По Н.И. Вавилову, явление мимикрии, по существу, является во многих случаях повторением циклов параллелизмов в рядах изменчивости в различных семействах и родах, служа иллюстрацией закона гомологической изменчивости.

В соответствии с общей эволюционной концепцией родства и единства в развитии закон гомологических рядов приложим в основном к генотипам близких родов и видов на основании фактов сходства в наследственной изменчивости и мутаций.

Специфические различия признаков, обусловленные комплексной морфологической, физиологической и генетической природой, получили,

у Н.И. Вавилова название «радикалов» видов, родов и целых семейств. Оно является абстрактным понятием, удобным для систематики.

Различные виды, а тем более роды, наряду с гомологией по Н.И. Вавилову, обнаруживают как правило некоторые характерные особенности, например, присутствие тех или других специфических химических компонентов (эфирных масел, кислот, алкалоидов), что связано с различиями радикалов, общего комплекса рода или вида. Параллелизм изменчивости видов по химическим компонентам в соседних родах облегчает поиск и получение химических веществ определенного качества.

Наряду с гомологической изменчивостью в пределах отдельных родственных групп параллелизм изменчивости проявляется в разных семействах, генетически не связанных, даже в разных классах, по таким признакам, как гигантизм и нанизм, тип пигментации и альбинизм, окраска цветков и плодов, форма корней и плодов, тип фасциации и др. Происхождение органов, проявляющих параллелизм изменчивости, в случаях отдаленных семейств, конечно, может быть опосредовано разными генами, участвующими в морфо-эмбриологическом процессе.

Открытый Н.И. Вавиловым закон гомологической изменчивости в силу своей научной предсказательности значительно облегчает изучение разнообразия растений и животных и может быть использован для филогенетических реконструкций и в геногеографических исследованиях. Современные данные молекулярной генетики и генетики развития подкрепляют и наполняют новым содержанием закон гомологической изменчивости и дают прочную основу одному из гениальных обобщений, сделанных Н.И. Вавиловым.

### Литература

- Амлинский И.Е. Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М., 1955.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд., перераб. и доп. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964. 432 с.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Вавилов Н.И. Избранные произведения. Т. 1/2. Л., 1967.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. 260 с.
- Воронцов Н.Н. О гомологической изменчивости // Проблемы кибернетики. Вып. 16. М.: Наука, 1966. С. 221–229.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс–Традиция, 1999. 640 с.
- Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988. С. 110–123.
- Грегор Мендель, Шарль Ноден, Огюст Сажрэ. Избранные работы. М.: Изд-во «Медицина». 1968. С. 67–102.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. М.: Сельхозгиз, 1952. 483 с.
- Догель В.А. Общая протистология. М.: Сов. наука, 1951. 604 с.
- Заварзин А.А. Параллелизм структур как основной принцип морфологии // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. 1925. Bd. 124. H. 1.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений. М.; Л., 1944. С. 77–83.
- Любищев А.А. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и его значение в биологии. [Рукопись, 1957. [http://lub.molbiol.ru/02\\_15.html](http://lub.molbiol.ru/02_15.html)].
- Мамкаев Ю.В. Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия // Тр. IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений» (С.-Петербург, 31 января – 3 февраля 2001 г.). СПб.: С.-Петербургский союз ученых, 2001. С. 39–50.
- Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 160–174.
- Родин С.Н. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова в свете некоторых данных теории молекулярной эволюции // Вавиловское наследие в современной биологии / Отв. ред. В.К. Шумный. М.: Наука, 1989. С. 38–71.
- Смирнов В.Г. Анализ генетической природы параллелизма в наследственной изменчивости // Вавиловское наследие в современной биологии / Отв. ред. В.К. Шумный. М.: Наука, 1989. С. 15–26.
- Татаринов Л.П. Современные тенденции в развитии филогенетических исследований // Вестник РАН. 2004. Т. 74. № 6. С. 515–523.
- Филипченко Ю.А. О параллелизме в живой природе // Усп. эксперим. биологии. 1924. Т. 3. Вып. 3/4.
- Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. 2-е изд. М., 1926. С. 247–250.
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. М.: Наука, 1978. С. 147–170.

- Фриз де Г. Мутации и периоды мутации при происхождении видов. СПб., 1912. Изд. М.И. Семенова.
- Avice J.C. Phylogeography. The History and Formation of Species. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts; London, England. 2001. 447 p.
- Bowler P.J. Theodor Eimer and Orthogenesis: Evolution by Definitely Directed Variation // J. Hist. Med. Allied Sci. 1979. V. 34. P. 40–73.
- Cope E. The Primary Factors of Organic Evolution. Chicago, 1896. P. 475–484.
- DeBeer G.R. Homology, an Unsolved Problem. London, 1971.
- Dewey C.N., Pachter L. Evolution at the nucleotide level: the problem of multiple whole-genome alignment // Human Mol. Genetics. 2006. V. 15 (Review Issue 1). P. R51–R56.
- Dresser Ch. Unity in Variety. London, 1860.
- Duval-Jouve M.J. Variations parallèles des types congénères // Bulletin de la Société Botanique de France. 1865. V. 12.
- Eimer Th. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig, 1897.
- Encyclopedia of Evolution / M. Pagel, editor in chief. V. 1. Oxford Univ. Press, 2002.
- Fitch W.M. Distinguishing homologous from analogous proteins // Syst. Zool. 1970. V. 19. P. 99–113.
- Fitch W.M. Homology a personal view on some of the problems // Trends Genet. 2000. V. 16. № 5. P. 227–231.
- Gegenbaur C. Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. umgearb. Auflage. Mit 319 Holzschnitten. Leipzig, Verl. von Wilhelm Engelmann, 1870. 892 p.
- Geoffroy Saint-Hilaire E. Principes de philosophie zoologique, discutés en Mars 1830, au sein de l'Académie Royale des Sciences. Paris, 1830.
- Goethe J.W. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger, 1790.
- Grehn J.R., Ainsworth R. Orthogenesis and evolution // Syst. Zool. 1985. V. 34. № 2. P. 174–192.
- Hall B.K. Evolutionary Developmental Biology. London, 1998.
- Haszprunar G. The types of homology and their significance for evolutionary biology and phylogenetics // Evol. Biol. 1992. V. 5. P. 13–24.
- Hennig W. Phylogenetic Systematics. Urbana, III., 1966.
- Hillis D.M., Moritz C., Mable B.K. Molecular Systematics. Sunderland, Mass., 1996.
- Homology // Eds G.R. Bock, G. Cardew. London, 1999.
- Jordan A. Observations sur plusieurs plantes nouvelles rares ou critiques de la France. 6 pts. Paris and Leipzig. 1846.
- Jordan A. De l'origine des diverses variétés ou espèces d'arbres fruitiers et autres végétaux généralement cultivés pour les besoins de l'homme. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-lettres et Arts de Lyon 2d ser. 1852. P. 65–161.
- Lotsy J.P. Evolution by means of hybridization. The Hague, 1916. 164 p.
- Mayr E. The Growth of Biological Thought. London, 1982.
- Osborn H.F. The Origin and Evolution of Life. N.Y.: Charles Scribner's Sons, 1917. P. xxi+322.
- Osche G. Rekapitulationentwicklung und ihre Bedeutung für die Phylogenetik – Wann gilt die 'Biogenetische Grundregel'? // Verh. Naturw. Ver. Hamburg (N.F.). 1982. Bd. 25. S. 5–31.
- Owen R. On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton. London, 1848.
- Panchen A.L. Richard Owen and the Concept of Homology // Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology / Ed. B.K. Hall. San Diego, Calif., 1994.
- Patel N.H., Ball E.E., Goodman C.S. Changing role of even-skipped during the evolution of insect pattern formation // Nature. 1992. V. 357. P. 339–342.
- Patterson C. Morphological Characters and Homology // Problems of Phylogenetic Reconstruction / Ed. K.A. Joysey, A.E. Friday. London and New York, 1982. P. 21–74.
- Remane A. Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phelogenetik. Leipzig, Germany, 1952.
- Riedl R. Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution. N.Y., 1978.
- Rupke N.A. Richard Owen: Victorian Naturalist. New Haven, 1994.
- Saccardo P.A. Prevedebilli Funghi Futuri secondo la Legge d'Analogie // Atti d'Inst. Veneto Sci. 1896–1897. Ser. 7. T. 8.
- Saccardo P.A. Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. N.Y.: Johnson Reprint, 1966.
- Schimkewitsch W. Über die Periodizität in dem System der Pantopoda // Zool. Anzeiger. 1906. Bd. 30.
- Schmidt-Ott U. Different ways to make a head // BioEssays. 2001. V. 23. P. 8–11.
- Shubin N., Alberch P. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb // Evol. Biol. 1986. V. 20. P. 319–387.
- Van Valen L. Homology and causes // J. of Morphology. 1982. V. 173. P. 305–312.
- Vries de H. Intracellulare Pangenesis. Iéna, Fischer, 1889.
- Vries de H. Die Mutationenstheorie, Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich. Leipzig, Viet & Co., V. 2. 1901–1903.
- Wagner G.P. The biological homology concept // Annu.

- Rev. Ecol. Syst. 1989. V. 20. P. 51–69.  
Walsh B.D. On certain entomological speculations of the New England school of naturalists // Proc. of the Entomological Society of Philadelphia. 1864.
- V. 3. P. 207–249.  
Zederbauer E. Die parallelen Variationen der gärtnerischen Kulturpflanzen // Festschr. Österr. Gartenbaugesellsch. Wien. 1907.

## **THE CONCEPT OF BIOLOGICAL HOMOLGY: HISTORICAL AND CONTEMPORARY VIEW**

**N.N. Yurchenko, I.K. Zakharov**

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: yurchen@bionet.nsc.ru

### **Summary**

The definitions and content of biological homology concept and the differences reflecting its usage specificity in different biology fields are analyzed, and the evolution of this term over the last two centuries of progress in theoretical biology – from R. Owen [1840] and N. Vavilov [1922] to contemporary scholars – is reviewed.

## ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ МЕХА У АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*MUSTELA VISON SCHREBER, 1777*) В УСЛОВИЯХ ДОМЕСТИКАЦИИ

О.В. Трапезов

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Исходя из сходства в фенотипической изменчивости, обусловленной единством процесса доместики у видов, достаточно далеких по происхождению, можно допускать наличие специфической генной компоненты, подпадающей под давление одного и того же вектора отбора. Становится очевидным, что разные виды и роды не только имеют свою специфику в устройстве генома, но у них имеется и общая генная компонента – «гены доместики», а точнее, «гены стрессоустойчивости», обеспечивающие в условиях доместики толерантность к психоэмоциональному стрессу, терпимость к пребыванию в условиях антропогенной среды промышленных звероферм. Особое место в клеточном пушном звероводстве занимает закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Точно так же, как в селекционной практике растений, используя параллелизм изменчивости, можно прогнозировать экспериментальное получение ранее не существовавших окрасочных форм среди пушных зверей.

Около 15 тысячелетий назад, не зная понятия «эксперимент» и вообще располагая довольно ограниченным запасом слов, человечество приступило к величайшему биологическому опыту – одомашниванию животных и растений (Беляев, Трут, 1982). Считается, что переход от охоты и собирательства к выращиванию животных в неволе и возделыванию растений (их доместики) произошел в мезолите (История ..., 1983; Bar-Yosef, 2002; Гончаров и др., 2007). И хотя сегодня достижения научно-технического прогресса значительно расширили рамки человеческих возможностей, тем не менее, механизмы этого процесса во многом загадочны, до сих пор они бросают вызов научной мысли.

Не до конца выяснены причины еще одного удивительного явления, которое ученые называют *гомологичной изменчивостью*. Суть в том, что в ходе одомашнивания животных изменяются в основном одни и те же признаки, причем изменяются одинаково, хотя сами животные как нельзя более разнятся между собой, принадлежа не только к разным видам (американская норка и серебристо-черная лиса),

но и к разным семействам (собачьи и куньи) и к разным отрядам (хищники, копытные, грызуны, зайцеобразные), даже к разным классам (млекопитающие и птицы).

### Коррелированные ответы на отбор по поведению

Хорошо известно, что ответ на отбор по любому количественному признаку не ограничивается изменением только селектируемого признака. Разнообразные коррелированные ответы являются обычным следствием селекционных экспериментов (Falconer, 1960, 1981; Рокицкий, 1974; Мазер, Джинкс, 1985). В многолетнем эксперименте Д.К. Беляева и Л.Н. Трут по отбору на доместикационное поведение серебристо-черных лисиц была смоделирована эволюционная ситуация, имевшая место в ходе исторического процесса одомашнивания изначально диких животных: возникновение особенностей коммуникативного поведения, повышающего адаптацию к антропогенной среде, и появление морфологических и физиологических изменений, характерных для домашних собак;

замедление темпов развития эмбриональных предшественников меланоцитов или первичных меланобластов, приводящих к депигментации специфических участков кожно-мехового покрова или образованию пегостей, являющихся одним из наиболее характерных морфологических маркеров domestikации (Trut, 1980, 1999; Прасолова, Трут, 1993; Трут, 2007).

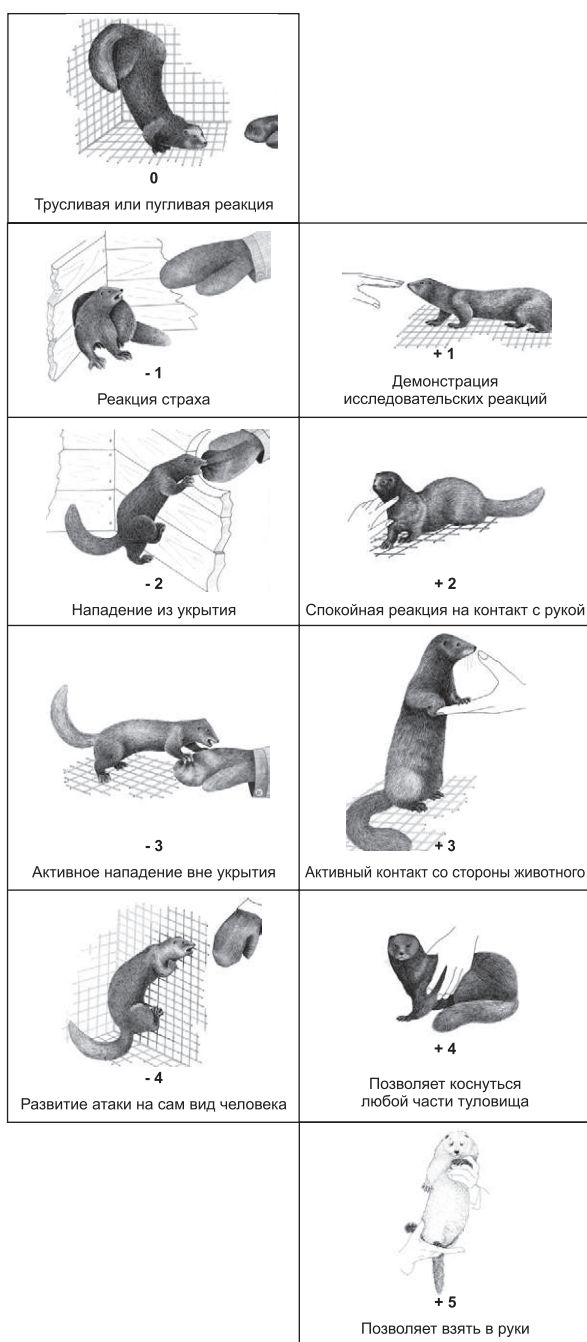
С целью верификации универсальности эффектов дестабилизирующего отбора в свое время начался эксперимент по отбору на domestikационное и агрессивное поведение по отношению к человеку на представителе семейства куньих – американской норке (Трапезов, 1991). Наличие полиморфизма по оборонительной реакции на человека в популяциях норок, разводимых на фермах, является необходимым условием их успешной domestikации (рис. 1). На основе выявленного разнообразия по оборонительной реакции на человека путем разнонаправленного отбора достаточно быстро были созданы две популяции стандартных (+/+) норок с domestikационным и агрессивным поведением (рис. 2, 3).

Первым ответом отбора американской норки на domestikационное поведение, как и в аналогичном domestikационном эксперименте с лисицами, стало изменение однородности исходной стандартной окраски мехового покрова в виде появления *de novo* качественного признака – обширной белой пятнистости или пегостей (рис. 4). Именно такие качественные вариации признаков Н.И. Вавилов считал наиболее показательными при рассмотрении параллелизма в наследственной изменчивости (Вавилов, 1967а, С. 37, 38).

Кроме проявления окрасочного новшества – пегостей, наблюдается удивительный параллелизм, или гомологичность, с другими ранее одомашненными видами – кроликами, сиамскими кошками, морскими свинками и в проявлении также *de novo* такого качественного признака, как частичный альбинизм, или окраска гималайского типа (рис. 5) (Трапезов, 1997; Трапезов, 2007).

Первые случаи *de novo* возникновения окраски гималайского типа, обусловленной действием гена  $C^h$ , были зафиксированы в 1850 г. в Англии у кроликов. Эту породу стали называть *гималайский черный*, во Франции –

*малый русский*, в Германии – *русский горностаевый кролик*. Ранее русские горностаевые были известны под самыми разнообразными названиями: антверпенский, африканский, белый китайский, виндзорский, египетский, московский, польский, русский, сибирский. Ч. Дарвин



**Рис. 1.** Полиморфизм по оборонительной реакции на человека в популяциях норок, разводимых на фермах.

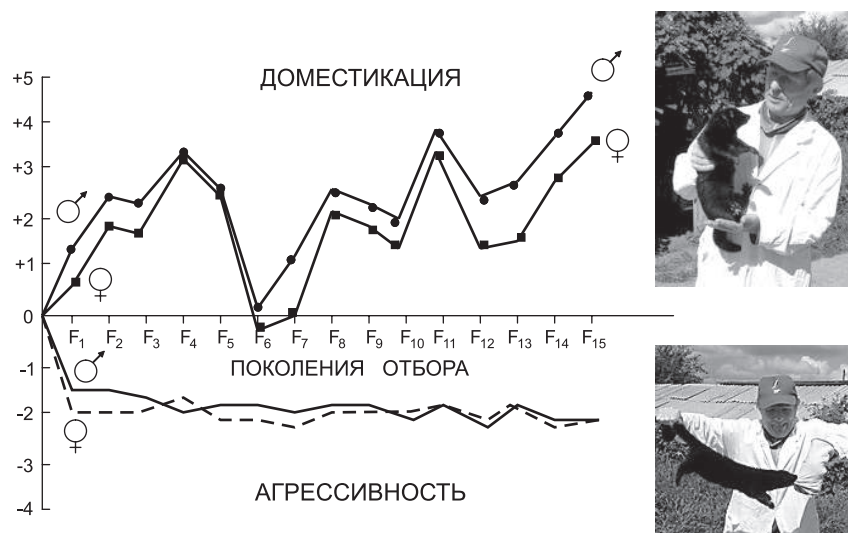


Рис. 2. Ход отбора норок на доместиационное и агрессивное поведение.

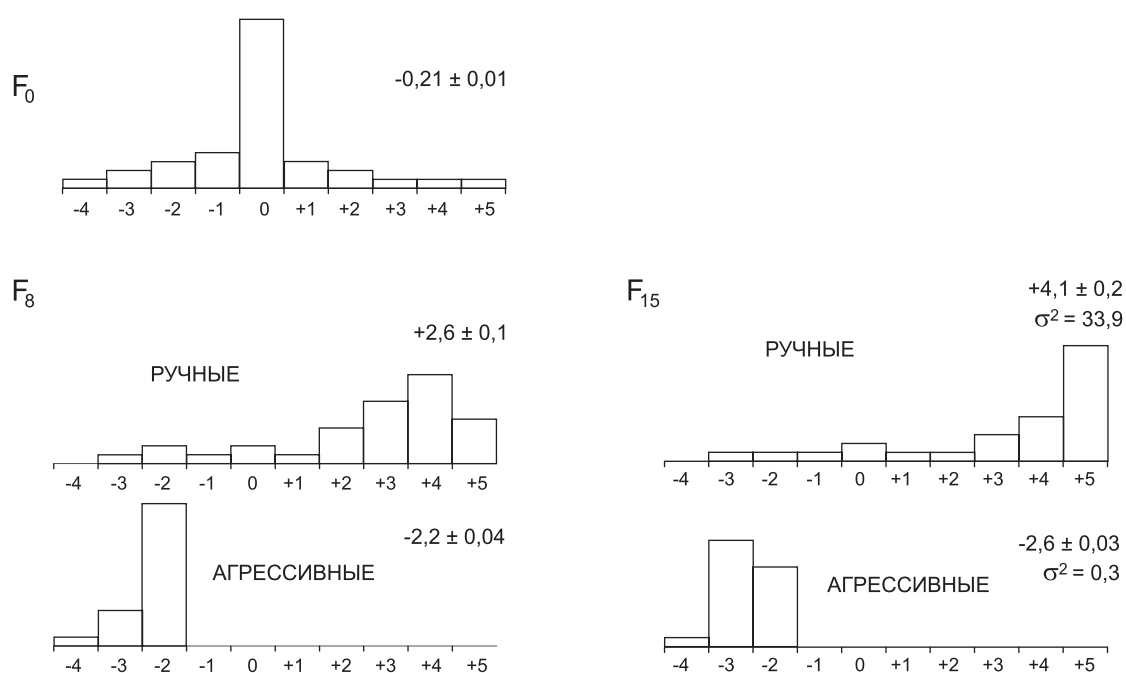


Рис. 3. Распределение поколений селекции на агрессивное и доместиационное поведение по отношению к человеку.

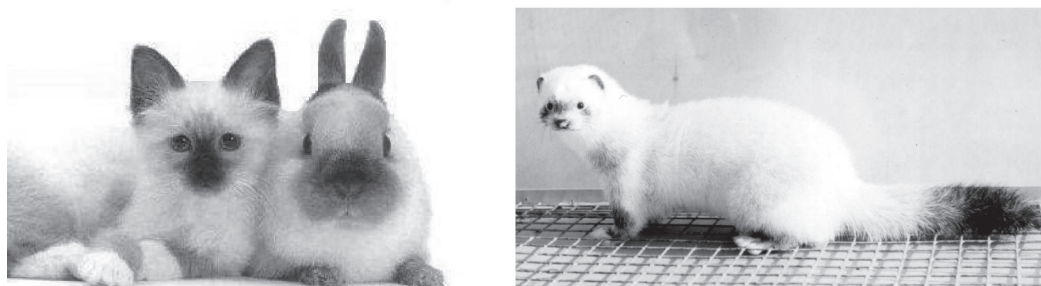
родиной горностаевых кроликов считал Англию (Darwin, 1868). Поскольку первые горностаевые должны были происходить от животных серой окраски, то данные Ч. Дарвина заставляют предположить, что речь шла при этом о диких кроликах, находившихся в течение долгого времени в неволе (Нигматуллин, 2006, 2007). Классическим

примером подобной гомологичной изменчивости в пигментации стала в свое время работа Дж.Б. Холдейна (Haldane, 1927), в которой он показал, как гомология этого типа охватывает не только семейства и отряды, но и классы.

Рис. 6 дает схематическое представление о действии молекулярного механизма развития



**Рис. 4.** Появление пегостей в ходе селекции норок на доместикационное поведение, гомологичное такому же эффекту в других им неродственных, но исторически ранее одомашненных группах животных.



**Рис. 5.** Гомологичное проявление частичного альбинизма, или окраски гималайского типа, в ходе экспериментальной доместикации норок и у исторически ранее одомашненных видов животных.

окраски кожи и волос животных, обусловленной меланином. Этот пигмент локализован у позвоночных в эпителиальных меланоцитах и дендритных меланобластах. Цепь биохимических превращений от фенилаланина к меланину (9 звеньев), механизм транспорта пигмента, а также места и способы его локализации практически идентичны не только у позвоночных, но и у всех организмов на Земле: 1) фенилаланин → 2) тирозин → 3) дофа (3,4-дигидроксифенилаланин) → 4) дофахинон → 5) лейкодофахром → 6) дофахром → 7) 5,6-диоксииндол → 8) индол-5,6-хинон → 9) меланин.

Каждый из этих переходов катализируется ферментом 1–2–фенилаланин-4-гидроксилазой, 2–3–о-дифенилоксилазой, 3–4–дофаоксидазой и т. д. Лишь полимеризация индолхинона приводит к возникновению меланина в двух формах – эу- и феомеланина. Естественно, обрыв цепи в любом месте приводит к полной или частичной депигментации. Наиболее изучены

мутации тирозиназы, катализирующей переход 2–3 (локус С).

Здесь нужно говорить о гомологии подобных метаболических путей, кодируемых совместным и последовательным действием многих генов. Именно гомологией метаболических путей от фенилаланина к меланину обусловлен частичный или полный альбинизм, сезонная окраска меха зайца-беляка, горностая, пера куропатки. С точки зрения генетики это обычные фены – видимые проявления наследственных изменений того или иного метаболического пути, и возникают они независимо у разных видов.

И, видимо, не случайно в другой замечательной работе Н.И. Вавилов, говоря о параллелизме наследственной изменчивости, подчеркивает: «... качественные признаки являются наиболее показательными» (Вавилов, 1967б, С. 41). По существу, Вавиловым был сформулирован новый методологический принцип исследо-

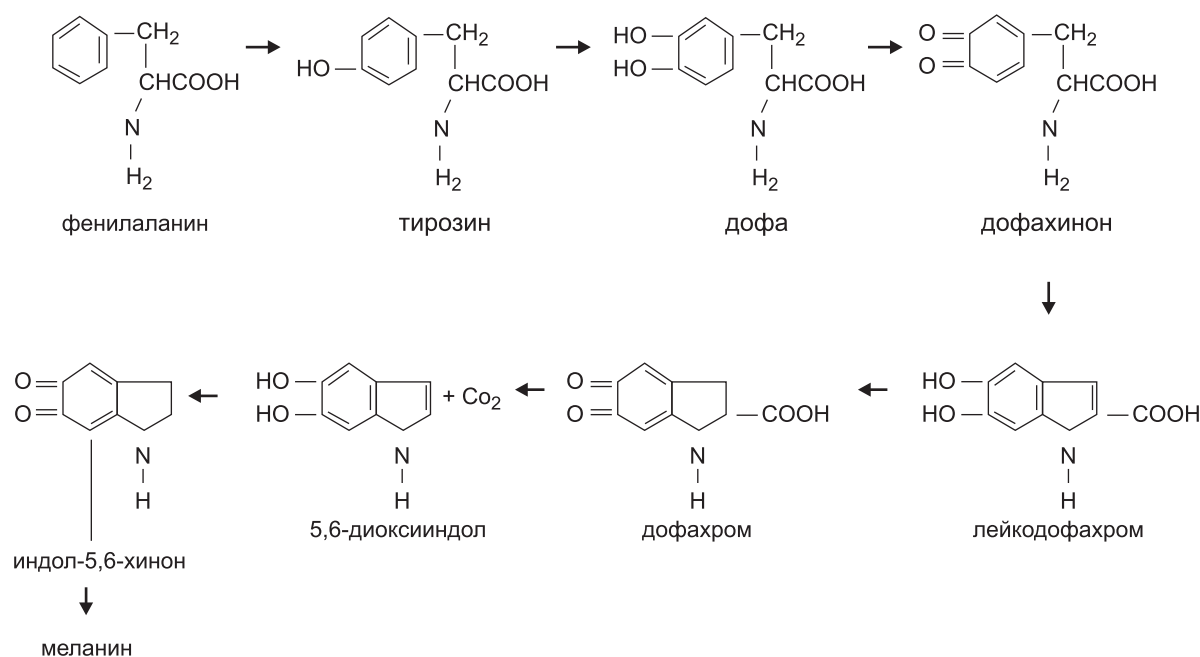


Рис. 6. Развитие окраски кожи и волос животных, обусловленной меланином.

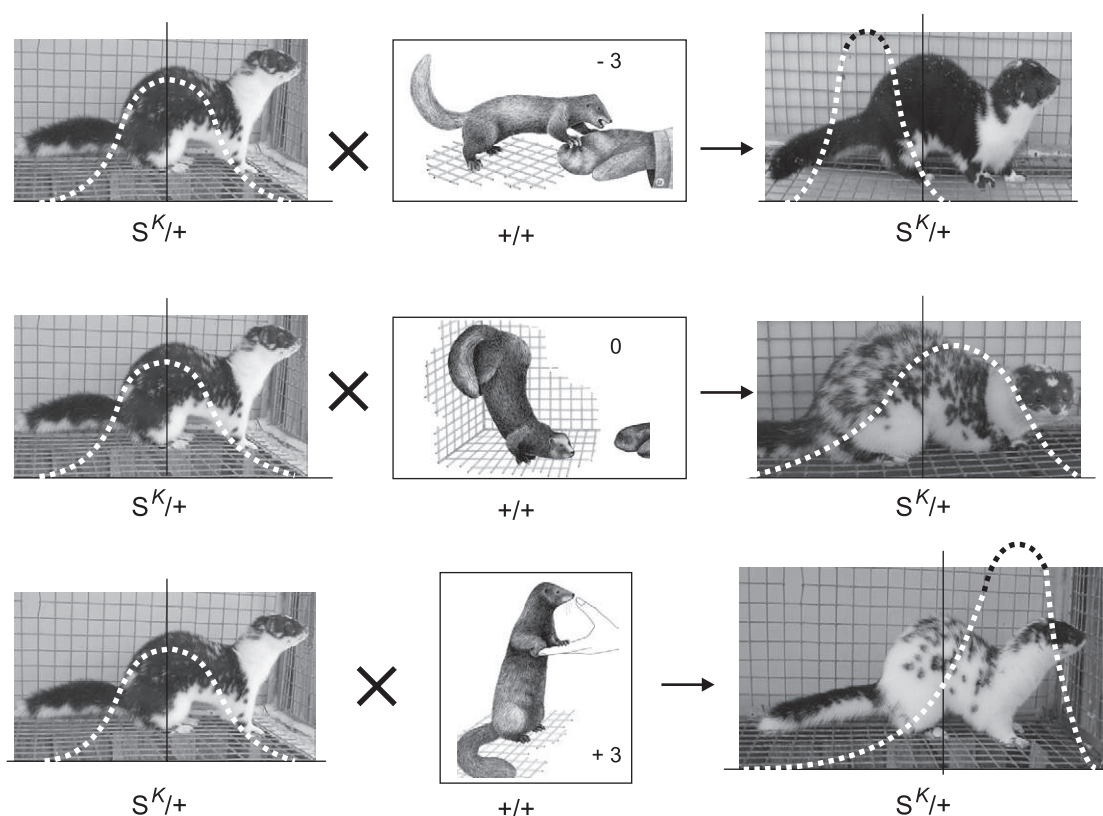
ваний в биологии – трактовка изменчивости в признаках-маркерах генотипа. Несомненно, Н.И. Вавилов видел и трудности в применении концепции гомологической изменчивости: «Одинаковые изменения фенотипического порядка могут быть вызваны и разными генами ...» (Вавилов, 1967а, С. 50; 1977). Такие примеры хорошо известны специалистам, работающим в области цветного клеточного пушного звероводства. Например, фенотипически сходная коричневая окраска меха у американской норки может быть обусловлена аллелями совершенно разных локусов: пастель (*b/b*), шведское паломино (*t<sup>p</sup>/t<sup>p</sup>*), янтарная (*r/r*), кофейная (*j/j*), мойл (*m/m*) (Ильина, Кузнецов, 1983; Nes *et al.*, 1988). То есть совершенно разные по своей молекулярной природе мутационные события могут дать одно и то же морфологическое или физиологическое изменение.

Д.К. Беляев в свою очередь гомологичный характер возникающей изменчивости при одомашнивании разных видов животных объяснял воздействием на них одного и того же вектора отбора на доместикационное поведение (Беляев, 1970, 1972, 1974, 1979, 1981, 1983; Беляев, Трут, 1982, 1983; Belyaev, 1969, 1979; Belyaev, Trut, 1982).

#### Регуляторные эффекты поведения на фенотипическое проявление мутации *S<sup>K/+</sup>* и возможность создания новых окрасочных форм у американской норки

Подобные эффекты соответствуют определению, которое дал в свое время специалист в области математической кибернетики А.А. Ляпунов: «Один и тот же объект может оказаться носителем то той, то другой информации. В зависимости от того, в какую систему поступает тот же самый сигнал, он может иметь то один, то совсем другой смысл» (Ляпунов, 1980, С. 321) (рис. 7).

Исходя из сходства в фенотипической изменчивости, обусловленной единством процесса доместикации у видов, достаточно далеких по происхождению, можно подразумевать наличие специфической генной компоненты, подпадающей под давление одного и того же вектора отбора (рис. 8). Можно говорить наряду со спецификой видов и родов о наличии у них общей генной компоненты – «генов доместикации», а точнее, «генов стрессоустойчивости», обеспечивающих в условиях доместикации толерантность к психоэмоциональному стрессу, терпимость к пребыванию в условиях антропогенной среды промышленных звероферм.



**Рис. 7.** Регуляторные эффекты поведения на экспрессивность и специфичность фенотипического проявления гена  $S^{K/+}$  (пунктирной линией показана кривая распределения фенотипов).



**Рис. 8.** В ходе экспериментальной domestikации у норок появляются похожие (гомологичные) рисунки пятнистости, как и у видов, одомашненных в исторически более ранние сроки.

В самой формулировке закона гомологических рядов заложена его предсказательная сила, позволяющая выявлять определенные типы и варианты изменчивости у тех видов, у которых они еще не выявлены.

Если можно говорить о наличии у родственных видов и родов сходных серий гомологичных генов, контролирующих сходные многоэтапные процессы формирования признаков определенного типа, то возможно ли построение селекционной программы, основанной на использовании олигогенов, производящих изменение фенотипа в направлении, перспективном для селекции пушных зверей? В нашем случае успех такой селекции будет связан с подбором необходимой генотипической среды, созданной генами поведения, обуславливающими создание желательного проявления паттерна окраски меха.

### Сходство структур, признаков

Сходство путей эволюции в системах разной природы продемонстрировала синергетика – наука, занимающаяся изучением процессов самоорганизации, возникновения, поддержания устойчивости и распада структур самой различной природы (Данилов, Кадомцев, 1983). На основании синергетического подхода предпринимались попытки распространить положения закона гомологических рядов изменчивости, установленного французским исследователем Ш.Ф. Жераром для органических веществ и Н.И. Вавиловым для растительного и животного мира. Понятие «гомологические ряды» появилось в начале XIX в., когда Ш.Ф. Жерар сформулировал положение о том, что эволюция органических веществ идет в виде неких рядов путем либо усложнения радикалов, либо возникновения новых функциональных групп и увеличения их числа в молекуле. *Гомологические ряды* – это множество близких в генетическом отношении структур, построенных так, что каждая из них отличается от соседних на постоянную величину. В свою очередь закономерные изменения структуры и свойств веществ как внутри ряда, так и между рядами позволяли ввести понятия параллелизма в их изменчивости. В дальнейшем оказалось, что упомянутый принцип можно распространить на разные объекты, на развитие разных систем (Корольков, 1997).

### Химические элементы

Яркий пример систематики подобного рода – периодический закон химических элементов, установленный Д.И. Менделеевым в 1869 г. В двумерной таблице химические элементы группируются по критерию сходства их свойств в вертикальных и горизонтальных рядах. В вертикальных рядах элементы отличаются количеством электронных оболочек, в горизонтальных – каждый химический элемент отличается от соседних справа и слева на один электрон в оболочке атома. Эта закономерность позволила в дальнейшем предсказать, а затем и найти недостающие в таблице элементы (Молчанов, 1997). Менделеев разными путями искал «естественные группы» элементов и их соединений. Говоря языком биологии, он искал типологическое сходство, или сродство. В то же время Менделеев анализировал и эволюцию элементов, т. е. он описывал всевозможные плавные ряды изменений свойств элементов и их соединений (Кедров, 1970; Дмитриев, 2001).

### Химические соединения

Переход от химических элементов к их соединениям расширяет возможности классификации изменчивости в терминах гомологических рядов. Так, применительно к органическим соединениям на основе углеводородов выделяется система гомологических рядов с метиленовой группой  $\text{CH}_2$  в качестве гомологической разности: предельные углеводороды (алканы), непредельные углеводороды (алкены).

Для большинства веществ, входящих в гомологические ряды, характерно монотонное изменение физических и химических свойств по мере нарастания номера члена ряда. Постепенность их эволюции позволяет прогнозировать свойства неизвестных веществ. Для параллельных гомологических рядов можно выделить похожие члены, близкие по структуре и свойствам.

### Биологические системы

В биологии наличие и значение параллелизма в развитии близких видов и родов растений и животных отмечал еще Ч. Дарвин (1952, С. 192). В свою очередь американский палеон-

толог и эволюционист Э. Коп увидел аналогию между параллельными рядами животных и уже известными тогда в химии «гомологическими рядами» спиртов, эфиров, меркаптонов и т. п. (табл. 1) (Медников, 1989).

Почему Н.И. Вавилов предпочитал говорить о гомологических рядах, а не просто о гомологии? И почему в конце своей статьи он подчеркивает параллели с органической химией – гомологическими рядами углеводов и их производных? Об этом он сам указывает, говоря о себе в третьем лице в статье для Большой Советской Энциклопедии: «Ряды форм в пределах видов у растений и животных напоминают гомологические ряды углеводов в органической химии, откуда, по предложению Н.И. Вавилова, было перенесено в биологию и само название гомологические ряды» (БСЭ, 1930). Таким образом, этот омонимический термин был взят Вавиловым не из сравнительной анатомии, а у его предшественников – Ч. Дарвина и Э. Коп. Н.И. Вавилов, опираясь на материал по изменчивости диких и культурных растений, использовал в 1920 г. этот термин, когда «... заметил удивительную повторяемость или периодичность признаков в различных группах или рядах растительного мира, которая давала возможность предсказывать существование неизвестных еще форм наподобие того, как периодическая система Менделеева давала возможность предсказывать существование неизвестных элементов» (Центр. гос. архив нар. хоз-ва СССР).

О сложности линнеевских видов писали и до Н.И. Вавилова. Новизна же его трактовки заключалась в том, что он подметил «сходственность формообразовательного процесса»

у близких видов, родов и даже семейств, обнаружил гомологические ряды форм в пределах изучаемых таксонов. Наследственно детерминируемая изменчивость фенотипов, согласно Н.И. Вавилову, оказалась канализированной. Ведь, как указывал сам Н.И. Вавилов, гомологические ряды форм устанавливались им по фенетическим признакам, которые могли определяться разными генами.

После работ Вавилова изменчивость перестала представляться безграничной. Само явление гомологической изменчивости свидетельствовало об ограничении формообразования в эволюции и селекции. Хотя главной причиной этих явлений признавалось генетическое единство эволюционного процесса, однако, как отмечал сам Н.И. Вавилов, «... правильнее было бы говорить о гомологичных признаках, с которыми мы имеем дело, а не о генах, о которых мы знаем очень мало» (Вавилов, 1935, С. 74). Он отмечал, что в случаях параллелизма «отдельных семейств, классов, конечно, не может быть и речи о тождественных генах даже для сходных внешне признаков» (Там же, С. 74).

В последующем отставание теоретической разработки феномена гомологической изменчивости привело к тому, что в литературе появились попытки применить его в антидарвиновских гипотезах и построениях (Любищев, 1966, 1973, 1982). Зоолог и географ Л.С. Берг, усмотрев в эволюции не отбор, а закономерности, предложил специальный термин – *номогенез* – и выпустил книгу под названием «Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей», в которой писал: «... своими наблюдениями и опытами Вавилов проводит идею номогенеза более успешно, чем это делаю я в настоящей

Таблица 1

Гомологические ряды органических соединений

| Углеводороды                                              | Спирты                                                           | Амины                                                                           | Кислоты                                             |
|-----------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|
| CH <sub>4</sub><br>метан                                  | CH <sub>3</sub> OH<br>метилловый                                 | CH <sub>3</sub> NH <sub>2</sub><br>метиламин                                    | HCOOH<br>муравьиная                                 |
| CH <sub>3</sub> CH <sub>3</sub><br>этан                   | CH <sub>3</sub> CH <sub>2</sub> OH<br>этиловый                   | CH <sub>3</sub> CH <sub>2</sub> NH <sub>2</sub><br>этиламин                     | CH <sub>3</sub> COOH<br>уксусная                    |
| CH <sub>3</sub> CH <sub>2</sub> CH <sub>3</sub><br>пропан | CH <sub>3</sub> CH <sub>2</sub> CH <sub>2</sub> OH<br>пропиловый | CH <sub>3</sub> CH <sub>2</sub> CH <sub>2</sub> NH <sub>2</sub><br>1-пропиламин | CH <sub>3</sub> CH <sub>2</sub> COOH<br>пропионовая |

работе» (Берг, 1977, С. 224). Начиная с работы Л.С. Берга предпринимаются попытки истолковать эти феномены с позиций гомологических рядов без анализа их адаптивной ценности. Вряд ли это верно: любое проявление гомологичной изменчивости так или иначе проходит оценку на адаптивность (Медников, 1981).

Здесь нужно обратить серьезное внимание на то, что сам Н.И. Вавилов четко указывал, что закон гомологических рядов «не противоречит дарвинизму, наоборот, даже развивает его» (Вавилов, 1932, С. 519). Он же высказал предположение, что генетический полиморфизм может быть унаследован при переходе от вида к виду и, таким образом, проявиться в гомологической изменчивости. Гомологичные ряды, кроме того, могут возникать заново – и Н.И. Вавилов ссылается на опыты А.Н. Луткова, получившего безлигульные рентгеномутанты ячменя. Разгадка тайны гомологической изменчивости скрывалась в расшифровке передачи генетической информации от гена к признаку. Он указывал по этому поводу, что гомология, истинная на уровне фенотипа, на уровне гено-типа может оказаться ложной: «Одинаковые изменения фенотипического порядка могут быть вызваны и разными генами» (Вавилов, 1967а, б, С. 48). Особенно четко эта точка зрения Н.И. Вавилова выражена в его письме к Г.С. Зайцеву, опубликованном в 1977 г. в журнале «Природа»: «... признаки морфологические равно как физиологические могут и при внешней однородности быть разнородны генетически ... “Признак” есть условная ступень в анализе формы» (Там же, С. 105). Эти цитаты свидетельствуют о том, что Вавилов несравненно глубже понимал природу гомологической изменчивости, чем его комментаторы, приходившие к антидарвиновским выводам. Ведь конвергенция и мимикрия со времен Дарвина считались одним из сильнейших доказательств теории естественного отбора.

### О канализированности изменчивости

Во времена Ч. Дарвина изменчивость организмов считалась неограниченной и беспорядочной. Эта позиция Дарвина о непрерывности и неограниченности изменчивости, о том, что природа не делает скачков, выражена в

«Происхождении видов» следующей фразой: «... новые органы как бы созданы для некоторой специальной цели, редко или даже никогда не возникают у одного какого-нибудь существа; это выражено в старинном, хотя, может быть, и несколько преувеличенном естественноисторическом изречении: “Natura non facit saltum”» (Дарвин, 1991, С. 164).

Первым подчинил эту кажущуюся неупорядоченность строгим математическим законам Иоганн Грегор Мендель. В его опытах число форм, число изменений при скрещивании или комбинаций признаков ограничивалось рамками расщепления. Голландский генетик-селекционер Ян Лотси в свою очередь, опираясь на менделеевские закономерности, в своей книге «Эволюция путем гибридизации» утверждал, что гены столь же постоянны, как и химические элементы, и потому могут давать в селекционной работе не бесконечные и ничем не ограниченные сочетания, а лишь новые сочетания, жестко ограниченные комбинаторикой, и в этом процессе селекционеру отводится всего лишь роль браковщиков неудачных комбинаций (Лотси, 1914; Lotsy, 1916). В этих взглядах Лотси отдавал дань уважения немецкому философу-идеалисту и математику Готфриду Вильгельму Лейбницу, предвосхитившему в своём главном произведении «Об искусстве комбинаторики» (1666 г.) принципы современной математической логики. В последующем в этом хорошо убеждались специалисты в области цветного норководства: хотя на основе существующих мутаций окраски у этих зверей за счет комбинативной изменчивости и удалось получить свыше сотни окрасочных форм меха, число вероятных раскрасок волосяного покрова не стало бесконечным, оно ограничивалось правилами Менделя.

Далее в своих опытах датский генетик Вильгельм Людвиг Иогансен, экспериментируя на генетически однородном материале – *чистых линиях*, пришел к выводу: «... подбор только отбирает представителей уже существующих типов; эти типы отнюдь не создаются подбором постепенно – они лишь отыскиваются и изолируются» (Иогансен, 1933). К 1903 г. Иогансен окончательно убеждается в том, что отбор будет эффективен в популяции до тех пор, пока не исчерпана генетическая изменчивость или, как

еще говорят, наследственная гетерогенность. И хотя такие гомозиготные группы особей в природе обычно не встречаются, веру Иогансена в могущество отбора эти эксперименты подрывали.

На работу Н.И. Вавилова не мог не обратить пристальное внимание серьезно работавший по проблеме изменчивости основатель первой в России кафедры генетики и селекции С.-Петербургского университета Юрий Александрович Филипченко. И в 1924 г. выходит его статья «О параллелизме в живой природе», посвященная анализу закона Вавилова. Ведь в своем законе Н.И. Вавилов обратил внимание на существование определенной направленности в изменчивости организмов, впервые высказал мысль о возможности предсказания направления изменчивости у еще не изученных форм на основе анализа рядов изменчивости у родственных организмов. Н.И. Вавилов искал регулярность в изменчивости родственных таксонов, надеясь открыть что-то вроде периодического закона для всего разнообразия живых форм. Правильность, почти тождественность, рядов изменчивости наиболее изученных видов позволяла предсказывать существование схожих форм и свойств у любых близких биологических сообществ и облегчала поиск недостающих звеньев эволюции. То есть границы возможной изменчивости вида задаются, во-первых, уже существующим набором генов, а точнее, их функций и, во-вторых, требованием согласованности отдельных частей программы развития в ходе онтогенеза. Кроме гомологических рядов Вавилова эти ограничения в последующем были сформулированы и в концепции канализированности изменчивости, разработанной И.И. Шмальгаузом (1938 г.). Но здесь нам следует особо подчеркнуть, что это свойство изменчивости не абсолютизируется и не ставится на место отбора, — оно всего лишь задает границы возможного материала для отбора: «... так же, как Осборн, О. Абель и А.Н. Северцов, мы должны четко определять конвергенцию как сходство, приобретенное независимо друг от друга далекими формами, и параллелизм как сходство, приобретенное друг от друга родственными организмами» (Шмальгаузен, 1983, С. 143). И далее: «Во многих случаях сходство определяется приспособлением к сходным условиям существования, т. е. когда

эволюция разных таксономических форм получает определенное направление соответственно требованиям внешней среды. С другой стороны, однако, выбор известной среды определяется самим организмом. Кроме того, не следует переоценивать указанного влияния среды, так как конвергентное сходство все же никогда не бывает особенно глубоким. Вся организация в целом никогда не конвергирует. Схождение признаков касается в основном лишь тех органов, которые непосредственно связаны со сходными факторами внешней среды, т. е. лишь части эктосоматических органов. Во всей остальной организации обычно остаются изначальные ее различия, но они могут еще усиливаться благодаря продолжающейся в общем дивергентной эволюции. Во всяком случае, никогда не может быть и речи о конвергентном развитии всей организации двух разных видов животных, и поэтому сходство, достигаемое в результате этой конвергенции, никогда не может быть таким глубоким, как сходство близкородственных организмов» (Шмальгаузен, 1983, С. 147).

Гомологическая изменчивость является важным продуктом эволюции. Обеспечивая виду широкую амплитуду приспособительных изменений, гомологическая изменчивость дает возможность гибкого и быстрого приспособления к меняющейся среде. Необходимость такого «резерва изменчивости» важна потому, что быстрое и глубокое изменение генотипа на конкретный канал отбора всегда требует значительного времени, в течение которого механизм отбора вырабатывал бы новые, приспособленные к конкретному каналу отбора формы. То есть на первый взгляд получается, что для отбора нужных форм особых усилий селекционера не требуется, — ожидаемое появление их можно «подсмотреть» у других, даже генетически не родственных видов.

Новизна вавиловской трактовки заключалась в том, что он подметил «сходственность формообразовательного процесса» у близких видов, родов и даже семейств.

Особое место закон гомологических рядов в наследственной изменчивости занимает в клеточном пушном звероводстве. Точно так же, как в селекционной практике растений, используя параллелизм изменчивости, можно прогнозировать экспериментальное получение

ранее не существовавших окрасочных форм среди пушных зверей (рис. 8).

Почему же при всей стохастичности мутационного процесса фенотипические признаки, слагающие гомологические ряды Вавилова, изменяются определенными путями?

Проблема гомологии имеет общебиологическое значение, так как решает вопрос, происходят ли сходные гены разных видов от одного и того же «гена-предшественника», или они возникли независимо, в ответ на одинаковые требования среды (подобно конвергенции признаков).

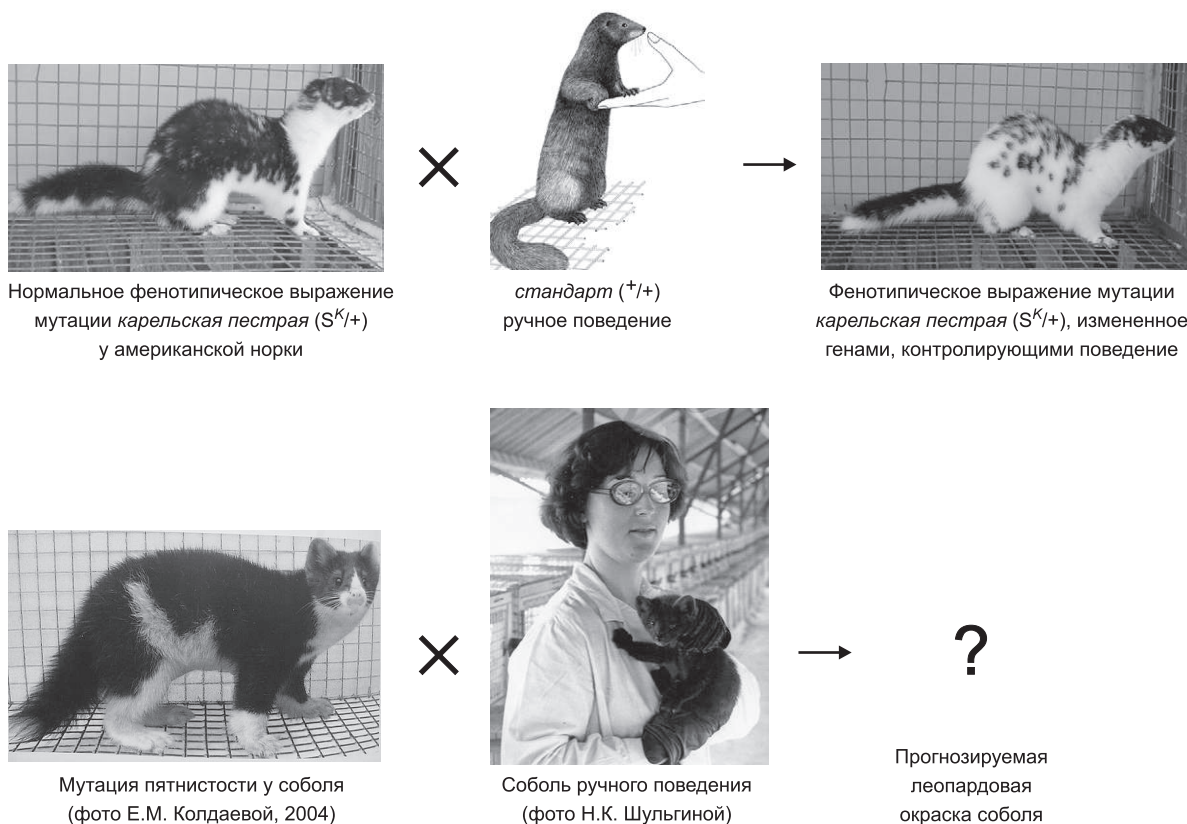
Размышляя о гомологической изменчивости в окраске мехового покрова у пушных зверей клеточного разведения, следует подчеркнуть, что внешнее сходство в эффектах окраски у совершенно отдаленных в таксономическом отношении видов, вовлеченных в процесс domestikации, не дает нам оснований судить о сходстве генотипического порядка. Но, исходя из поразительного сходства в фенотипиче-

ской изменчивости, обусловленной единством процесса domestikации у видов достаточно далеких по происхождению, можно допускать наличие специфической генной компоненты, втягиваемой в один и тот же канал отбора, когда границы возможной изменчивости задаются конкретным набором генов, под действием которых гормональные и нейрехимические регуляторные механизмы реорганизуются в одном направлении.

### Вместо заключения

#### Вавиловские гомологические ряды и возможность создания новых гомологичных окрасочных форм у соболей (*Martes zibellina*, Linnaeus, 1785) клеточного разведения

Можно допустить, что у родственных видов и родов существуют не только гомологичные серии генов, мутации по которым обуславливают



**Рис. 9.** Принципиальная гомологическая схема создания соболя пятнистой окраски по аналогии с американской норкой.

параллелизм в изменчивости, но и сходным образом действующие системы генов-регуляторов. Такими регуляторами, как показано на американской норке (рис. 7), являются гены, контролирующие поведение. Введение их в селекционные программы способно не только направлять, но и ускорять темпы формообразования.

Для создания по аналогии с американской норкой (на основе мутации окраски *карельская пестряя*) принципиально новой окраски у соболей необходимо иметь отселекционированную на ручное поведение линию соболей, а также исходный мутантный материал (рис. 9).

### Литература

- Беляев Д.К. Биологические аспекты domestikации животных // Генетика и селекция новых пород сельскохозяйственных животных. Матер. Всесоюз. совещания 24–26 окт. 1968 г., Алма-Ата. Алма-Ата: Наука, 1970. С. 30–44.
- Беляев Д.К. Генетические аспекты domestikации животных. Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39–45.
- Беляев Д.К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора. История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. С. 76.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при domestikации // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор domestikации. Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981. С. 53–66.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы) / Ред. С.Р. Микилинский, Ю.И. Полянский. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 266–277.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. От естественного отбора к искусственному: чудеса селекции // Наука в СССР. 1982. № 5. С. 24–29, 60–64.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Реорганизация сезонного ритма размножения у серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* Desm.) в процессе отбора на способность к domestikации // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 42. № 6. С. 739–752.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922–1930. Л., 1977. 387 с.
- Большая Советская Энциклопедия. М., 1930. Т. 17. Стб. 586–587.
- Вавилов Н.И. Роль Дарвина в развитии биологических наук // Природа. 1932. № 6/7. С. 511–526.
- Вавилов Н.И. Предисловие в кн.: Мендель И.Г. Опыты над растительными гибридами. М.; Л.: ОГИЗ Сельхозгиз, 1935.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избр. произведения: В 2 т. Л.: Наука, 1967а. Т. 1. С. 7–61.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. Избр. произведения: В 2 т. Л.: Наука, 1967б. Т. 2. С. 7–259.
- Вавилов Н.И. Письма Г.С. Зайцеву // Природа. 1977. № 4. С. 102–115.
- Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 2. С. 126–148.
- Данилов Ю.А., Кадомцев Б.Б. Что такое синергетика? // Нелинейные волны. Самоорганизация. М.: Наука, 1983.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.: Сельхозгиз, 1952. 483 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. Пер. с шестого издания (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Наука. С.-Петербургское отд-ние, 1991. 539 с.
- Дмитриев И.С. Научное открытие *in statu nascendi*: периодический закон Д.И. Менделеева // Вопросы истории естествознания и техники. 2001. № 1. С. 31–82.
- История древнего Востока. Зарождение древнейших классовых обществ и первые очаги рабовладельческой цивилизации. Ч. 1. Месопотамия. М.: Наука, 1983. 534 с.
- Иогансен В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. М., 1933.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 279 с.
- Кедров Б.М. Микроанатомия великого открытия. М.: Наука, 1970.
- Колдаева Е.М. Генетика и селекция. М.: ФГУП Изд-во «Известия», 2004. 296 с.
- Корольков Б.П. Ряды в эволюции структуры // Вестник РАН. 1997. Т. 67. № 10. С. 927–935.
- Лотси Я. Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности и эволюции при постоянстве вида // Новые идеи в биологии. СПб, 1914. Вып. 4. 119 с.
- Любищев А.А. Систематика и эволюция // Тр. Всесоюз. совещ. по внутривидовой изменчивости наземных позвоночных и микроэволюции. Свердловск, 1966. С. 45–47.
- Любищев А.А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т. 3. С. 31–56.
- Любищев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982.
- Ляпунов А.А. О соотношении понятий материя, энергия и информация. Проблемы теоретической

- и прикладной кибернетики. М.: Наука, 1980. С. 320–323.
- Мазер К., Джинкс Д. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.
- Медников Б.М. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л.: 1981. С. 127–135.
- Медников Б.М. Еще раз о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости // Природа. 1989. № 7. С. 27–35.
- Молчанов Е.М. В поиске «островов стабильности» // Наука в России. 1997. № 3. С. 13–19.
- Нигматуллин Р.М. О происхождении кроликов породы русский горностаевый // Кролиководство и звероводство. 2006. № 3. С. 20–21.
- Нигматуллин Р.М. Происхождение и генетическая классификация пород кроликов // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 221–227.
- Прасолова Л.А., Трут Л.Н. Эффект гена «Star» на скорость миграции меланобластов у эмбрионов серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) // Докл. РАН. 1993. Т. 329. С. 787–789.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Высш. шк., 1974. 448 с.
- Трапезов О.В. Формообразовательные последствия отбора по поведению американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1991. 147 с.
- Трапезов О.В. Об одомашнивании пушных зверей (к 140-летию выхода в России труда Ч. Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения») // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 45–61.
- Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.
- Центр. гос. архив нар. хоз-ва СССР. Ф. 478. Оп. 22. Ед. хр. 9. Л. 134. [«Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» вышел в свет отдельным оттиском в том же 1920 г., в 1921 г. был опубликован в журнале «Сельское и лесное хозяйство» в 1922 г. переведен на английский язык и издан в типографии Кембриджского университета].
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. труды. М.: Наука, 1983. 330 с.
- Bar-Yosef O. Natufian: a complex society of foragers // Beyond Foraging and Collecting: Evolutionary Change in Hunter-Gathering Settlement Systems. N.Y.: Kluwer Acad. and Plenum Publ. 2002. P. 91–149.
- Belyaev D.K. Domestication of animals // Sci. J. (UK). 1969. № 5. P. 47–52.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Heredity. 1979. V. 70. P. 301–308.
- Belyaev D.K., Trut L.N. Accelerating evolution // Science in the USSR. 1982. № 5. P. 24–64.
- Darwin Ch. The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols, London: Murray, 1868, republished in 1875.
- Falconer D.S. Introduction to Quantitative Genetics. London: Oliver and Boyd, 1960.
- Falconer D.S. Introduction to Quantitative Genetics. London: Longman, 1981. 365 p.
- Haldane D.B. The comparative genetics of colour in rodents and carnivore // Biol. Rev. 1927. V. 11. P. 199.
- Lotsy J.P. Evolution by Means of Hybridization. The Hague: M. Nijhoff, 1916.
- Nes N., Einarsson E., Lohi O., Jarosz S., Sheelje R. Beautiful Fur Animals and their colour genetics. Glostrup, Denmark: Published by Scientifur. 1988. 271 p.
- Trapezov O.V. Black Crystal: A novel coat color mutant in the American mink // J. Hered. 1997. V. 88. № 2. P. 164–166.
- Trut L.N. The genetics and phenogenetics of domestic behavior // Problems in General Genetics. Proc. of the XIV Intern. Congr. of Genetics / Ed. D.K. Belyev. V. II. Book two. 1980. P. 123–137.
- Trut L.N. Early canid domestication: The farm-fox experiment // Amer. Sci. 1999. V. 87. P. 160–169.
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. Genet. 1922. V. XII. P. 47–89.

**HOMOLOGOUS SERIES OF FUR COLOR VARIABILITY  
IN AMERICAN MINK (MUSTELA VISON SCHREBER, 1777)  
DETECTED UNDER DOMESTICATION**

**O.V. Trapezov**

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

**Summary**

According to phenotypic variability detected in the course of different species domestication it is possible to admit that there is a specific gene component which can fall under the influence of the same channel of selection. Along with species and genus specificity, we can postulate that there is a common gene component which provides under anthropogenic environment the tolerance to psychoemotional stress. The law of homologous series plays an important part in fur animals breeding. Using parallel variability it is possible to prognosticate the appearance *de novo* of unknown fur color forms in fur bearing animals.

## ЦЕНТРЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Н.П. Гончаров

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: gonch@bionet.nsc.ru

До настоящего времени гипотеза Н.И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений и географическом распределении их генов – путеводная звезда «охотников за растениями». Первые экспедиции Н.И. Вавилова и его сотрудников были предприняты не только для сбора семян возделываемых культур и их сородичей, но и для поиска новых форм растений с признаками, которые должны были существовать исходя из его «Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости». Ревизии теории центров происхождения, выполненные Е.Н. Синской (1969), П.М. Жуковским (1970), А.И. Купцовым (1971, 1975), в отличие от ревизии J. Harlan (1971), оказались не перспективными в стратегическом плане. Сам же Н.И. Вавилов рассматривал центры происхождения шире – и как центры формообразования, и как центры разнообразия возделываемых растений. Оценивая идею центров происхождения культурных растений, он не без гордости говорил, что им была взята трудная задача «мобилизации растительных ресурсов всего земного шара». К сожалению, в последнее время проблема центров происхождения интенсивно не разрабатывалась.

*Больше экспериментов и меньше теорий – вот девиз ближайшего времени*

Э. Баур (1913, С. 306)

Поиск мест происхождения культурных растений, а также проблема распространения уже domesticiрованных растений вызывает живейший интерес исследователей по меньшей мере последние 200 лет. В 1805 г. один из создателей географии растений А. Гумбольдт (1936), интересовавшийся прежде всего связью культур с климатическими условиями и с орографией страны, т. е. в основном с физической географией, считал происхождение культурных растений «непроницаемой тайной».

F. Stromeier (1800) первым высказал гипотезу о параллелизме в расселении дикорастущих и возделываемых растений. Со времен А. Декандоля (1885) местами введения в культуру возделываемых растений исследователи уже традиционно стали считать районы произрастания их диких сородичей, а их родиной – места нахождения их в диком состоянии. В конце XIX в. в систематике растений появляется направление, учитывающее географическое распределение таксонов (Коржинский, 1892). Объединение заложенных этим направлением взглядов с данными А. Декандоля (1885)

привело Н.И. Вавилова к гипотезе центров происхождения культурных растений. Им было показано, что возделываемые растения имеют не только предельные границы распространения, но и конкретные ареалы (Вавилов, 1926). При этом были исследованы условия и история земледельческих культур разных континентов (Грумм-Гржимайло, 1986). Сбор сортового разнообразия был предпринят с двойной целью: во-первых, для его эффективного использования в селекционной практике страны всего, что «наработало» человечество, во-вторых, для подтверждения закона гомологических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1935а, б). Н.И. Вавиловым с сотрудниками были тщательно изучены намеченные еще А. Деканделем (1885) возможные районы происхождения возделываемых растений (Щербаков, Чикова, 1970; Грумм-Гржимайло, 1986). До этого времени экспедиции российских «охотников за растениями» были немногочисленны. Например, в 1890-х гг. И.Н. Клингген во главе ряда экспедиций посетил области древнейшего земледелия и почти все крупные государства

тропического пояса Старого Света (Клингген, 1960). В результате в Россию был привезен огромный сортовой материал, использованный для интродукции, в том числе «Чайной экспедицией Клинггена» Департамента земледелия Министерства земледелия и государственных имуществ были завезены семена и тысячи саженцев чайного куста.

В горных районах мира еще до середины XX в. сохранялись остатки древнейших земледельческих культур, поэтому при проведении экспедиций Н.И. Вавилов много внимания уделял их обследованию (Щербаков, Чикова, 1970). Оказалось, что в горных районах, в то время уже имевших весьма ограниченное значение в сельскохозяйственном производстве мира, было сосредоточено наибольшее разнообразие сортов и форм культурных растений (Вавилов, 1929). Представления Н.И. Вавилова о горных районах как местах, где происходил интенсивный процесс формообразования, аналогичны биогеографическим идеям М. Wagner'a (1868), считавшего горные районы «естественными опытными станциями новых расообразований» для растительного и животного мира, а также и для человека. Имеется много косвенных данных в пользу того, что первые опыты возделывания растений были приурочены именно к горным местностям, а уже оттуда этот опыт распространился на прилегающие равнины (Ковалевский, 1931; Синская, 1969). Древний земледelec, согласно Н.И. Вавилову (1926), жил в этих районах, как и живет еще до сих пор, незначительными изолированными группами, и для него как земледельца горные тропики и субтропики представляют исключительно оптимальные условия. В настоящее время стало известно, что центры наиболее продуктивного земледелия не совпадают с центрами введения растений в культуру (Diamond, 1997, 2002).

Н.И. Вавилов в основу своих исследований положил идею Ч. Дарвина о том, что «каждый вид локализован в его начальном происхождении, эволюция исторична и поэтому знание истоков вида, путей его географического расселения имеет решающее значение в понимании путей эволюции, в овладении ее этапами, в прослеживании динамики эволюционного процесса» (Вавилов, 1940, С. 60). Его исследования, относящиеся к проблеме происхождения

культурных растений, были опубликованы в 1924 г. под названием «О восточных центрах происхождения культурных растений» (Вавилов, 1924б), «Закономерности в изменчивости растений» (Вавилов, 1924а) и в 1926 г. подытожены в работе «Центры происхождения культурных растений» (Вавилов, 1926), выдвигавшейся на премию имени В.И. Ленина. В дальнейшем наибольшие изменения по мере обработки результатов экспедиций вносились в основном в географическое размещение самих центров происхождения и детализацию происхождения тех или иных культур (Вавилов, 1927, 1929, 1932, 1935б, 1940). Кроме того, работа докладывалась в различных аудиториях – на V Международном генетическом конгрессе (Берлин, сентябрь 1927), Всесоюзном съезде по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству (Ленинград, январь 1929), II Международном конгрессе по истории науки и техники (Лондон, июнь–июль 1931), Дарвиновской сессии АН СССР (Москва, ноябрь 1939) и конференции ботанических садов (Москва, январь 1940). Работа была опубликована на английском и испанском (Vavilov, 1951a, b), а ее краткое изложение – на многих других языках. Динамика изменения взглядов Н.И. Вавилова на число центров и их географическую локализацию подробно рассмотрена в работе В.П. Алексеева (1984) и мы на ней останавливаться не будем.

В 1926 г. Н.И. Вавилов (1926) выделил пять центров происхождения основных полевых, огородных и садовых растений, в 1940 г. – 20 очагов, сгруппированных в семь центров (Вавилов, 1940), причем в последней работе понятие «центр» им было закреплено за основными местами их происхождения, понятие «очаг» – за дополнительными (рис. 1). Все семь центров происхождения приурочены преимущественно к горным тропическим и субтропическим областям:

I) южноазиатский тропический центр с тремя очагами – индийским, индокитайским и островным (острова Юго-Восточной Азии);

II) восточноазиатский центр с двумя очагами – китайским и японским;

III) юго-западноазиатский центр с тремя очагами – кавказским, переднеазиатским и северо-западноиндийским;

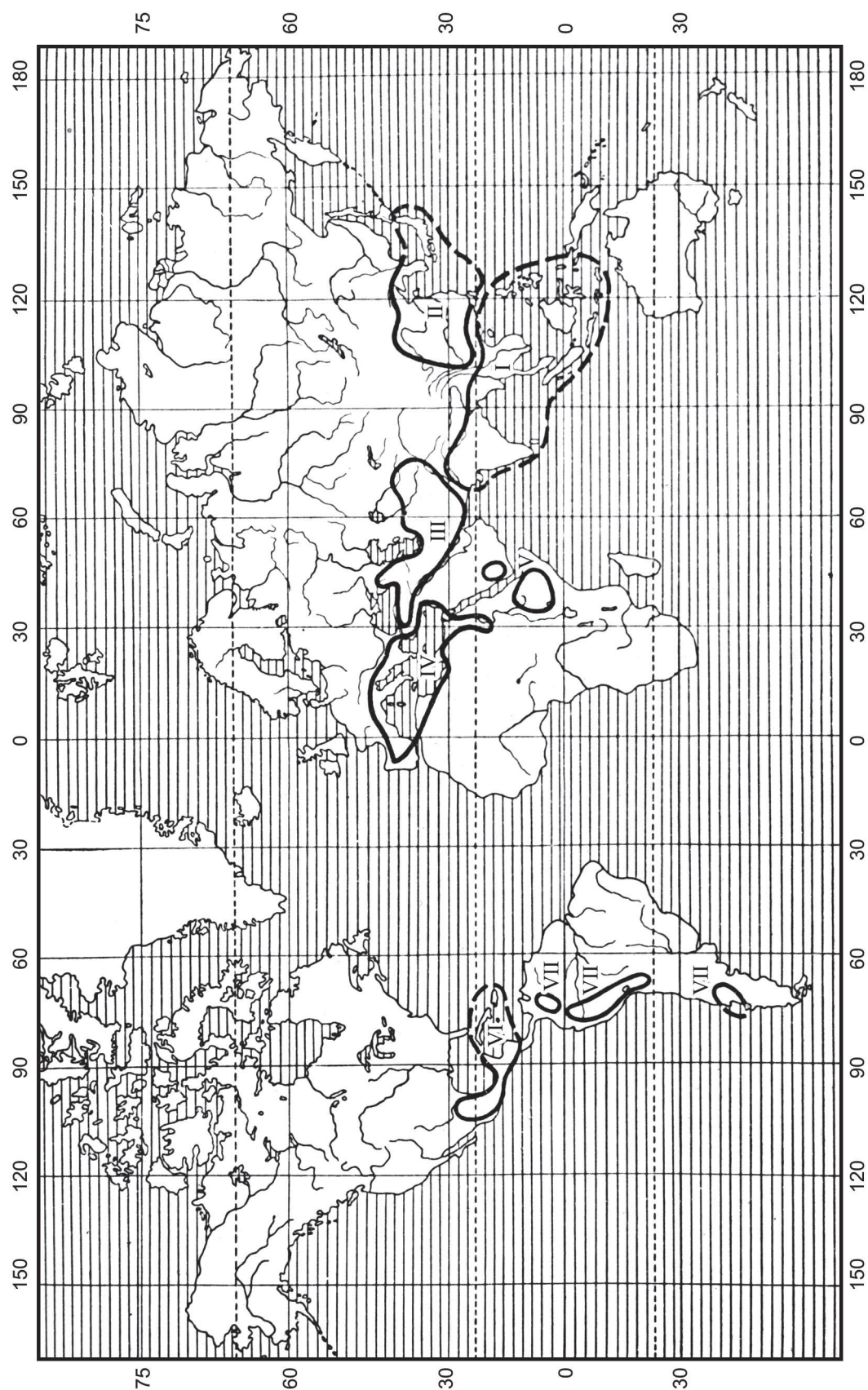


Рис. 1. Центры происхождения возделываемых растений – путеводная звезда советских «охотников за растениями» (из: Вавилов, 1940).

IV) средиземноморский центр с четырьмя очагами – пиренейским, апеннинским, балканским и сиро-египетским;

V) абиссинский центр с двумя очагами – абиссинским и горноаравийским (йеменским);

VI) центральноамериканский центр с тремя очагами – южнотексасским горным, центральноамериканским и вест-индийским островным;

VII) андийский, или южноамериканский, центр с тремя очагами – андийским, чилоанским и боготанским.

Для каждого из центров происхождения Н.И. Вавилов (1926, 1935б, 1940) указал характерный для него перечень основных видов возделываемых растений, распределив по 20 очагам около 650 видов культурных растений, из которых около 500 видов азиатского происхождения (Вавилов, 1966). *Китайский* центр является центром происхождения сои, гречихи, проса, гаоляна, ямса, редьки, вишни, сливы. *Индийский* центр дал рис, сахарный тростник, ряд зернобобовых культур, цитрусовые, манго, огурец, баклажан, черный перец, джут. *Среднеазиатский* центр – родина мягких пшениц, конских бобов, гороха, чины, льна, конопли, репы, моркови, чеснока, груши, абрикоса. В *Переднеазиатском* центре произошли ди- и тетраплоидные виды пшениц, рожь, ячмень, инжир, гранат, айва, алыча, черешня, миндаль, розы, мак, люцерна посевная, клевер-шабдар, эспарцет. Со *Средиземноморским* центром связано происхождение сахарной свеклы, капусты, петрушки, маслины, рожкового дерева. *Абиссинский* центр – родина хлебного сорго, бананов, кофейного дерева, тэффа (исследования последних лет указывают на несамостоятельность абиссинского центра, культурная флора которого имеет либо переднеазиатское, либо суданское происхождение). На территории Северной Мексики и центральных районов Северной Америки расположен центр происхождения кукурузы, хлопчатника упланда, табака, тыквы. Родиной картофеля и ананаса является Южно-американский центр. Кроме того, около 3 % возделываемых видов сформировались вне центров (Вавилов, 1940). Позднейшие ботанико-географические исследования выявили богатую культурную флору

несредиземноморской Африки. Были выявлены существенные различия по наличию разнообразия возделываемых растений в центрах происхождения, так как существовали мощные естественные барьеры (горные системы, моря и океаны) между ними, препятствовавшие на заре цивилизаций интенсивному обмену возделываемыми видами между земледельческими народами. Наша планета никогда не была заселена полностью: всегда существовали территории, непригодные и малопригодные для жизнедеятельности человека (Алексеев, 1985). Параллельно развитию географических связей земледельческих культур исчезает изоляция культурной флоры. Введенные в культуру отдельными народами растения мало-помалу становятся достоянием всего человечества. До «Центров происхождения культурных растений» Н.И. Вавилова (1926) Ф. Гребнер (Graebner, 1911), на основе исследований Л. Фробениуса и Ф. Ратцеля разработал теорию «культурных кругов» и предложил дискретную модель полицентрического возникновения культуры. Согласно теории «культурных кругов», предметные и институциональные культурные формы, возникая единожды и неповторимо, распространяются из территориально локализованных очагов («культурных кругов») в другие культурные общности, рассеиваясь и затухая, «как волны от брошенного в воду камня». Теория Ф. Гребнера близка к вавиловской гипотезе полицентрического происхождения земледелия (Алексеев, 1984). Хотя не известно, был ли с этими работами знаком Н.И. Вавилов.

Главные задачи всех экспедиций Н.И. Вавилова и сотрудников ВИРа – поиск и сбор семян культурных растений и их диких сородичей, выяснение границ и особенностей земледелия в различных районах Земли. «Детальное изучение сортов с физиологической и морфологической сторон, исследование системы видов, разновидностей и рас и закономерностей в изменчивости привело нас к вопросам о происхождении возделываемых растений. В поисках недостающих форм в системах нам пришлось невольно подойти к выяснению географического распространения рас, разновидностей и к выяснению вопроса о центрах формообразования» (Вавилов, 1924а, С. 25). «Овладевая центрами формообразования, исследователь овладевает

прежде всего генами культурных растений» (Вавилов, 1940, С. 18, 19). Собранные коллекции растений должны были дать обширный материал для решения эволюционно-генетических проблем (Алексеев, 1985), а также значительно расширить исходный материал для селекции.

Итак, в работах Н.И. Вавилова взаимопереплетаются три концепции – Центры происхождения, Центры формообразования («пекла творения») и Центры разнообразия (центры генов) возделываемых растений. Выделение центров происхождения базировалось на ботанико-географических работах, центров разнообразия – на камеральной обработке и полевом и лабораторном изучении собранного материала. Дискретность формообразования возделываемых растений встретила и возражения (Шлыков, 1936), так как она автоматически приводила к концепции полицентрического происхождения земледелия. С.О. Sauer (1952) высказал гипотезу моноцентрического происхождения земледелия и последующего его распространения по всему свету, которая в настоящее время подкрепляется некоторыми данными (Zohary, 1999). Гипотеза о том, что земледелие возникло полиотнопно («диффузная теория» Дж. Харлана (Harlan, 1971; Харлан, 1973)), т. е. независимо в разных местах и у разных народов, также не доказана. Только в Африке отдельные виды входили в культуру по всему африканскому матерiku, а не в отдельных районах (Davies, 1968). Хотя оказалось, что в общем случае центры происхождения не соответствуют центрам разнообразия для значительной части возделываемых растений (Harlan, 1992), однако у ряда важнейших для человека злаков, в том числе для мягкой пшеницы и ржи, они совпадают (Жуковский, 1971). Н.И. Вавилов отмечал, что центры разнообразия в ряде случаев могли иметь и вторичный характер. Природа «рассыпала» полезные для человека гены культурных растений не случайно – они приурочены к определенным районам. Однако ареалы одних диких видов-сородичей культурных растений слишком широки, других – слишком узки, и Н.И. Вавилов (1926) делает гениальный вывод: области максимального разнообразия форм культурных растений и есть центры их происхождения. Кроме того, для многих широко распространенных видов возделываемых растений характерно значи-

тельное число эндемичных разновидностей, приуроченность которых к разным областям «смазывает» дискретность формообразования (Peeters, 1988). В последнее время возросло число археологических и палеоботанических данных, позволивших четче выявить картину происхождения земледелия и усиливших вывод об его полицентрическом происхождении (Smith, 2006).

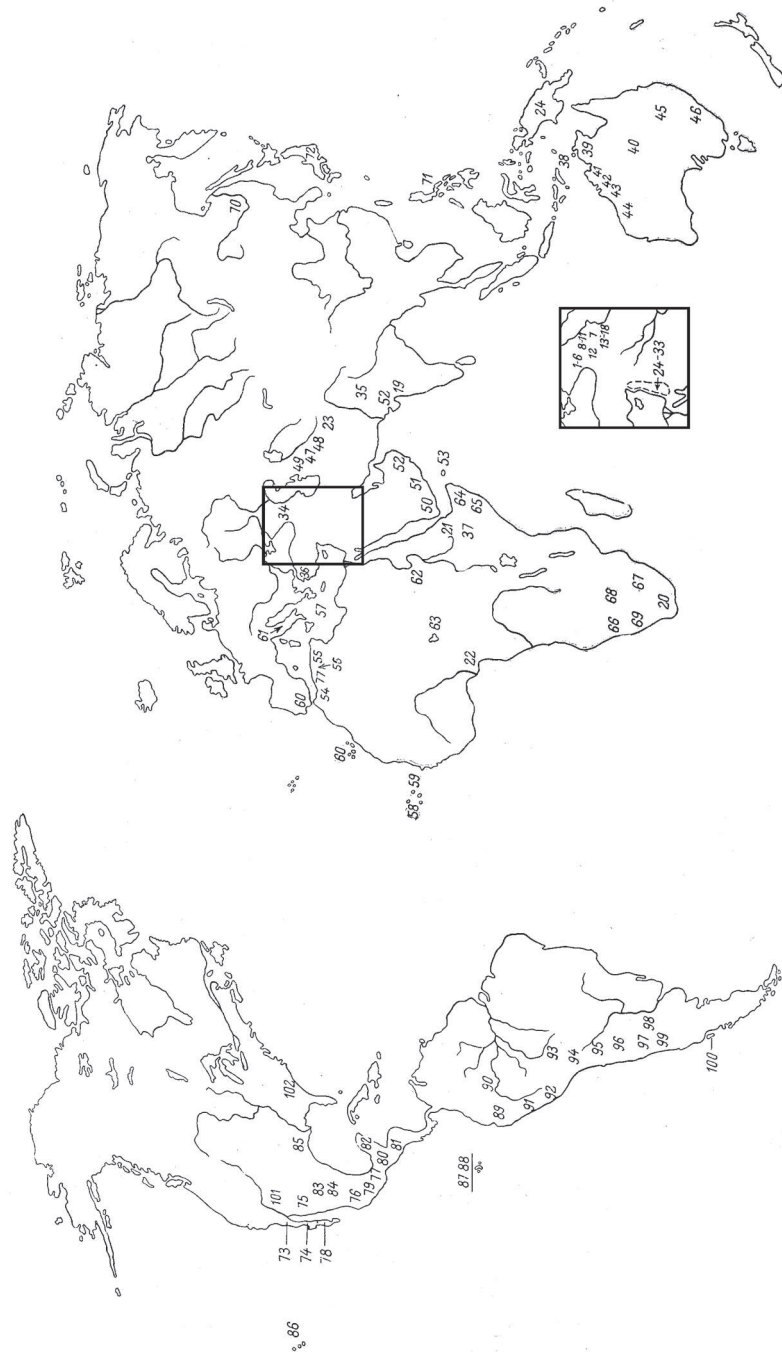
Н.И. Вавилов считал, что центры «скопления» генов культурных растений приурочены к древнейшим очагам земледельческой культуры и что «путем детального изучения центров скопления генов культурных растений, как бы фотографирования географического распределения генов по Земле, исследователь определяет в настоящее время при помощи дифференциального ботанико-географического метода очаги генов культурных растений» (Вавилов, 1927, С. 351). Им было отмечено «скопление» доминантных генов в центрах ареалов вида и рецессивных (мутантных) генов на их периферии. В последующем популяционно-генетические исследования покажут правильность такого наблюдения. П.М. Жуковский (1971) также усиливает «генетическую составляющую» теории центров происхождения растений, вводя термин «генцентр».

Если монографическое изучение сельскохозяйственных культур можно считать продолжением работ регелевского Бюро по прикладной ботанике (Гончаров, 2007), то идея поиска и сбора материала в центрах происхождения культурных растений является исключительно «know how» вавиловского Института прикладной ботаники и новых культур (позже Всесоюзного института растениеводства). Несмотря на то что, по выражению Н.И. Вавилова, «теорию центров» во многом придется «чинить», она до сих пор является путеводной звездой для всех «охотников за растениями». Более того, в настоящее время данные о центрах происхождения культурных растений исследователи соотносят с таковыми о расообразовании человека (Алексеев, 1985).

Работы Н.И. Вавилова были прерваны и до середины 60-х годов прошлого столетия не развивались. Более того, его последователи и ученики внесли путаницу в терминологию, чем существенно ослабили позиции теории центров

происхождения культурных растений. Заметим, что и сам Н.И. Вавилов с ней окончательно не определился: вначале он использовал термин «центры» (Вавилов, 1926), под которыми феномен вошел в научную литературу, в более поздних работах – часто заменял его на «очаги зарождения культурных видов» (Вавилов, 1929, С. 12), под которыми понимал области «максимального скопления элементов разнообразия – генов данных видов» (Вавилов, 1929, С. 7). И только в своей последней, не самой известной и не часто цитируемой, работе он выделил 20 очагов, сгруппировав их в 7 центров (Вавилов, 1940). Согласно Н.И. Вавилову очаг характеризуется богатством местной флоры, т. е. наличием пригодных для введения в культуру растений и наличием древней земледельческой цивилизации. Е.Н. Синская (1969) заменила вавиловский термин «центр» на термин «область», близкий по значению к используемому в ботанической географии термину «флористическая область» (термин «очаг» пришел из исторической литературы). Однако, поскольку феномен уже вошел в мировую литературу под термином «центр», то ее терминологические изыскания имеют только историческое значение. П.М. Жуковский (1970), оперировал терминами «микрогенцентр» и «макрогенцентр», «покрыв» последними большую часть суши (рис. 2). Границы первых он провел почти в строгом соответствии с границами континентов (материков). J. Harlan (1971) указывает, что такое разрастание размеров макрогенцентров у П.М. Жуковского ослабляет саму идею центров, превращая ее в теорию «диффузного происхождения» культурных растений. Заметим, что «непомерное» увеличение размеров некоторых центров происхождения культурных растений критики этой теории впервые отмечают у самого Н.И. Вавилова. Как пример, выделенный им центр происхождения ячменя занимает половину территории всей земледельческой Азии (Шлыков, 1936, С. 130). В настоящее время исследователи также считают более вероятным происхождение ячменя в двух независимых местах (Morrell, Clegg, 2007). Концепцию П.М. Жуковского, по мнению В.П. Алексеева (1984), нелегко оценить из-за больших принципиальных изменений, которые он сам вносил в нее, трижды кардинально перерабатывая свою работу «Культурные растения

и их сородичи» (Жуковский, 1950, 1964, 1971). Следует заметить, что эта работа так и осталась незавершенной – на карте центров, приведенной в последней редакции (1971 г.), показаны 102 микрогенцентра (см. рис. 2), которые автором в тексте последовательно не описаны. Принципиальным было увеличение числа макрогенцентров, по сравнению с описанными Н.И. Вавиловым, до 12, причем были выделены три новых мегацентра – североамериканский, европейско-сибирский и австралийский. Е.Н. Синская (1969) наоборот уменьшила их число до 5 «областей происхождения культурных растений», распадающихся на 10 подобластей (рис. 3). Многие подобласти вполне самостоятельны, и их объединение выглядит искусственным. Кроме этого, она выделила «области влияния» – принципиальное нововведение для обозначения больших районов без самостоятельной по происхождению культурной флоры. В отличие от выше упомянутых авторов А.И. Купцов (1971, 1975) использовал последнюю схему Н.И. Вавилова (1940), добавив в нее западносуданский центр происхождения культурных растений в соответствии с данными О. Шевалье с сотр. (см. Купцов, 1971, 1975) и выделил ряд центров в качестве самостоятельных, доведя их общее число до 10 (рис. 4). Обобщая результаты изучения происхождения возделываемых растений, А.И. Купцов (1975) рассматривает основные культурно-исторические области земного шара согласно Е. Werth (1930) (рис. 5) и выделяет у европеоидных народов с примыкающей к ним группой эфиопов четыре очага: передне- и среднеазиатский, средиземноморский, эфиопский. Монголоиды, по его реконструкции, имели один азиатский очаг – северокитайский и два американских – мексиканский и перуанский. У австралоидных народов юго-востока Азии земледелие развивалось автохтонно в двух очагах: индийском и индонезийском. Негроидные народы тропической Африки имели только один очаг – западносуданский. Поскольку последний у Н.И. Вавилова отсутствовал, позволим себе привести основные растения, введенные в нем в культуру – это африканский голозерный рис, масличная пальма, орех кола, воандзу и дагомейское того. При использовании деления на основные культурно-исторические обла-



**Рис. 2а.** Эндемичные микрогенцентры происхождения культурных растений и их сородичей (из: Жуковский, 1971).

1–6 – *Triticum monococtum* var. *hornemannii*, *T. timopheevii*, *T. militinae*, *T. persicum*, *T. macha*, *T. zhukovskyi*; 7 – *T. araraticum*; 8–11\* – *Secale montanum*, *S. kuprianovii*, *S. vavilovii*, 12 – *Vavilovia formosa*; 13–18 – *Pyrus zangezorum*, *P. sosnovskyi*, *P. elatarica*, *P. voronovii*, *P. hyrcana*, *P. eldarica*; 19 – *Triticum sphaerococcum*; 20 – *Secale africanum*; 21 – *Avena abyssinica*; 22 – *Oryza glaberrima*; 23 – *Saccharum spontaneum* (pro parte); 24 – *Lupinus pilosus*; 25 – *Pyrus syriaca*; 26 – *Prunus ursina*; 27 – *P. prostrata*; 28 – *Crataegus sinica*; 29 – *Pistacia palestina*; 30 – *Trifolium israeliticum*; 31 – *T. vavilovii*; 32 – *Triticum dicoccoides*; 33 – *Avena sterilis*; 34 – *Amygdalus nairica*; 35 – *Prunus rufa*; 36 – *Secale ancestrale*; 37 – *Brassica carinata*; 38 – *Gossypium timorense*; 39 – *G. cunninghamii*; 40 – *G. bickii*; 41 – *G. pulchellum*; 42 – *G. populifolium*; 43 – *G. costulatum*; 44 – *G. robinsonii*; 45 – *Eremocitrus glauca*; 46 – виды *Microcitrus*; 47 – *Malus turkmenorum*; 48 – *Pyrus turcomanica*; 49 – *Cerarus turcomanica*; 50 – *Gossypium areysianum*; 51 – *G. incanum*; 52 – *G. stocksii*; 53 – *Punica protopunica*; 54 – *Lathyrus tingitanus*; 55 – *Faba bona*; 56 – *Pyrus cossonii*; 57 – *Lathyrus odoratus*; 58 – *Gossypium barbosanum*; 59 – *Beta procumbens* и *B. webbiana*; 60 – *B. patellaris*; 61 – *Prunus floribunda*; 62 – *Oryza punctata*; 63 – *Gossypium anomalum*; 64 – *G. somalense*; 65 – *G. longicaryx*; 66 – *G. triphyllum*; 67 – *G. herbaceum* var. *africanum*; 68 – *Citrullus lanatus*, *C. naudianus*; 69 – *Citrullus ecirrhosis*; 70 – *Vitis amurensis*; 71 – *Musa textilis*; 72 – *Juglans ailantifolia* var. *cordiformis*; 73 – *Gossypium armourianum*; 74 – *G. harknessii*; 75 – *G. lobatum*; 76 – *G. aridum*; 77 – *G. gossypoides*; 78 – *G. klotzianum* var. *davidsonii*; 79 – *Solanum lesteri*; 80 – *S. clarum*; 81 – *Cucurbita lundelliana*; 82 – *Agave sisalana*; 83 – *Solanum pepita*; 84 – *S. vallis-mexici*; 85 – *Prunus texana*; 86 – *Gossypium tomentosum*; 87 – *Lycopersicon minutum*; 88 – *Gossypium barbadense* var. *darwinii*; 89 – *G. raimondii*; 90 – *Solanum fuleae*; 91 – *S. bucasovii*; 92 – *S. canasense*; 93 – *Juglans boliviana*; 94 – *Solanum capsicibaccatum*; 95 – *Arachis menticola*; 96 – *Solanum sanetae-rosae*; 97 – *Lycopersicon chilense*; 98 – *Solanum kurtzianum*; 99 – *S. maglia*; 100 – *S. oceanum*; 101 – *Gossypium thurberi*; 102 – *Vitis rotundifolia*.

\* Так у П.М. Жуковского. Вероятно, № 11 – *S. cereale*.



**Рис. 26.** Схема географических мегацентров (из: Жуковский, 1971).

I – китайско-японский; II – индонезийско-индокитайский; III – австралийский; IV – австралийский; V – среднеазиатский; VI – переднеазиатский; VII – средиземноморский; VIII – африканский; IX – европейско-сибирский; X – среднеамериканский; XI – южноамериканский; XII – североамериканский.



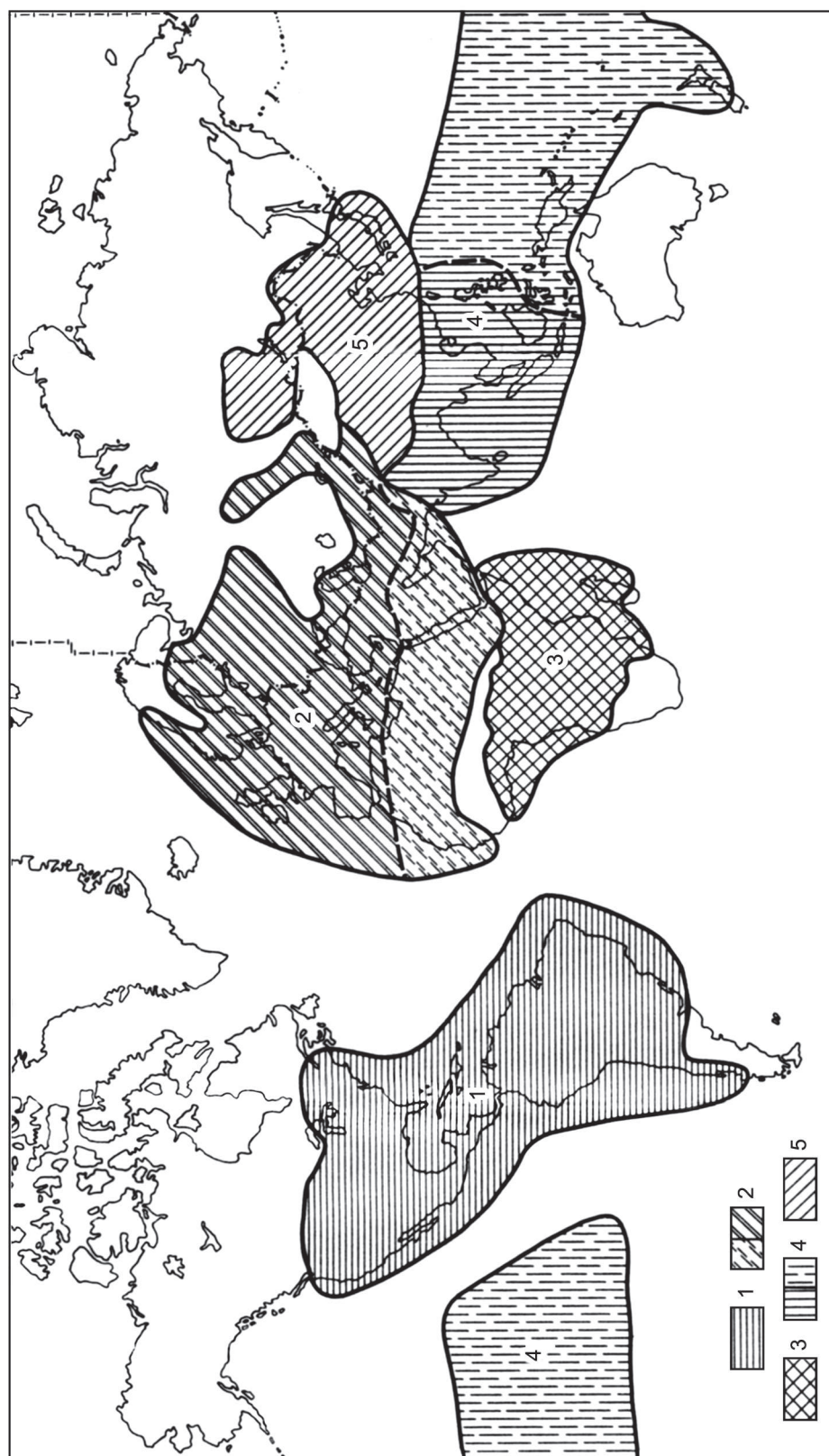


Рис. 4. Карта основных локусов полиморфизма культурных растений (из: Купцов, 1971).

сти земного шара по Е. Werth (1930) домены европеоидов и австралоидов разделяются на две области каждый. У первых – на южную с культурой финиковой пальмы и северную с преобладанием культуры хлебов, у вторых – на западную с более интенсивным земледелием (с культурой риса) и восточную более экстенсивного земледелия (таро, бананы, хлебное дерево). Поскольку экстенсивное земледелие менее затратное, то в последнее время появляются, правда, единичные, данные о его более раннем возникновении (Kislev et al., 2006). Появление новой информации о местах происхождения «второстепенных» возделываемых растений привело некоторых исследователей к идее непомерного увеличения числа центров. Как курьез отметим работу R. Portères (1962), выделившего в Африке 7 центров происхождения культурных растений. Выделение Н.А. Базилевской (1964) пяти дополнительных очагов происхождения декоративных растений: южноафриканского, умеренной зоны Европы, Канарских островов, австралийского и североамериканского – вообще осталось незамеченным другими исследователями. Тем более что из 5259, по ее подсчетам, культивируемых видов декоративных растений на эти очаги приходится только около 1500 (Базилевская, 1964), т. е. чуть более четверти. Очень интересную идею «центров» и «нецентров» происхождения культурных растений, т. е. одновременного выделения центров дискретного образования и существующих параллельно с ними огромных областей «диф-

фузного происхождения» возделываемых растений, высказал J. Harlan (1971). В.П. Алексеев (1984) справедливо считает перспективным такой подход для дальнейшей разработки проблемы происхождения культурных растений, в то время как В.А. Шнирельман (1989) критикует только его недостатки. Позже J. Harlan (1992) разделил возделываемые растения на три группы – с моноцентричным, олигоцентричным и внецентричным происхождением. Причем первые две группы отличаются между собой только способом распространения уже доместифицированных в одном месте растений. Отметим, что в «Центрах...» Н.И. Вавилов (1926) указывал на возможность выделения в будущем помимо основных и нескольких второстепенных центров. При рассмотрении происхождения культурных растений перспективна идея их деления на группировки – первичные, вторичные, антропохорные и интродуцированные (Ипатьев, 1971).

Следует признать, что теория центров происхождения культурных растений, независимо от вариаций ее редакций (Вавилов, 1940; Синская, 1969; Жуковский, 1970, 1971; Купцов, 1975; Harlan, 1971) правильно устанавливает факт дискретного формообразования культурной флоры и, следовательно, предопределяет предпочтение полицентрической теории происхождения земледелия, в соответствии с которой были выделены четыре независимые области введения растений в культуру (Купцов, 1975): 1) новосветская – полностью независимая от



**Рис. 5.** Основные культурно-исторические области земного шара (по: Werth, 1930 из: Купцов, 1975) с добавлением последних данных по расселению человека).

Домены: 1 – американоидов, 2 – европеоидов (с северной – 2а и южной – 2б областями)<sup>1</sup>, 3 – негроидов, 4 – австралоидов<sup>2</sup>, 5 – северных монголоидов (народов китайской культуры).

<sup>1</sup> область европеоидов разделена на южную с культурой финиковой пальмы и северную с преобладанием культуры хлебов.

<sup>2</sup> область австралоидов разделена на западную с более интенсивным земледелием (с культурой риса) и восточную более экстенсивного земледелия (с таро, бананами и хлебным деревом).

старосветской; 2) африканская «к югу от Сахары», не зависящая от евразийской; 3) переднеазиатская, средиземноморская и европейская области, которые отчетливо не разделяются между собой; 4) восток и юго-восток Азии также отчетливо не разделяются. В настоящее время имеются три основные гипотезы введения в культуру возделываемых растений – моноцентрическая, полицентрическая и диффузная. К сожалению, нет достаточного числа данных для того, чтобы отдать предпочтение какой-либо одной из них. Более того, вероятно, что в разных местах введение дикорастущих растений в культуру могло происходить по-разному. Как мы уже отмечали выше, R. Portères (1962) выделяет в Африке 7 центров происхождения, хотя позже для нее будет показано дисперсное происхождение культурных растений (Davies, 1968).

В заключение заметим, что работы Н.И. Вавилова о центрах происхождения возделываемых растений (1926–1940 гг.) были выполнены в рамках исследований русской ботанической научной традиции о культурной флоре (Регель, 1922; Танфильев, 1923; Комаров, 1931; Вульф, 1932) и значительно отличаются от идеологии ряда зарубежных исследователей (см., например, L.H. Bailey, 1949). В настоящее время идея центров происхождения очень важна и в методическом плане, так как позволяет сузить поиск районов введения в культуру тех или иных domesticiрованных растений (Ozkan *et al.*, 2002, 2005; Salamini *et al.*, 2002; Smith, 2006; Luo *et al.*, 2007). В совокупности с новейшими археологическими, ботаническими и молекулярно-генетическими данными теория центров дала возможность определить наиболее вероятные районы введения в культуру основных возделываемых видов растений. При этом значительно уменьшается объем изучаемого материала, что на начальных стадиях молекулярно-биологических и сравнительно-генетических исследований проблем доместикиции просто необходимо (Гончаров и др., 2007). Кроме того, теория центров происхождения культурных растений Н.И. Вавилова позволила целенаправленно собрать все доступное на тот момент разнообразие возделываемых растений и их сородичей, всесторонне его изучить и выявить значительный полиморфизм по самым разным признакам, а также выполнить оригинальные

классификации основных возделываемых видов растений (Антроповы, 1936; Фляксбергер, 1935; Орлов, 1936; Букасов, 1971) и создать в ВИРе (ныне ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия) одну из крупнейших мировых коллекций.

### Благодарности

Автор считает своим приятным долгом поблагодарить проф. И.К. Захарова, стимулировавшего написание данной работы, к.б.н. Л.И. Лайкову (ИЦиГ СО РАН) за конструктивное обсуждение статьи и к.б.н. О.Б. Добровольскую (ИЦиГ СО РАН) и Ю.Н. Шаврукова (SCIRO, Австралия) за предоставление ряда труднодоступных источников литературы. Работа частично финансировалась по программам Президиума РАН № 25 подпрограммы II «Происхождение и эволюция биосферы» и № 11.9 «Биоразнообразие и динамика генофондов».

### Литература

- Алексеев В.П. Становление человечества. М.: Политиздат, 1984. 462 с.
- Алексеев В.П. Человек. Эволюция и таксономия. Некоторые теоретические вопросы. М.: Наука, 1985. 286 с.
- Антроповы В.И. и В.Ф. Рожь – *Secale L.* // Культурная флора СССР. Т. 2. Л.: ГИС совх. и колх. лит-ры, 1936. С. 3–95.
- Базилевская Н.А. Теория и методы интродукции растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. 132 с.
- Баур Э. Введение в экспериментальное изучение наследственности. Юрьев: Типография Матти-сена, 1913. 242 с. (Прилож. 8-е к Тр. Бюро по прикл. ботанике).
- Букасов С.М. Система видов картофеля секции *Tuberaium* (Dum.) Buk. рода *Solanum L.* // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1971. Т. 46. Вып. 1. С. 3–44.
- Вавилов Н.И. Закономерности в изменчивости растений // Селекция и семеноводство в СССР. Обзор результатов деятельности селекционных и семеноводственных организаций к 1923 году. М.: Новая деревня, 1924а. С. 13–30.
- Вавилов Н.И. О восточных центрах происхождения культурных растений // Новый восток. 1924б. № 6. С. 291–305.
- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных

- растений // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1926. Т. 16. № 2. 248 с.
- Вавилов Н.И. Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений // Изв. ГИОА. 1927. Т. 5. № 5. С. 339–351.
- Вавилов Н.И. Проблема происхождения культурных растений в современном понимании // Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. Л.: Изд-во ВИПБиНК и ГИОА, 1929. С. 11–22.
- Вавилов Н.И. Проблема происхождения мирового земледелия в свете современных исследований. М.: Гос. техн.-теор. изд-во, 1932. 15 с.
- Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935а. 60 с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Изд-е перераб. и расш. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935б. 56 с.
- Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина: (доклад на Дарв. сессии АН СССР. 28 нояб. 1939 г.) // Сов. наука. 1940. № 2. С. 55–75.
- Вавилов Н.И. Азия – источник видов // Растительные ресурсы. 1966. Т. II. Вып. 4. С. 577–580.
- Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. Л.: ВИР, 1932. 356 с. (Приложение 52-е к Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции).
- Гончаров Н.П. К юбилеям заведующих Бюро по прикладной ботанике: А.Ф. Баталина, И.П. Бородина, Р.Э. Регеля // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 445–461.
- Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 2. С. 125–147.
- Грумм-Гржимайло А.Г. В поисках растительных ресурсов мира. Некоторые научные итоги путешествий академика Н.И. Вавилова. 2-е доп. изд. Л.: Наука, 1986. 152 с.
- Гумбольдт А. Идеи о географии растений // Гумбольдт А. География растений. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1936. 228 с.
- Декандоль А. Местопроисхождение возделываемых растений. СПб: Изд-во К. Риккера, 1885. 490 с.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. (Систематика, география, экология, происхождение, использование). М.: Сов. наука, 1950. 595 с.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. (Систематика, география, экология, происхождение, использование). 2-е изд. М.: Колос, 1964. 791 с.
- Жуковский П.М. Мировой генофонд растений для селекции (мегагенцентры и эндемичные микрогенцентры). Л.: Наука, 1970. 88 с.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Систематика, география, цитогенетика, экология, происхождение, использование. 3-е изд. Л.: Колос, 1971. 752 с.
- Ипатьев А.Н. Дифференциальная систематика и дифференциальная география растений. Минск: Вышэйш. шк., 1971. 232 с.
- Клингген И.Н. Среди патриархов земледелия народов Ближнего и Дальнего Востока. Египет, Индия, Цейлон, Китай. М.: Гос. изд-во географической лит-ры, 1960. 604 с.
- Ковалевский Г.В. Культурно-историческая и биологическая роль горных районов // Природа, 1931. № 2. С. 149–172.
- Комаров В.Л. Происхождение культурных растений. М.; Л.: ОГИЗ-ГИЗ с.-х. и колх. кооп. лит-ры, 1931. 239 с.
- Коржинский С.И. Предисловие // Коржинский С.И. Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношении. Т. 1. Томск: Типо-лит. В.В. Михайлова и П.И. Макушина, 1892. С. 21–27.
- Купцов А.И. Элементы общей теории селекции. Новосибирск: Наука, 1971. 376 с.
- Купцов А.И. Введение в географию культурных растений. М.: Наука, 1975. 296 с.
- Николай Иванович Вавилов (1887–1943). Изд. 3-е, доп. М.: Наука, 1987. 167 с.
- Орлов А.А. Ячмень // Культурная флора СССР. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1936. Т. 2. С. 97–332.
- Регель Р.Э. Хлеба в России. Приложение 22-е к Тр. по прикл. ботан. и селекции, 1922. Т. 13. 56 с.
- Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры (На заре земледелия). Л.: Колос, 1969. 480 с.
- Танфильев Г.И. Очерк географии и истории главнейших культурных растений. Одесса: ГИЗ Украины, 1923. 191 с.
- Фляксбергер К.А. Пшеницы – род *Triticum* L. р. р. // Культурная флора СССР. Т. 1. Хлебные злаки – пшеница / Ред. Е.В. Вульф. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1935. С. 19–434.
- Харлан Дж.Р. Происхождение ячменя // Ячмень. М.: Колос, 1973. С. 9–60.
- Шлыков Г.Н. Интродукция растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 504 с.
- Шнирельман В.А. Идеи Н.И. Вавилова и современные данные о формировании ранних очагов производящего хозяйства // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 299–317.
- Щербаков Ю.Н., Чикова В.А. Зарубежные экспедиции ВИРа по сбору растительных ресурсов // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1970. Т. 42. Вып. 2. С. 316–320.
- Bailey L.H. Manual of Cultivated Plants. Most commonly

- grown in continental United States and Canada. Revised ed. N.Y.: Macmillan Co, 1949. 1116 p.
- Davies O. The origin of agriculture in West Africa // *Current Anthropology*. 1968. V. 9. № 5. Pt. 2. P. 479–482.
- Diamond J. Guns, germs and steel. A short history of everybody for the last 13, 000 years. N.Y.: Norton, 1997. P. 98–103.
- Diamond J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication // *Nature*. 2002. V. 418. № 6898. P. 700–707.
- Graebner F. Methode der Ethnologie. Heidelberg: Carl Winter Winter's Universitätsbuchhandlung, 1911. 192 s.
- Harlan J.R. Agricultural origin: centres and noncentres // *Science*. 1971. V. 174. № 4008. P. 468–474.
- Harlan J.R. Crops and man. 2nd ed. Madison, Wisconsin: Amer. Soc. Agronomy, CSSA, 1992. 284 p.
- Kislev M.E., Hartman A., Bar-Yosef O. Early domestication fig in the Jordan Valley // *Science*. 2006. V. 312. P. 1372–1374.
- Luo V.-C., Yang Z.-L., You F.M. *et al.* The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 114. № 6. P. 947–959. DOI 10.1007/s00122-006-0474-0.
- Morrell P.L., Clegg M.T. Genetic evidence for a second domestication of barley (*Hordeum vulgare*) east of the Fertile Crescent // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2007. V. 104. № 9. P. 3289–3294.
- Ozkan H., Brandolini A., Pozzi C. *et al.* A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 110. № 6. P. 1052–1060.
- Ozkan H., Brandolini A., Schafer-Pregl R., Salamini F. AFLP analysis of a collection of tetraploid wheats indicates the origin of emmer and hard wheat domestication in southeast Turkey // *Mol. Biol. Evol.* 2002. V. 19. P. 1797–1801.
- Peeters J.P. The emergence of new centres of diversity: evidence from barley // *Theor. Appl. Genet.* 1988. V. 76. P. 17–24.
- Portères R. Berceaux agricoles primaires sur le continent African // *J. African History*. 1962. V. 3. P. 195–210.
- Salamini F., Özkan H., Brandolini A. *et al.* Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East // *Nat. Rev. Genet.* 2002. V. 3. P. 429–441.
- Sauer C.O. Agricultural Origin and Dispersals. N.Y.: Amer. Geograph. Soc., 1952. 110 p.
- Smith B.D. Eastern North America as an independent center of plant domestication // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2006. V. 103. N33. P. 12223–12228.
- Stromeyer F. Commentatio inauguralis sistens Historiae Vegetabilium Geographicae specimen. Göttingae: H. Dieterich, 1800. 80 s.
- Vavilov N.I. Estudio sobre el origen de las plantas cultivadas // Buenos Aires: Acme Agency. 1951a. 192 p.
- Vavilov N.I. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants // *Chronica Bot.* 1951b. V. 13. № 1/6. P. 1–364.
- Wagner M. Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig: Duncker and Humblot, 1868. 62 s.
- Werth E. Die Landgebiete der Erde // *Berichte der Deutsch. Bot. Ges.* 1930. Bd. 48. S. 504–515.
- Zohary D. Monophyletic vs. polyphyletic origin of the crops on which agriculture was founded in the Near East // *Genet. Res. Crop Evol.* 1999. V. 46. P. 133–142.

## THE CENTERS OF CULTIVATED PLANTS ORIGIN

N.P. Goncharov

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: gonch@bionet.nsc.ru

### Summary

N.I. Vavilov hypothesis of the centers of cultivated plant origin and differentiation in geographic distribution of their genes has been playing a very important role for «plant-hunters». The aim of the first expedition of N.I. Vavilov and his colleagues was not only to collect seeds of cultivated plants and their related species, but also to find new form of plants with the characters, which should have existed according to his «Law of homological series in variation». The revision of N.I. Vavilov's theory by E.N. Sinskaya (1969), P.M. Zhukovsky (1971), A.V. Kuptsov (1971, 1975) with exception of J. Harlan (1971) turned out as having no prospects into strategy. N.I. Vavilov himself conceded the centers of cultivated plant origin wisely – also as centers of form building and variability of cultivated plants. Speaking about the idea of centers of cultivated plant origin he said proud that he has set a difficult task of «mobilization of plant resources of the Earth». Unfortunately, the problem hasn't been intensively studied last time.

## «НАШ УЧИТЕЛЬ» ДИОНИСИЙ ЛЕОПОЛЬДОВИЧ РУДЗИНСКИЙ: К ИСТОКАМ ДИСЦИПЛИНАРНОГО СТРОИТЕЛЬСТВА СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ В РОССИИ

О.Ю. Елина

Институт истории естествознания и техники РАН, Москва, Россия, e-mail: olgaelina@mail.ru

Селекция растений – одна из самых молодых классических агрономических дисциплин. Начало ее институционализации и профессионализации – создание исследовательских учреждений, преподавание предмета в высших школах, формирование селекционного сообщества – пришлось на рубеж XIX–XX вв. Одним из тех, кто стоял у истоков этих процессов в России, был Дионисий Леопольдович Рудзинский – «наш учитель», «учитель селекционеров», как назвал его Н.И. Вавилов<sup>1</sup>. В 1902 г. с трибуны агрономического съезда Д.Л. Рудзинский заявил о необходимости планомерного создания в России системы селекционных учреждений. Консолидации профессионального сообщества немало способствовало предложенное им новое имя для дисциплины – «селекция». В 1903 г. начинается история создания Рудзинским первой *государственной* селекционной станции, с 1904 г. – чтение первого *лекционного курса* в России. Вместе с тем Рудзинский не был «пионером селекции», хотя это клише часто встречается в посвященных ему публикациях. Чтобы понять, чему научил Рудзинский селекционеров – оценить действительный вклад ученого в становление селекции, – рассмотрим, какой была ситуация в области отечественного «сортывыведения» к началу XX в.

Россия, как и любая другая аграрная страна, имела свою традицию «народной селекции» – получения новых сортов в результате стихийного отбора. В историко-научных работах о российском сельском хозяйстве обязательно присутствуют увлекательные сюжеты о «крестьянских сортах» зерновых культур, выведенных либо ежегодным высевам лучших колосьев, либо

размножением растений, резко отличавшихся от остальных<sup>2</sup>. Еще более глубокие корни имело «улучшение» плодовых и декоративных растений: начавшись в монастырях Киевской Руси, позже оно захватило и царские сады, и дворянские поместья. Так, культивируемая в кремлевских садах времен правления Алексея Михайловича (вторая половина XVII в.) «груша сарская» уже могла быть селекционным сортом<sup>3</sup>.

«Любительская селекция» российской аристократии – от членов царской семьи до мелкопоместных дворян – особая тема, которой мы посвятили специальные исследования<sup>4</sup>. Как и многие другие нововведения, от псовой охоты до домашнего театра, экспериментирование с возделываемыми растениями в России было частью *образа жизни* знати, развивалось благодаря их амбициям, эстетическому чувству и любознательности. Русские дворяне нанимали немецких, голландских, французских и английских садовников, чтобы устраивать вошедшие в моду с петровских времен сады и парки. Приглашали специалистов, для того чтобы те сделали возможным произрастание в суровых условиях континентальной России заморских теплолюбивых растений.

Некоторые помещики проявляли к растениям более глубокий интерес – читали книги по естественной истории, проводили наблюдения, ставили эксперименты. Объектом внимания часто становились цветковые растения. Тульский дворянин А.Т. Болотов – один из «пионеров агрономии» – собственноручно выводил новые сорта тюльпанов, составлял руководства по растениеводству. Внук Екатерины II граф А.А. Бобринский не только вывел известный

сорт роз (носивший его имя), но также занимался тепличным разведением цветов, исследуя влияние температуры, влажности и освещения на сроки и длительность цветения<sup>5</sup>. Тульский помещик В.А. Левшин – автор лучшего в России начала XIX в. обзора по цветоводству и описаний сортов гиацинтов, заслуживших «всеобщее удивление как величиною, так и махровостью и разнообразием красок в цветочных лепестках»<sup>6</sup>. Аристократов объединяла общая черта – они мало задумывались о прагматической составляющей селекции, рассматривая ее скорее как забаву, искусство или ученое «хобби». До середины XIX в. селекция в России оставалась преимущественно *occupation des loisir*, праздным развлечением знати. Это не исключало внимания отдельных «прогрессивных хозяев» и их «ученых садовников» к селекции «полезных» растений, прежде всего зерновых культур. Так, на опытных делянках Летнего сада екатерининский садовник А. Эклебен занимался улучшением пшеницы, представив ее величеству высокоурожайную «кустистую пшеницу» собственной селекции. Можно вспомнить того же А.Т. Болотова, который занимался селекцией плодовых и вывел несколько сортов яблок и груш.

Интерес к селекции «полезных» культур усилился после 1860-х гг., когда в результате отмены крепостного труда помещичьи хозяйства лишились «бесплатной» рабочей силы. Рентабельность аграрного производства, и без того невысокая в России, начала снижаться. Приоритеты «дворянской селекции» явно сместились в сторону улучшения рыночных культур, с которыми связывали надежды на интенсификацию сельского хозяйства. Хотя желаемый результат достигали не всегда, «полевые эксперименты», в том числе и селекционные, помогали выстроить имидж «прогрессивного», «рационального» хозяина, ценимый позитивистскими умами эпохи. Многие ценные сорта зерновых были получены дворянами: рожь Плодовитая звенигородским помещиком Ф.Х. Рамихом<sup>7</sup>, рожь Стебутовская – известным агрономом и тульским помещиком И.А. Стебутом<sup>8</sup>, овес Шатиловский – управляющим тульского имения известных патროнов сельскохозяйственной науки Шатиловых Ф.Х. Мейером<sup>9</sup> и т. д. Заметные результаты имелись и в области плодоводства. Известность

получила вишня Булыгинская, выведенная тульчанином Булыгиным<sup>10</sup>; в 1875 г. начал селекцию плодовых тамбовский дворянин И.В. Мичурин<sup>11</sup>.

Появились и первые специальные селекционные учреждения. Важным этапом в институционализации селекции стала деятельность частных и корпоративных опытных учреждений, связанных с обслуживанием агропромышленных предприятий, прежде всего свеклосахарной промышленности. Главными отечественными проблемами здесь были сортовое и семеноводство. Во второй половине XIX в. на российском рынке господствовали сорта сахарной свеклы, преимущественно немецкой селекции. Крупнейшей фирмой, утвердившейся в России еще с 1850-х гг., был известный торговый дом «Рабетке и Гизеке», имевший под Винницей свой семенной завод для размножения элитных семян. Российские промышленники в меру сил пытались противостоять германской семенной экспансии<sup>12</sup>. Результат этого противостояния отметил агроном и селекционер Э.Ю. Заленский: «На всемирном рынке немецкие фирмы встречают одних только конкурентов: фирмы из юго-западного края и Царства Польского. И наша конкуренция не пассивная: мы не только не уступаем занятым раньше рынкам, но завоевываем новые»<sup>13</sup>. «Сахарные магнаты», объединения производителей семян и сахарозаводчиков оказались среди первых устроителей селекционных станций в Российской Империи. Соответственно, главной «улучшаемой» культурой оказалась сахарная свекла; не забывали при этом и про селекцию зерновых. Географически центр селекционной деятельности пришелся на Южное Черноземье, часть губерний Южного и Юго-Западного районов (территория современной Украины), губернии Царства Польского и некоторые прибалтийские губернии. Скажем коротко о некоторых из первых селекционных станций.

В 1886 г. фирмой (акционерным обществом) «К. Бушинский и М. Лонжинский» была основана Немерчанская станция в Подольской губернии. Помимо селекции сахарной свеклы на станции занимались также селекцией зерновых (в том числе с использованием гибридизации – работы Э.Ю. Заленского), теоретическими работами по изучению наследования приобретенных изменений<sup>14</sup>.

Селекцию зерновых успешно проводили на основанной в том же 1886 г. Собешинской сельскохозяйственной опытной станции Седлецкой губернии Царства Польского. Станцию устроили на средства, завещанные для этой цели графом К. Кицким; организатором станции выступило местное Общество земледельческих колоний и ремесленных приютов. Основными направлениями работ стали «изучение местных сортов сельскохозяйственных растений путем полевых опытов, акклиматизации заграничных сортов, ... улучшение путем подбора и скрещивания озимой пшеницы и местной озимой ржи, овса и ячменя, кукурузы и кормовых трав» (А. Семполовский, С.И. Лесневский)<sup>15</sup>.

Ивановская опытная селекционная станция в имении Пархомовка Харьковской губернии возникла по инициативе крупнейшего южно-русского землевладельца, «сахарного магната» П.И. Харитоненко в 1897 г. и содержалась на его средства. Станция должна была стать центром опытной сети, обслуживающей многочисленные имения Харитоненко, и вести селекцию ряда культур, в том числе пшениц, овса, кукурузы, сахарной свеклы. Говоря о станции и ее патроне, известный агрохимик и физиолог растений профессор МСХИ Д.Н. Прянишников отмечал: «В этом деле двигающей пружиной был, конечно, материальный интерес, но ему придавали оттенок меценатства и заботы о развитии дела агрономического исследования»<sup>16</sup>.

В 1899 г. была открыта Верхняячская селекционная станция, которая принадлежала Товариществу сахарного завода «Верхнячка», а впоследствии объединилась с Удычской станцией графа П.Ф. Потоцкого (обе – Киевская губерния)<sup>17</sup>. Среди других активно занимавшихся селекцией частных и общественных учреждений запада Империи – Кальникская опытная селекционная станция (1890 г., Киевская губерния), Хрущевская сельскохозяйственная опытная станция (1899 г., Плоцкая губерния), Сохачевское (Шимановское) опытное поле (1899 г., Варшавская губерния), Кутновская опытная станция (1900 г., Варшавская губерния) и др. Многие из этих опытных учреждений вошли в состав Всероссийского общества сахарозаводчиков (ВОС) – главного объединения в этой области, вкладывавшего деньги в научные исследования. Общество со штаб-квартирой

в Киеве возникло в 1897 г.; в 1901 г. ВОС организовало сеть опытных полей по культуре сахарной свеклы, находящихся в частных имениях Курской, Воронежской, Киевской, Харьковской, Подольской, Волынской, Полтавской губерний<sup>18</sup>. История селекции сахарной свеклы этого периода подробно изложена в работе Э.Ю. Заленского<sup>19</sup>. Сошлемся также на обзор селекционных достижений по всем культурам к началу XX в. в статье Н.П. Гончарова<sup>20</sup>.

Селекцией начали заниматься энтузиасты-одиночки в первых частных и общественных опытных учреждениях. О ней начали говорить отдельные общественные деятели: сказывались успехи Западной Европы и США, где селекция в конце XIX в. уже приносила заметные экономические дивиденды. «Прогрессивные хозяева», которые засевали свои поля селекционными сортами, на собственном опыте ощущали их преимущество. Вместе с тем отмеченные успехи русской селекции были «каплей в море»: чтобы повысить продуктивность сельскохозяйственного производства за счет улучшенных сортов, необходимы были масштабные отечественные селекционные и семеноводческие работы. Нужны были сорта, адаптированные к разнообразным климатическим условиям России. Однако в стране, где не только специалисты-селекционеры, но вообще «люди науки», связанной с сельским хозяйством, «наперечет и торчат, как оазисы в пустыне», селекция все еще оставалась редким занятием. Достаточно сказать, что в России все еще не хватало опытных учреждений; при этом лишь примерно 10 из 60 существовавших сельскохозяйственных опытных станций занимались селекционными работами. (Кроме перечисленных выше, это: Гутянское опытное поле, принадлежавшее Л.Е. Кёнигу (Харьковская губерния), хозяйство Л. Ф. Валькова (Подольская губерния), сортоводное товарищество графа Ф. Берга (Лифляндская губерния)).

На общую картину развития российских опытных учреждений повлияла ситуация конца XIX в., когда общемировое падение цен на хлеб, усиленное для России внутренним аграрным кризисом и растущей конкуренцией с США за европейские рынки, сделало необходимостью скорейшую реформу сельского хозяйства. В центре внимания реформаторов оказалась

сельскохозяйственная наука, долгое время оставшаяся вне поля зрения властей. В правительственных кругах и общественных организациях, связанных с сельским хозяйством, заговорили о том, что подъем последнего невозможен без широкого внедрения научных достижений. Ученые общества и сельскохозяйственные объединения, земства и государство взялись за устройство опытных станций, которые должны были выполнять агрономические исследования по широкому кругу вопросов. Только за десятилетие 1895–1905 гг. число опытных учреждений почти удвоилось<sup>21</sup>. Однако о том, чтобы в программы открывавшихся опытных станций была включена селекция, речь пока не шла. Селекцию не воспринимали как одну из базовых агрономических дисциплин и частей практической агрономии. Для изменения положения необходимы были кардинальные перемены: требовалось убедить основных учредителей станций – земства и правительство – в необходимости принципиального решения об открытии селекционных отделений; требовались специалисты, способные заниматься такой работой. Наконец, разобщенные энтузиасты селекции должны были ощутить себя единой группой, организованным *научным сообществом*, имевшим общую идеологию, говорящим на одном языке, способным своей практической работой преодолеть отставание России в области селекции. Мы полагаем, что Д.Л. Рудзинский оказался одним из тех, кто способствовал решению этих сложных вопросов.

Дионисий Леопольдович Рудзинский (Рудзинскас) родился 12 мая 1866 г. на хуторе Скопишки (Скапишкис) Расейнского уезда Виленской губернии (ныне Литва). В десятилетнем возрасте он был отдан в военную гимназию в Москву и по окончании ее зачислен юнкером в Александровскую пехотную школу. В 19 лет, имея офицерский чин, Рудзинский получил назначение в 110-й пехотный Камский полк, стоявший в г. Ковно. Однако служба пришлась не по душе молодому офицеру. В своей «Автобиографии» Рудзинский писал: «Уже будучи юнкером, я возненавидел военную службу; при встречах в лагерях на Ходынском поле со студентами Петровской земледельческой академии крепко засела мысль – отслужить в полку 4 года (обязательных за казенное обу-



Дионисий Леопольдович Рудзинский.

чение) и поступить вольным слушателем в Академию, что и осуществил в 1889 г.»<sup>22</sup>. В Петровской земледельческой академии Рудзинского особенно увлекали лекции К.А. Тимирязева по физиологии растений, К.Э. Линдемана по сравнительной анатомии и эмбриологии животных, А.П. Павлова по геологии, а также практические занятия в химической лаборатории. Окончание курса пришлось на 1893 г. – сложное время для академии, когда решался вопрос об ее закрытии «за политическое брожение в ее стенах и теоретический характер преподавания». Рудзинский получил не слишком обрадовавшее его назначение уездным земским агрономом в Кирсановский уезд Тамбовской губернии<sup>23</sup>. Вероятно, из-за денежных вознаграждений, статуса и научного интереса – весьма незначительных. Отправляясь из родных краев в Тамбов и оказавшись проездом в Москве, молодой агроном попал на открытие Московского сельскохозяйственного института (созданного вместо Академии благодаря поддержке тогдашнего министра земледелия и государственных имуществ А.С. Ермолова). Встретившийся ему профессор В.Р. Вильямс, узнав о «кислом» отношении Руд-



Лаборатория кафедры частного земледелия МСХИ.

зинского к предстоящей земской службе, предложил вместо этого ехать в Батум – устраивать чайные плантации для известного чаезаводчика Попова. Эта работа, вероятно, неплохо оплачиваемая, вполне устраивала Рудзинского. Но через год ему «пришлось уступить свое место другому работнику»\*. Вместо посадок чайных кустов молодому агроному поручили проводить химический анализ чайного листа (с целью ранжирования по цене) в лаборатории кафедры общего земледелия МСХИ; вскоре и эта работа была остановлена. Открылась возможность вновь ехать на юг, теперь в Таврическую губернию, для устройства земской агрономической станции в частном имении Термы под Каховкой. Уже действовала метеорологическая станция, были произведены посевы на опытном поле, выписаны приборы для химической лаборатории, но произошли какие-то несостыковки с

\* В Батуме работа, судя по всему, полностью устраивала ученого. Рудзинский не собирался возвращаться в Москву; отсюда фраза «уступить место»; так говорят о вынужденной смене работы.

выделением ежегодной субсидии на содержание станции (что было неременным условием дарителя земельного участка). Рудзинский снова оказался в МСХИ; В.Р. Вильямс предложил ему проводить почвенные исследования на полях орошения под Перервой и необходимые химические анализы сточных и профильтрованных вод в лаборатории<sup>24</sup>.

После этих более чем прозаических занятий в 1898 г. последовали назначения, которые перевернули жизнь Рудзинского. Дионисий Леопольдович стал ассистентом кафедры общего земледелия у В.Р. Вильямса<sup>25</sup>; почти одновременно он оказался хранителем сельскохозяйственного отдела Политехнического музея (также под началом Вильямса).

В МСХИ помимо занятий со студентами Рудзинский должен был «высевать на опытном поле коллекцию сортов культурных растений». Коллекционный питомник (в некоторых работах даже ботанический музей<sup>26</sup>) опытного поля стал основой для первого государственного селекционного учреждения – Селекционной станции МСХИ. Рудзинскому было поручено

курировать сохранение и пополнение коллекций: в его обязанности входило изучение сортового разнообразия ряда культур и размножение чистосортных семян, получаемых главным образом из-за границы. Постепенно эта работа «путем изучения морфологических и физиологических типов, все более и более приближалась к деятельности сортовода, и в 1902 г. был заложен первый селекционный питомник, в котором высевались пшеница озимая и яровая и овес»<sup>27</sup>.

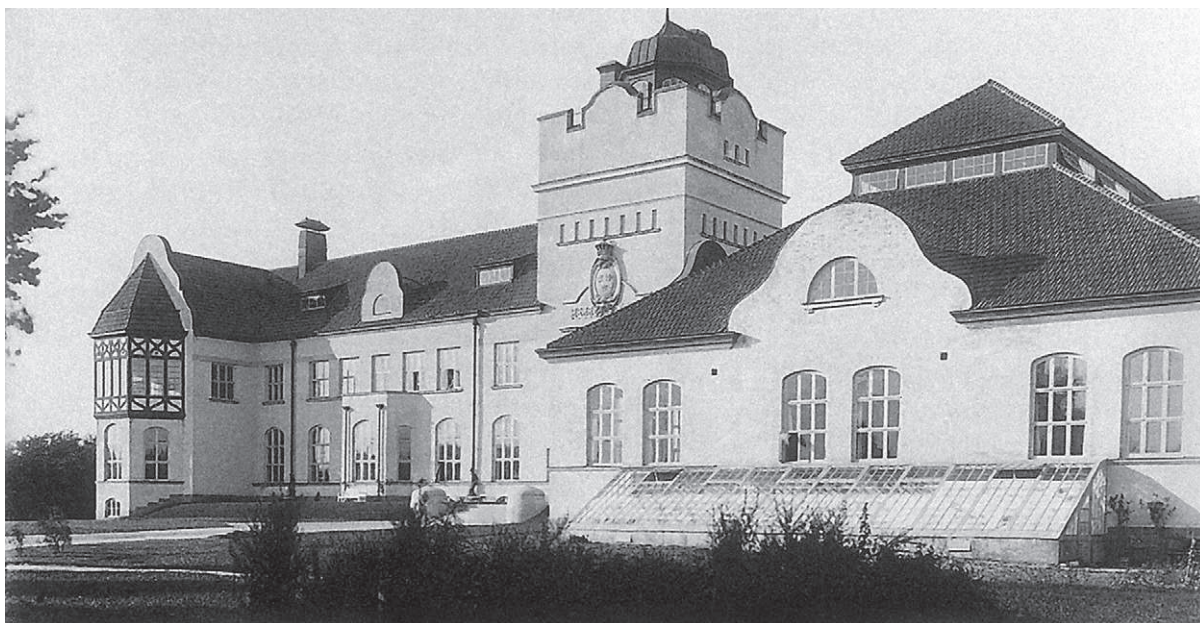
Работа с коллекциями сортов действительно увлекла Рудзинского; он не ограничился задачами репродукции и стал проводить массовый отбор лучших растений с целью улучшения посевного материала отдельных сортов. Весной 1902 г. МСХИ направил Рудзинского в Германию для прослушивания курса в университетах (в частности, лекций по селекции профессора К. Рюмкера в Бреславле) и посещения известных семеноводческих хозяйств. Знакомство с немецкими селекционными станциями и знаменитым шведским центром в Свалёфе сделали Рудзинского активным сторонником и пропагандистом развития селекции в России. Цель, поставленная ученым, была амбициозна – убедить публику и власть в необходимости создания селекционных станций<sup>28</sup>.

Вернувшись в Россию, Рудзинский выступил на Втором всероссийском съезде деятелей по опытному делу в 1902 г. с докладом «О селекционных семенных станциях в Европе и необходимости таковых в России». Вероятно, это было первое публичное заявление, в котором не только декларировалась необходимость создания селекционных станций, но впервые было заявлено имя «селекция» в новом, дисциплинарном, контексте. Чтобы оценить отношение к селекции в стране, где, на первый взгляд, уже давно велись селекционные работы и существовали станции (см. выше), достаточно сказать, что коллеги Рудзинского, делегаты съезда, всего лишь рекомендовали «одобрить доклад»<sup>29</sup>, но дальнейшего развития предложение не получило.

В том же 1902 г. началась история создания при МСХИ селекционной станции. Заметим, что в подавляющем большинстве исторических работ годом начала селекции назван 1903 г.<sup>30</sup>; на эту дату указывал и сам Рудзинский<sup>31</sup>. Мы полагаем, что здесь нет противоречий: исходным материалом для Рудзинского служили сорта сель-

скохозяйственных растений, семена которых были привезены им из Германии и Швеции (из Свалёфа). Поездка завершилась летом 1902 г.; по крайней мере озимые Рудзинский должен был посеять еще осенью 1902 г. Действительно, есть указания на то, что именно осенью 1902 г. на площадках коллекционного питомника Рудзинский заложил первые опытные деланки с озимой пшеницей и овсом (высевая шведские семена), а в 1903 г. – со множеством других выбранных для селекции культур – картофелем, горохом, рожью, клевером и др. И уже к 1903 г. и другим годам относится замечание, что коллекции «пополнились после специальной поездки ... по русским хозяйствам в различные районы для собирания материалов»<sup>32</sup>. Селекционный питомник на момент своего основания располагал более чем скромной площадью – 1550 кв. саженей, но к 1912 г. имел уже 7,5 десятин земли (которые были частично отрезаны от опытного поля МСХИ, частично – от институтской фермы).

Используя знания, полученные в поездке по станциям Западной Европы, Рудзинский именно из Свалёфа «позаимствовал метод индивидуального отбора растений с целью выделения чистых сортов из смеси их (популяций)». После введения В. Иоганнсеном в 1903 г. представлений о генотипе и «чистых линиях» этот метод, по сути представлявший собой выделение из популяций чистых линий, стали называть «методом чистых линий». По замечанию специалистов-современников, «по своей организации и по методике сортовыведения станция представляет собою в миниатюре шведскую селекционную станцию в Свалёфе»<sup>33</sup>. Земельный участок был поделен на (1) основной, или коллекционный питомник, (2) селекционный питомник, где высаживались линии, отобранные из материала коллекционного питомника, (3) контрольный участок для продолжения изучения константности линий и размножения лучших из них, (4) первое и (5) второе поля размножения для выделенных линий в стандартных (максимально приближенных к производственным) условиях. Объем работ был достаточно велик: например из 3 тыс. образцов озимой пшеницы, собранных из различных регионов России, а также из Западной Европы и США, было получено 8000 представляющих интерес форм, в процессе испытания которых



Главное здание Свалёфской селекционной станции.

лишь 12 чистых линий были признаны заслуживающими дальнейшей селекции. При этом Рудзинский долгое время работал один: ему помогали лишь 3–4 постоянных рабочих «и в летнее время – 10–12 пололок». Уже к 1908 г. были получены первые сорта озимой пшеницы, представленные Рудзинским на Всероссийскую выставку в Петербурге и получившие Большую золотую медаль.

Шесть лет научные эксперименты проводились за счет средств кафедры. Вопрос о создании специальной *семенной селекционной станции* при МСХИ в руководстве института обсуждался с конца 1904 г.; Рудзинский обратился с этим предложением, вероятно, в начале года<sup>34</sup>. В 1908 г. станция была официально включена в смету Департамента земледелия Главного управления землеустройства и земледелия, который стал отпускать специальные средства именно на *селекционные работы*. В 1909 г. появились практиканты. В 1910 г. Д.Л. Рудзинский был официально назначен заведующим Селекционной станции при МСХИ с преподаванием курса селекции. Еще некоторое время ушло на строительные работы, получение дополнительных, по тем меркам весьма значительных, площадей для опытных участков<sup>35</sup>. Тогда же Рудзинский был командирован Департаментом земледелия в США для ознакомления с постановкой селек-

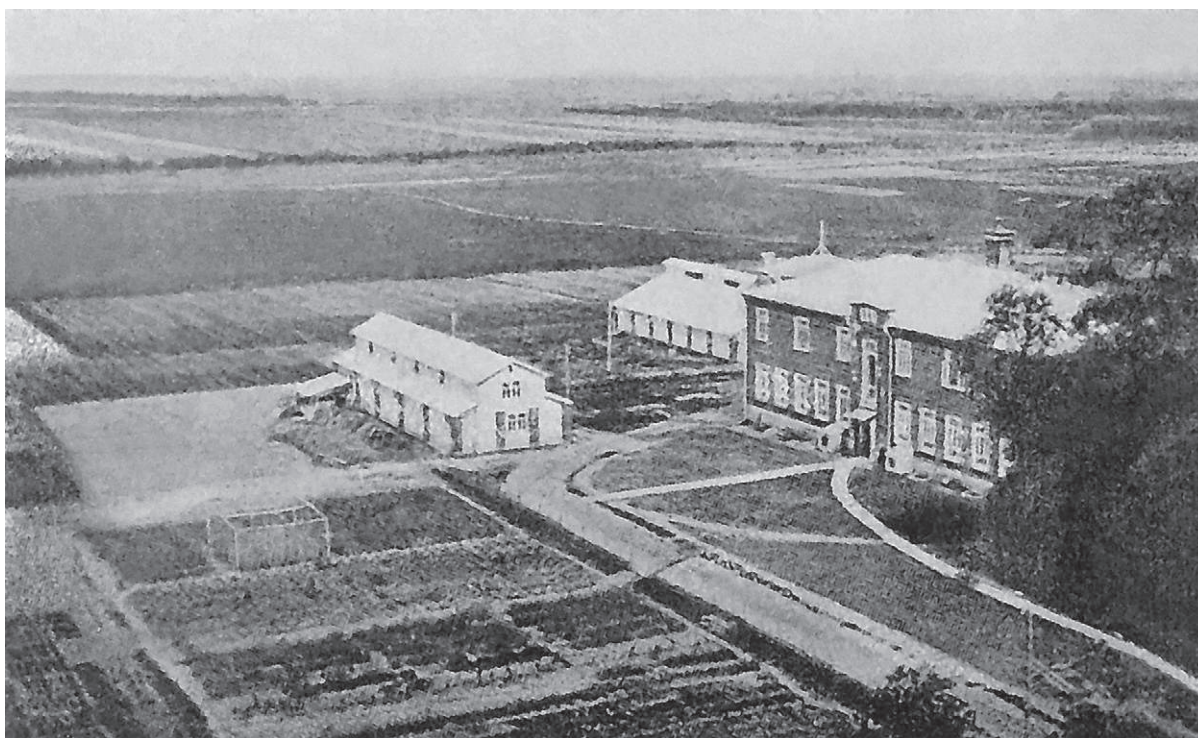
ционной и семеноводческой работы. Проехав по университетам и опытным станциям Калифорнии, Северной Дакоты, Миннесоты, посетив Канаду, Рудзинский вез домой огромную коллекцию семян зерновых и других культур; на обратном пути еще раз побывал в столь важном для него Свалёфе. Тем временем (1912 г.) в Москве завершились возведение нового здания и оборудование помещений; станция начала функционировать в качестве полноценного опытного учреждения со штатом сотрудников. Был приглашен помощник – С.И. Жегалов, который занялся гибридизационными экспериментами с овсом; сотрудники-селекционеры А.Г. Лорх, Т.В. Асеева, О.В. Якушкина, К.И. Пангалло распределили между собой работы с другими селективируемыми культурами. Молодой практикант Н.И. Вавилов выполнял работы по селекции на устойчивость к болезням (мучнистая роса, ржавчина), которые впоследствии были положены в основу созданного им учения об иммунитете растений. По свидетельству Вавилова, основой для наблюдений и экспериментов служила богатая коллекция пшениц и овсов, уже имевшаяся на станции. Выведенные Рудзинским сорта озимой пшеницы Московская 2411 и Московская 2453, овса Московский А-315, гороха Московский В-559 и льна 806/3 пользовались в свое время большой популярностью.

Не менее важным вкладом в дисциплинаризацию селекции стала преподавательская деятельность Рудзинского. Он начал читать первый в России курс лекций в области селекции. О первом наброске этого курса можно судить по опубликованному варианту 1904 г. Чтение первоначально проходило в Политехническом музее в 1904 г., где Рудзинский отвечал за сельскохозяйственную секцию – на так называемых «Воскресных бесплатных лекциях для посетителей». Насколько посещаемыми были эти лекции, кто именно слушал Рудзинского, что могла не слишком подготовленная публика извлечь из очень специальных рассуждений о селекции – мы не знаем. Затем лекции читались в МСХИ (какой статус имел этот курс, каким было содержание, насколько «официальным» он был до 1910 г. – также не ясно). Но по крайней мере в 1905 г. студент П.И. Лисицын, впоследствии известный селекционер, «слушал лекции по сортовыведению» у Рудзинского в МСХИ<sup>36</sup>. Известны знаменитые «среды» – дни проведения научного семинара для студентов и практикантов, где именно молодежь делала научные доклады. Безусловной «звездой» группы в 1911–1912 гг. был «прикомандированный» к

селекционной станции практикант Н.И. Вавилов. Как вспоминала Л.П. Бреславец, «слушая доклады Николая Ивановича, он [Рудзинский – О.Е.] не мог сдерживать довольной улыбки»<sup>37</sup>. При этом Дионисий Леопольдович не стеснялся признаться, что «о большей части публикаций по обсуждаемому предмету он узнал только из доклада ученика».

Идеологические установки, заявленные в лекциях и на семинаре, экспериментальные практики, введенные Рудзинским на опытном поле, обнаружили особый взгляд на селекцию как новую область научного знания. Поэтому представляется уместным сказать несколько слов о теоретических воззрениях в биологии конца XIX в., повлиявших на умы российских селекционеров. Сделав небольшое отступление, обратимся к общей атмосфере в российском естествознании в тот период, когда в мировую науку вошли законы Менделя, стала развиваться генетика, и селекционеры получили возможность новой интерпретации наблюдаемого в ходе селекционной практики.

К концу XIX в., несмотря на чрезвычайную популярность дарвинизма в академических кругах империи<sup>38</sup>, в среде ученых-растениеводов



Здание Селекционной станции МСХИ, 1912 г.

стали возникать сомнения в справедливости некоторых аспектов этого учения<sup>39</sup>. Практика растениеводства, где предпосылкой к возникновению нового вида – в природе ли или в процессе отбора человеком – оказывалось индивидуальное растение с резкими отличиями, противоречила идее постепенного накапливания наследственных изменений. Так, известный ботаникогеограф, систематик и флорист, главный ботаник Ботанического сада и директор Ботанического музея Академии наук С.И. Коржинский на основании собственных многолетних исследований установил: большинство культивируемых растений получены не массовым непрерывным отбором, а в результате выделения и усиления внезапных отклонений. Свою теорию Коржинский изложил в работе 1899 г. «Гетерогенезис и эволюция»<sup>40</sup>.

Подробно объяснив, что он понимает под гетерогенезом («гетерогенез – явление, которое состоит в том, что среди однородного потомства ... неожиданно появляются отдельные экземпляры, резко отличающиеся от всех остальных. Вырастая, эти экземпляры сохраняют все свои особенности и передают их по наследству, давая таким образом начало особой расе»), Коржинский заключил, что культурные формы – результат отбора и умножения внезапных отклонений, а также гибридизации. Эти выводы Коржинский распространил на происхождение видов в природе, проведя детальное сравнение дарвиновской «теории трансмутации» и «теории гетерогенезиса». Среди базовых расхождений: непрерывность отбора и изменчивости видов (по Дарвину) – неизменность, стабильность видов, которые «отщепляют от себя новые формы путем гетерогенеза» (по Коржинскому); «борьба за существование и вытекающий из нее отбор как главный фактор эволюции» (по Дарвину) – трактовка тех же самых процессов как факторов, враждебных эволюции, ограничивающих получение новых форм (по Коржинскому). Итак, согласно Коржинскому, виды стабильны; их эволюция происходит не за счет постоянно накапливающихся изменений и отбора, а путем «гетерогенезиса» – процесса спонтанных вариаций, т. е. механизм эволюции – скачки, а не постепенные изменения. Коржинский различал «гетерогенные», наследственные вариации, которым отводил главную роль в

эволюции, и ненаследуемые модификации. Все сказанное позволило Коржинскому утверждать: «Что же касается до Дарвиновской теории трансмутации, объясняющей происхождение новых рас путем подбора и накопления “мелких и незаметных” индивидуальных признаков, ... постепенного перехода из одной расы в другую, то, по крайней мере, относительно садовых растений, она совершенно не соответствует действительности»<sup>41</sup>.

Нетрудно заметить, что идеи Коржинского оказались в фарватере мирового растениеводства, где менделизм, ответивший на многочисленные вопросы о механизмах отбора, оказался консолидирующей идеологией селекционеров-растениеводов. Мы так подробно остановились на теоретии гетерогенезиса, поскольку наряду с трудами классиков менделизма она самым непосредственным образом повлияла на научную позицию российских селекционеров, в том числе Рудзинского. В своем курсе лекций «По вопросам теории и практики семеноводства» (январь–февраль 1904 г., в опубликованном варианте они были разбиты на 8 выпусков) Рудзинский дал детальный анализ идей менделизма, показывая, что новое учение дает селекционеру<sup>42</sup>.

Отдавая дань теории Дарвина, объясняющей возникновение новых видов путем естественного отбора, Рудзинский изложил также представления С.И. Коржинского и Г. де Фриза о возможности «внезапного» мутационного происхождения новых форм. Именно «гетерогенные», или мутационные вариации важны для селекционера; по мнению Рудзинского, «резкие отклонения *мутирующих* растений и столь же резкие отклонения *гибридного* характера... ведут не только к возникновению нового сорта, но иногда и к получению новой ботанической разновидности или даже вида»<sup>43</sup>. Согласно Рудзинскому, теория гетерогенезиса Коржинского, предоставив селекционером «могучее средство для получения нового сорта», одновременно «внесла несколько существенных дополнений» в теорию естественного отбора (причем это были именно «дополнения, касающиеся внутренности здания, несколько не меняющие ни внешности, ни прочности его») <sup>44</sup>. Де Фриз и Коржинский преодолели главное узкое место теории: «тот факт, что среди существующих растительных и животных форм, отличающихся большим пос-

тоянством в передаче своих признаков, мы не встречаем переходных форм, которые должны были бы быть, если изменения накапливаются постепенно и постоянно»<sup>45</sup>. Подробно рассмотрев наблюдения и идеи Коржинского, результаты многолетних опытов де Фриза, Рудзинский далее изложил выводы, к которым пришел Мендель в результате изучения «уклонений гибридного характера». В разделе «О получении новых сортов путем искусственного опыления растений» читаем: «Мендель первый в конце 60-х годов прошлого столетия [1860-е годы – О.Е.] обнаружил главнейшие черты того правила, согласно которому идет у гибридов унаследование признаков, полученных от родителей»<sup>46</sup>. Правило, состоящее «в соединении и расщеплении гибридных признаков» – явление доминирования ( $A = Aa$ ) и расщепления в поколении гибридов по закону  $1 : 2 : 1$  – те результаты опытов Менделя, которые, согласно Рудзинскому, «представляют громадный интерес». Рудзинский полагал, что правила Менделя могут и должны играть важную роль в селекции: «Для семеноводов огромный интерес и значение приобретают те гибридные формы, которые совмещают в себе признаки родителей. ... Повторной гибридизацией можно признаки усиливать в ту или иную сторону»<sup>47</sup>. Рудзинский обращал внимание на важность экспериментального анализа результатов скрещиваний как для получения новых сортов путем гибридизации, так и для понимания процессов наследования (хотя теории наследственности он в лекциях не касался, отметив только, что «носителями наследственных свойств являются нуклеиновые нити»<sup>48</sup>). При этом лектор сетовал, что руководств по селекции («семеноводству») – «работ, в которых были бы сведены в систему все эти сведения [по теории и практике – О.Е.], очень мало»<sup>49</sup>.

Работ было действительно мало, но они все-таки имелись. Принадлежали они тем столичным и провинциальным ученым, которые оказались в «стане» менделистов. Среди них: А. Семповский, Э.Ю. Заленский, А.И. Стебут, Р.Э. Регель, А.А. Сапегин, П.В. Будрин и др. Каждый из них сделал чрезвычайно много для развития практической селекции и ее дисциплинарного становления.

Итак, менделизм в России так же, как и в других странах, стал консолидирующей

идеологией формирующегося селекционного сообщества. В то же время дисциплинарное строительство приобрело здесь специфические, российские формы. Для новой дисциплины было изобретено новое имя – *селекция* (от лат. *selectio* – отбор). Дело в том, что во всем мире эта дисциплина называется иначе: наиболее близка английскому «*plant breeding*» и немецкому «*Pflanzenzüchtung*» сложная русская конструкция *выведение сортов (пород) растений*, которую обычно упрощали до *сортосоводного дела, сортосовыведения, сортосоводства*<sup>50</sup>. Последние два термина, а также традиционное растениеводство (к которому в XX в. начали добавлять определение *племенное*) использовались в научной литературе рубежа XIX–XX вв. для обозначения занятий по селекции – «получению новых сортов сельскохозяйственных растений». Так, учебник И. Лебнера «*Pflanzenzüchtung für Gartenbaufachmann*» при переводе с немецкого в Петербурге приобрел название «Сортосоводство для садоводов», в Москве – «Основы селекции садовых растений»<sup>51</sup>. Использовались и другие термины – *семеноводство, племенное растениеводство* и пр.<sup>52</sup> Так, Д.Л. Рудзинский долгое время о своих селекционных работах писал как о *семеноводческих*. А.И. Стебут в своих статьях употреблял термины *сортосоводство, сортосовыведение*, расшифровывая как *селекция*: «... сортосоводством, или сортосовыведением [являются] учение и умение создавать более урожайные сорта»<sup>53</sup>. А.И. Стебут, как и Д.Л. Рудзинский, серьезно размышлял над ролью слова, понятия как движущей, консолидирующей силы науки. Во вступительной главе своей книги «Сортосоводство» он так определял ситуацию в отечественной селекции и необходимость введения нового термина (по А.И. Стебуту – *сортосоводство*): «Слова имеют громадное значение. Словом определяется понятие, словом же облегчается понимание друг друга. ... Не одно только пустое желание выдумать термин и тем самым стяжать себе славу «изобретателя» заставило меня придумать новое слово.... Как Д.Л. Рудзинский, один из пионеров сортосоводства, так и переводчики сочинения Фрувирта, воспользовались для заглавия словом «семеноводство». Таким образом, специальная литература устанавливает свой термин. Кроме этого термина в общей сельскохозяйственной литера-

туре, а также в разговорном языке встречается другой, пожалуй, более распространенный, чем “семеноводство”, термин “селекция”. Почему специальная литература разошлась в данном случае с общей и не воспользовалась словом “селекция”, неизвестно<sup>54</sup>. Тем не менее и «семеноводство» Рудзинского, и «сортководство» А.И. Стебута, и все другие термины, просуществовав параллельно с термином «селекция» в течение короткого периода, впоследствии были им окончательно вытеснены.

*Селекционер* – имя, выбранное для себя представителями новой дисциплины, – это ученый-агроном, который разделяет идеи менделевской генетики, использует современные научные интерпретации и практики при выведении новых сортов. Это имя устанавливало познавательную и институциональную дистанцию между новым поколением *селекционеров*, имевших научную подготовку, амбиции и мотивации, и более традиционными *растениеводами*. Оба типа практиков существовали в Европе и США под общим именем *plant breeders*<sup>55</sup>. Акцентирование новизны дисциплины произошло лишь в России с важными последствиями для этноса, самоидентификации и исследовательского выбора членов сообщества.

Впервые в новом контексте термин *селекция* употребил, по-видимому, именно Д.Л. Рудзинский в своем выступлении на уже упоминавшемся II Всероссийском съезде деятелей по опытному делу в 1902 г. Хотя Рудзинский, определяя «науку об улучшении и выведении новых сортов», использовал термин *семеноводство*<sup>56</sup>, он озаглавил свой доклад «О селекционных семенных станциях Западной Европы и об организации таковых в России». Доклад Рудзинского явился тем необходимым предвестником, который сигнализировал о будущем зарождении новой дисциплины. С двойного определения – *селекционные семенные*, – от которого постепенно отпала вторая часть (превратившись в самостоятельное направление – *семеноводство*), началось распространение и утверждение новой российской идентичности дисциплины селекция.

Этот процесс достиг критической точки на прошедшем в Харькове в 1911 г. I Всероссийском съезде по селекции сельскохозяйственных растений, семеноводству и распространению

семенного материала. Харьковский съезд, несомненно, сыграл ключевую роль в консолидации дисциплинарного сообщества в стране. Разобщенные до этого момента селекционеры *впервые* встретились, чтобы увидеть единомышленников, рассказать о своих проблемах, о своих работах. Они встретились на одном из агрономических форумов – на *первом профессиональном съезде по селекции*. Каким бы сложным ни было их положение «непризнанных первопроходцев», после съезда они впервые представляли *организацию* – с важными последствиями для самоидентификации членов сообщества и дисциплинарного строительства.

На съезд собралось более 250 делегатов; среди них: главноуправляющий Главного управления землеустройства и земледелия А.В. Кривошеин, глава Бюро по прикладной ботанике Р.Э. Регель, известные профессора-аграрники Д.Н. Прянишников, А.Е. Зайкевич, А.Н. Челинцев и др. Но главными участниками и докладчиками стали многочисленные представители опытных полей и станций, сотрудники селекционных опытных учреждений, земские агрономы и частные лица, занимающиеся селекцией<sup>57</sup>; больше половины собравшихся принадлежали к «общественному» сектору селекции. Специальное заявление с просьбой включить его в число участников поступило от Н.И. Вавилова, в то время мало кому известного выпускника МСХИ<sup>58</sup>.

Доклады, представленные на съезде, делились на две категории: в одних шла речь о ходе селекционных работ по отдельным культурам<sup>59</sup> и проблемам семеноводства<sup>60</sup>, другие были посвящены вопросам организации селекции – как в России, так и за рубежом<sup>61</sup>.

В формате настоящей статьи мы не можем даже кратко остановиться на содержании докладов и общей работе съезда, которая продолжалась пять дней. Скажем лишь, что по российской традиции участники съезда бесконечно критиковали всё и вся, признавая отставание отечественной науки. Однако если резюмировать выступления селекционеров-практиков и подвести общий итог, картина складывается иная:

– по каждой из основных сельскохозяйственных культур, выращиваемых в России, были либо начаты, либо запланированы селекционные работы;

– по некоторым культурам – сахарной свекле, озимой пшенице, овсу – уже имелись заметные результаты – первые сорта отечественной селекции;

– на съезде приняли важные организационные решения в области селекции: о необходимости подготовки специалистов по селекции, о создании сети селекционных станций, об учреждении российского общества селекционеров, о выпуске специализированного периодического издания, о регулярном созыве съездов<sup>62</sup>.

Не всем замыслам суждено было воплотиться в жизнь<sup>63</sup>. Был и еще один важный результат, который продемонстрировал съезд: в Харькове собрались единомышленники. В стране сложилось объединение селекционеров нового толка – приверженцев научной селекции, знатоков современной теории наследственности, сторонников менделизма. На работы Г. Менделя, Г. де Фриза, У. Бэтсона, В. Иоганнсена и других крупных авторитетов ссылались чуть ли не в каждом докладе; некоторые выступавшие представили подробный анализ современного состояния европейской и американской генетики и селекции. Возможно, поэтому специалист по селекции сахарной свеклы Э.Ю. Заленский начал свой доклад словами: «Я считаю лишним занимать ваше время изложением теории селекции, так как она вам хорошо известна»<sup>64</sup>. Благодаря съезду стало очевидно: дисциплинарное общество селекционеров в России – пусть и небольшое, с трудом себя пока воспроизводящее, с еще недостаточной институциональной базой – уже существует.

В 1912 г. был принят один из базовых законов в истории российской агрономической науки: закон о создании областных сельскохозяйственных опытных станций. Этот документ ознаменовал начало организованной работы государства и общественных структур по созданию научно обоснованной системы опытных учреждений в стране. Областная станция становилась главным элементом опытной сети, состоящей из районных станций и полей. Главный результат закона с точки зрения селекции: она на деле стала дисциплиной *grata*. Сторонникам селекции удалось почти невозможное: один из пунктов закона предписывал всем подобным учреждениям в обязательном порядке открыть *селекционные отделы* (структура областной станции предполагала существование несколь-

ких отделов, от химического до энтомологического, среди которых непременно присутствовал и отдел селекции). Была найдена компромиссная форма субсидирования создаваемых станций, при которой бремя финансовой нагрузки несли совместно земства и центральное правительство. Казначейство без промедления выделяло необходимые денежные суммы на организационные работы. В кратчайшие сроки удалось «достроить» до областных некоторые из наиболее полноценно оснащенных, работавших по расширенным программам опытные учреждения. Уже в 1912–1913 гг. официально открылись отделы селекции на областных (Саратовской, Шатиловской, Харьковской, Екатеринославской, Вятской и др.) и некоторых тогда еще районных опытных учреждениях (Безенчукская станция, Одесская станция, Краснокутское опытное поле, Омское опытное поле и др.). Началось создание абсолютно новых областных станций, таких, как Московская<sup>65</sup>.

Первая мировая война приостановила этот процесс. Станции лишились финансирования; многие сотрудники были призваны в армию. Так, Д.Л. Рудзинский был мобилизован и сначала зачислен в Вологодскую ополченческую дружину, откуда был отправлен на Варшавский фронт. Тем не менее об имперской России уже можно было говорить как о стране с медленно, но неуклонно развивающейся научной дисциплиной – селекцией. Вот количественные характеристики дисциплинарного строительства к 1915 г.: 12 специализированных селекционных станций, 10 из которых были общественными; еще на 30 опытных станциях и полях (также преимущественно негосударственных) – отделы селекции или программы селекционных исследований<sup>66</sup>; более 30 контрольных семенных и сортоиспытательных общественных станций<sup>67</sup>; в «общественных» высших учебных заведениях – в том или ином виде лекционные курсы по селекции и практические занятия (иногда в рамках курсов по растениеводству, общему земледелию и т. д.)<sup>68</sup>; несколько десятков учебников и практических руководств по селекции, главным образом переводных, издаваемых преимущественно на средства обществ сельского хозяйства и земств<sup>69</sup>; специализированная периодическая печать<sup>70</sup>; региональные общественные съезды по селекции<sup>71</sup>.

Все перечисленное – во многом результат общественных инициатив. Так, в 1911 г. А.И. Стебут в предисловии к своей книге «Сортоводство (селекция сельскохозяйственных растений)» отмечал: «Интерес к селекционным ... вопросам несомненно крепнет в России... И нельзя не отметить в высокой степени многозначительного и отрадного явления, что это движение совершается пока исключительно по частной, вернее общественной, инициативе. Это, пожалуй, первое дело, в котором с самого начала местные силы на свой страх рискнули начать новое дело»<sup>72</sup>. Тем более ценна деятельность Рудзинского по *академическому* утверждению дисциплины, что потребовало радикальных действий от ведомства земледелия. Рудзинский создал прецедент принятия *государственного решения* о необходимости селекционной работы (в МСХИ); за этим последовало множество важнейших шагов министерства, думы и правительства, которые в конечном счете определили первый этап государственного строительства селекции.

Дальнейшее, ставшее необычайно успешным, развитие селекции как дисциплины происходило уже в Советской России. Благодаря режиму крайнего благоприятствования селекции и семеноводству со стороны правительства большевиков за короткий срок – немногим более десятилетия – в стране появилось более 100 селекционных станций или отделений опытных станций<sup>73</sup>.

Сам Д.Л. Рудзинский наблюдал этот процесс издавна: в 1922 г. он вернулся в Литву, ставшую независимым государством, чтобы в ней заняться созданием селекционных учреждений. Несколько десятилетий его работы были связаны с Дотнурской селекционной станцией. Тем не менее в России Рудзинского никогда не забывали: пригласили на знаменитый Всесоюзный съезд по генетике, селекции семеноводству и племенному животноводству 1929 г., констатировавший «небывалый успех советской селекции». Почетный председатель Рудзинский мог наблюдать итог той работы, у истоков которой когда-то стоял и он сам. В 1946 г. «за выдающиеся заслуги в деле выведения высококачественных сортов сельскохозяйственных культур и организации селекционной работы», в связи с 80-летием Д.Л. Рудзинский

был награжден орденом Трудового Красного Знамени<sup>74</sup>.

В год празднования юбилея Н.И. Вавилова хотелось бы вспомнить об особом, одновременно уважительном и дружеском, отношении великого ученика к одному из своих наставников. Н.И. Вавилов никогда не прекращал переписку с Рудзинским, сообщал об успехах и проблемах, рассказывал о жизни новых селекционных институтов. Приглашая его на съезд 1929 г., писал: «Мы все желаем видеть Вас на съезде. Вы увидите всех своих учеников. Им несть числа: размножились, приумножились, как песок морской»<sup>75</sup>. Возможно, Рудзинский не принадлежал к числу «знаменитых учителей Вавилова», среди которых справедливо называют профессоров Н.Н. Худякова, В.Р. Вильямса, Д.Н. Прянишникова, Н.М. Кулагина и др. Но именно к Дионисию Леопольдовичу обращены такие строки Вавилова: «Часто вспоминаю Вас. На своей селекционной станции в Царском Селе водрузили Ваш портрет. К сожалению, от Вас лично у меня портрета нет, и я бы хотел его очень иметь»<sup>76</sup>.

### Литература и примечания\*

- <sup>1</sup> Вавилов Н.И. Пути советской селекции // Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции. М.: Наука, 1987. С. 40.
- <sup>2</sup> См., например: Бердышев А.П. От дикорастущих растений до культурной флоры. М.: Наука, 1984. 160 с.
- <sup>3</sup> «Цесарская» (царская, сарская) груша – результат «народной селекции» «сознательного», «донаучного» периода; так, в частности, считал генетик А.С. Серебровский, называя ее сортом, но отмечая при этом, что как она выведена – неизвестно. См.: Серебровский А.С. Селекция животных и растений. М.: Колос, 1969. С. 69–77.
- <sup>4</sup> См.: Елина О.Ю. От царских садов до опытных станций. Агрономические эксперименты в русской усадьбе // ВИЕТ. 2005. № 1. С. 3–38; № 2. С. 88–111; Елина О.Ю. От развлечений аристократов до декретов большевиков: вехи российской селекции. Конец XIX в.–1920-е гг. // Нестор. № 9. Вып. 3. СПб, 2005. С. 139–155. (На переломе. Отечественная наука в конце XIX–XX вв.: источники, исследования, историография).
- <sup>5</sup> Бобринский А.А. О цветении растений // Записки Лебединского общества сельскохозяйственной экономики за 1851 г. М., 1852. С. 35–59.

\* Литература и примечания даны в авторской редакции.

- <sup>6</sup> Левшин В.А. Цветоводство подробное, или Флора русская. М., 1826. В 2 ч. Ч. 1. С. 3.
- <sup>7</sup> Рамих Ф.Х. Плодовитая озимая рожь // Земледельческая газета. 1849. № 42. С. 412–413.
- <sup>8</sup> Стебут А.И. Сортоводство (селекция с.-х. растений). Харьков: Изд. Южно-русской сельскохоз. газеты, 1911. 220 с.
- <sup>9</sup> Никитина И.К. Хозяин и президент Императорского московского общества сельского хозяйства И.Н. Шатилов, 1824–1889. М.: Изд. журн. «Аграрная наука», 1999.
- <sup>10</sup> Огородничество и садоводство в Московской и смежных губерниях // Земледельческая газета, 1854. № 87. С. 695.
- <sup>11</sup> Васильченко И.Т. Иван Владимирович Мичурин. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 407 с.
- <sup>12</sup> О некоторых подробностях этого см. также: Чешко В.Ф. Наука и государство: методологический анализ социальной истории науки (генетика и селекция в России и Украине в советский период). Харьков: Основа, 1997.
- <sup>13</sup> Заленский Э.Ю. О селекции сахарной свекловицы // Тр. первого Всероссийского съезда деятелей по селекции сельскохозяйственных растений, семеноводству и распространению семенного материала 10–15 января в г. Харькове. Вып. 4. Доклады. Харьков, 1911. С. 7–21; цит. с. 20.
- <sup>14</sup> Сортоводные станции Сахаротреста. Киев: Изд. Сахаротреста, 1923. С. 203.
- <sup>15</sup> Сборник сведений о сельскохозяйственных опытных учреждениях Российской империи. Вып. 1. М.: Тип. М.П. Фроловой, 1911. С. 313.
- <sup>16</sup> Прянишников Д.Н. Мои воспоминания. М.: Сельхозгиз, 1958. С. 172.
- <sup>17</sup> Сортоводные станции Сахаротреста... С. 159–160.
- <sup>18</sup> Об истории создания опытной сети ВОС и результатах ее деятельности см.: Франкфурт С.Л. Культура сахарной свеклы по данным сети опытных полей Всероссийского общества сахарозаводчиков за десят. 1901–1910. Киев: Изд. ВОС, 1912; Франкфурт С.Л. и др. Программа деятельности Центральной опытной станции по культуре сахарной свеклы. 3-е изд. Киев: А.И. Гросман, 1914.
- <sup>19</sup> Заленский Э.Ю. Исторический обзор и селекция сахарной свеклы // Свекла в Западной России и Польше: В 2 т. СПб., 1919.
- <sup>20</sup> См.: Гончаров Н.П. К 250-летию селекции растений в России // Информ. вестник ВОГиС. 2005. Т. 9. № 3. С. 279–289.
- <sup>21</sup> См.: Елина О.Ю. Наука для сельского хозяйства в Российской империи: формы патронажа // ВИЕТ. 1995. № 1. С. 40–63.
- <sup>22</sup> Цит. по: Балашев Л.Л. Профессор Д.Л. Рудзинский // Селекция и семеноводство. (Особый выпуск). 1946. С. 67.
- <sup>23</sup> См.: ЦИАМ. Ф. 228 (МСХИ). Оп. 3. Д. 5045 (личное дело Д.Л. Рудзинского).
- <sup>24</sup> Бечюс К.М., Марков Х.Н. Пионер селекции. Вильнюс: Минтис, 1966. 152 с.; Компанеев М. Рудзинский Деонисий Леопольдович // Ученые агрономы России. Из истории агрономической науки. Кн. 2. М.: Колос, 1976. С. 118–125.
- <sup>25</sup> ЦИАМ. Ф. 228 (МСХИ). Оп. 2. Д. 197 (о зачислении Д.Л. Рудзинского на должность ассистента агронома при кафедре общего земледелия, 18 /IX/1898).
- <sup>26</sup> См., например: Баутин В.М., Казарезов В.В. Петровская (Тимирязевская) академия: начало (1865–1873 гг.) Т. 1. М.: Росинформагротех, 2005. С. 174.
- <sup>27</sup> Опытная станция по семеноводству при Московском сельскохозяйственном институте // Справочник по сельскохозяйственным опытным учреждениям России. М.: Тип. О.Л. Сомовой, 1912. С. 16–18; цит. с. 16.
- <sup>28</sup> О Рудзинском, посещении Свалёфа и устройстве станции в МСХИ см.: Elina O.Yu. Dionisy Rudzinsky, the plant breeding station at the Moscow Agricultural Academy and its contacts with Svalöf, 1900–1917 // Sveriges Utsädesfeorenings Tidskrift. 1997. V. 12. P. 225–234.
- <sup>29</sup> См.: РГИА. Ф. 382. (Ученый комитет Министерства земледелия) Оп. 9. Д. 264. Л. 9–17; Тр. Второго съезда деятелей по опытному делу в Санкт-Петербурге... Ч. I. Постановления и ходатайства съезда. СПб., 1905.
- <sup>30</sup> См., например: Говоров Л.И. Главнейшие практические результаты работ селекционной станции при Тимирязевской (Петровской) сельскохозяйственной академии: Описание селекционных сортов. Л.: Новая деревня, 1924. 68 с.; Пухальский А.В., Пухальский В.А. К 100-летию научной селекции растений в России // Селекция и семеноводство. 2003. С. 16–32; 100 лет российской научной селекции, 1903–2003. М.: Изд-во МСХА, 2003.
- <sup>31</sup> Отчет о деятельности станции за 1913 г. // МСХИ. Селекционная станция. № 4 / Под ред. Д.Л. Рудзинского. М.: Тип. т-ва И.Н. Кушнер и К, 1914.
- <sup>32</sup> Опытная станция по семеноводству... // Справочник по сельскохозяйственным опытным учреждениям России..., 1912. С. 16.
- <sup>33</sup> Там же. С. 16–18.
- <sup>34</sup> ЦИАМ. Ф. 228 (МСХИ). Оп. 1. Д. 66 (об устройстве при институте семенной селекционной станции и биологического питомника, с 27/XII/1904).
- <sup>35</sup> ЦИАМ. Ф. 228 (МСХИ). Оп. 1. ДД. 67, 76, 80, 83 (об устройстве семенной селекционной станции).
- <sup>36</sup> РГАЭ. Ф. 121 (Лебедевцев А.Н.). Оп. 1. Д. 391 (переписка с П.И. Лисицыным).

- <sup>37</sup> Бреславец Л.П. Науку он ставил выше всего // Николай Иванович Вавилов. Очерки, воспоминания, материалы. М.: Наука, 1987. С. 85.
- <sup>38</sup> О влиянии трудов Ч. Дарвина на селекцию, о дарвинизме как теоретической основе селекции во второй половине XX в. см.: Мирзоян Э.Н. История изучения индивидуального развития сельскохозяйственных животных в России. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 155 с.; Мирзоян Э.Н. Николай Иванович Вавилов и его учение. М.: Наука, 2007. 178 с.
- <sup>39</sup> Подобный «пересмотр» происходил не только в России; он типичен для фронта мировой науки в целом. См. об этом: Roll-Hansen N. The Genotype Theory of Wilhelm Johannsen and its Relations to Plant Breeding and the Study of Evolution // Centaurus. 1978. V. 20. P. 201–235.
- <sup>40</sup> Коржинский С.И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов. СПб., 1899. С. 36–39. [Записки Имп. АН. 1899. Т. 9. № 2].
- <sup>41</sup> Коржинский С.И. Гетерогенезис и эволюция (предварительное сообщение) // Изв. Имп. АН. 1899. Т. 10. № 3. С. 255–268; цит. с. 261. Скорая смерть в 1900 г. не позволила ученому завершить работу, а его учению получить мировую известность (хотя публикации Коржинского знал и цитировал создатель мутационной теории Г. де Фриз).
- <sup>42</sup> Рудзинский Д.Л. Лекции по вопросам теории и практики семеноводства. М.: Тип. О.Л. Сомовой, 1904. 128 с.; также издавались в «Вестнике сельского хозяйства» (1904, № 10–13, 16, 18, 19) под названием «По вопросам теории и практики семеноводства».
- <sup>43</sup> Рудзинский Д.Л. По вопросам теории и практики семеноводства // Вестник сел. хоз. 1904. № 11. С. 6.
- <sup>44</sup> Там же. С. 7–8.
- <sup>45</sup> Там же. С. 8.
- <sup>46</sup> Рудзинский Д.Л. По вопросам теории и практики семеноводства // Вестн. сел. хоз. 1904. № 19. С. 7.
- <sup>47</sup> Там же. С. 8.
- <sup>48</sup> Там же. С. 9.
- <sup>49</sup> Рудзинский Д.Л. По вопросам теории и практики семеноводства // Вестн. сел. хоз. 1904. № 10. С. 4.
- <sup>50</sup> На первый взгляд в выборе слова «селекция» для обозначения новой дисциплины просто подчеркивалась значимость основного метода, применяемого в то время в сортовыведении – отбора (массового или индивидуального). Но такое объяснение явно недостаточно, как недостаточны и ссылки на трудности перевода.
- <sup>51</sup> См.: Лебнер М. Сортоводство для садоводов / Пер. с нем. с доп. А.Н. Челинцева. СПб.: А.Ф. Девриен, 1912; Лебнер М. Основы селекции садовых растений / Пер. с нем. В.М. Энгельгардт, под ред. С.И. Жегалова. М.: А.И. Тер-Арутюнов, 1912 [Lebner M. Pflanzenzüchtung für Gartenbaufachmann. Berlin, 1909].
- <sup>52</sup> См.: Фрувирт К. Основы сельскохозяйственного семеноводства. Племенное сельскохозяйственное растениеводство / Пер. с нем. СПб., 1912 [Fruwirth K. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Pflanzen. Berlin, 1905]; Фриз де Г. Племенное растениеводство (сортоводство). СПб., 1910; Фрувирт К. Селекция кукурузы, кормовой свеклы и др. СПб.: Изд. ДЗ, 1914; Фрувирт К. Селекция колониальных растений. Пг., 1915;
- <sup>53</sup> Стебут А.И. К методике сортовыведения. Харьков: Изд. Южно-русской сельскохозяйственной газеты, 1910; Стебут А.И. Сортоводство (селекция сельскохозяйственных растений). Харьков: Изд. Южно-русской сельскохозяйственной газеты, 1911. С. 3.
- <sup>54</sup> Там же.
- <sup>55</sup> Webber H.J., Bessey E.A. Progress of Plant Breeding in the United States // Yearbook of Agriculture. 1899. P. 465–490.
- <sup>56</sup> Рудзинский Д.Л. О селекционных семенных станциях Западной Европы и об организации таковых в России // Тр. Второго съезда деятелей по сельскохозяйственному опытной делу в С.-Петербурге с 14 по 20 декабря 1902 г. Ч. 2. Протоколы заседаний съезда с приложениями некоторых докладов и сообщений. СПб., 1905. С. 21–52; цит. с. 27.
- <sup>57</sup> Материалы по созыву съезда, журналы заседаний и постановления // Тр. Первого Всероссийского съезда деятелей по селекции сельскохозяйственных растений, семеноводству и распространению семенного материала 10–15 января в г. Харькове. Вып. I. Ч. 1. Харьков, 1911.
- <sup>58</sup> ХОГА. Ф. 237. Оп. 1. Д. 1. Л. 104.
- <sup>59</sup> Доклады по селекции сельскохозяйственных растений и семеноводству // Тр. Первого съезда деятелей по селекции... . Вып. IV. 1911.
- <sup>60</sup> Доклады по опытной сортоводству, семеноводству и распространению семенного материала // Там же. Вып. III. Ч. 1/2. 1911.
- <sup>61</sup> Доклады по организации селекционного дела в России // Там же. Вып. II. 1911.
- <sup>62</sup> Материалы по созыву съезда, журналы заседаний и постановления // Там же. Вып. I. Ч. 3. 1911.
- <sup>63</sup> Идея создания Селекционного общества вылилась в организацию секции при Харьковском обществе сельского хозяйства. См.: Доклады по организации селекционного дела в России // Там же. Вып. II. 1911. С. 337–338. Журнал «Сельскохозяйственное растениеводство Юга России», где должны были печататься статьи по селекции, вероятно, выходил малыми тиражами или непродолжительное время, поскольку он известен нам

- лишь по ссылкам и упоминаниям в местных изданиях того периода. Например, на второй странице обложки книги П.В. Будрина о селекции (2-е изд.), где приведены данные об имеющихся в типографии изданиях в области сельского хозяйства, упоминается и указанный журнал. См.: Будрин П.В. Селекция сельскохозяйственных растений и значение ее в отношении хлебов. Харьков: Изд-во Харьковского о-ва сел. хоз-ва, 1913.
- <sup>64</sup> Доклады по опытному сортоводству, семеноводству и распространению семенного материала... Доклады по селекции сельскохозяйственных растений и семеноводству // Тр. ... съезда деятелей по селекции... . Вып. IV. 1911. С. 7.
- <sup>65</sup> О становлении системы опытных учреждений в России, законе 1912 г. и областных станциях см.: Елина О.Ю. Сельскохозяйственные опытные станции в начале 1920-х гг.: Советский вариант реформы // На переломе: Советская биология в 20–30-х годах / Под ред. Э.И. Колчинского. СПб, 1997. Вып. 1. С. 27–85; Савчук В.С., Елина О.Ю. Опытные сельскохозяйственные станции Российской империи: тенденции развития на рубеже XIX–XX вв. // Вестник Днепропетровского университета. Ист. и филос. науки и техники. 1998. Вып. 4. С. 96–111.
- <sup>66</sup> Агрономическая помощь в России / Под ред. В.В. Морачевского. Пг.: Издание ДЗ, 1914. С. 480–481.
- <sup>67</sup> Список сельскохозяйственных опытных и контрольных учреждений. Пг., 1915. С. 22–25.
- <sup>68</sup> Такие курсы читались в Москве – в МСХИ (Д.Л. Рудзинский) и на Высших Голицынских сельскохозяйственных курсах для женщин (С.И. Жегалов, Н.И. Вавилов (вводная лекция)), Санкт-Петербурге–Петрограде – на Стебутовских сельскохозяйственных курсах для женщин (Л.С. Иванова), в Новой Александрии (В.В. Колкунов). См.: Полумордвинова И.В. «Ученый с выдающейся эрудицией... верным глазом, редкой интуицией...» (штрихи к портрету С.И. Жегалова // ВИЕТ. 2007. № 2. С. 140–164; Отчет Высших Голицынских сельскохозяйственных курсов для женщин за 1911–1912 гг. по учебной части. М., 1912; Колкунов В.В. К вопросу об организации селекционных станций и учреждении кафедр по селекции // Тр. ... съезда деятелей по селекции... . Вып. II. 1911. С. 159–166. См. также Elina O. Yu. Dionisy Rudzinsky, the Plant Breeding Station at the Moscow Agricultural Academy..., 1997. P. 233.
- <sup>69</sup> См. перечисленные труды и руководства А.И. Стебута, А.А. Сапегина, П.В. Будрина и др.
- <sup>70</sup> Кроме издаваемых на общественные средства «Записок Императорского общества сельского хозяйства Южной России», «Южнорусской сельскохозяйственной газеты», «Агрономического журнала» (Харьковское общество сельского хозяйства), «Полтавских агрономических известий» (Полтавское губернское земство), «Земского агронома» (издавался на частные средства А.В. Тейтелем при поддержке общественных организаций Самарской губернии), следует отметить государственные издания, в которых также печатались статьи по селекции. Прежде всего – выходящие с 1908 г. «Труды Бюро по прикладной ботанике» (с 1918 г. – «Труды по прикладной ботанике и селекции»), а также основанный в 1900 г. «Журнал опытной агрономии» – главный печатный орган УК МЗиГИ.
- <sup>71</sup> Имеются в виду съезды в Харькове (1911 г.) и С.-Петербурге (1912 г.). Намеченный на 1915 г. съезд в Москве не состоялся из-за военных событий. См. об этом: ЦИАМ. Ф. 419. Оп. 1. Т. 2. Д. 2719–2721 (о созыве 2-го селекционного съезда в Москве в 1915 г.).
- <sup>72</sup> Стебут А.И. Сортководство (селекция сельскохозяйственных растений)..., 1911. С. V.
- <sup>73</sup> См., например: Селекция и семеноводство в СССР. Обзор результатов деятельности селекционных и семеноводственных организаций к 1923 г. / Под ред. В.В. Таланова. М.: Новая деревня, 1924.
- <sup>74</sup> См.: Балашев Л.Л. Профессор Д.Л. Рудзинский... С. 66, 69.
- <sup>75</sup> Д.Л. Рудзинскому. 19 декабря 1928 г. // Н.И. Вавилов. Научное наследие в письмах. Международная переписка. Т. II. 1927–1930. М.: Наука, 1997. С. 70.
- <sup>76</sup> Д.Л. Рудзинскому. 23 февраля 1923 г. // Н.И. Вавилов. Научное наследие в письмах. Международная переписка. Т. I. Петроградский период, 1921–1927. М.: Наука, 1994. С. 69.

## КОНСТАНТИН АНДРЕЕВИЧ ФЛЯКСБЕРГЕР – ОСНОВОПОЛОЖНИК НАУЧНОГО ИЗУЧЕНИЯ ПШЕНИЦЫ В РОССИИ

О.П. Митрофанова, Р.А. Удачин

Всероссийский НИИ растениеводства имени Н.И. Вавилова РАСХН, С.-Петербург,  
e-mail: o.mitrofanova@vir.nw.ru

В статье дан обзор научной деятельности выдающегося ботаника, классика систематики рода *Triticum* L. К.А. Фляксбергера. Благодаря его работам по прикладной ботанике в России 100 лет назад было начато систематическое научное изучение пшеницы. В 2007 г. отмечается юбилей этого события.

В этом году исполнилось 100 лет с тех пор, как начались планомерные научные исследования пшеницы в России. Это событие связано с принятием 1 сентября 1907 г. на работу в Бюро по прикладной ботанике (ныне Государственное научное учреждение «Государственный научный центр РФ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н.И. Вавилова Российской сельскохозяйственной академии», или ВИР) первого научного сотрудника, впоследствии выдающегося ученого ботаника, тритиколога Константина Андреевича Фляксбергера. До этого по пшенице проводились случайные исследования (Баталин, 1885; Богданов, 1890; Васильев, 1905), хотя на рубеже XVIII–XIX вв. эту культуру возделывали в Российской Империи на площади в 12,7 млн га (Белозерцев, 2005).

Цель настоящей статьи – дать обзор научной деятельности К.А. Фляксбергера и показать его вклад в становление отечественных исследований по пшенице. Научные достижения этого ученого мало известны широкому кругу читателей. В 1981 г. в Бюллетене ВИР (Вып. 106) вышли юбилейные статьи, рассматривающие результаты его трудов в контексте современного понимания проблем систематики, филогении и селекции пшеницы, а также библиографический указатель его работ. Опубликованы биографические очерки (Руденко, 1981; Павлухин, 1994). Однако влияние трудов этого ученого на работу с генетическими ресурсами пшеницы

и селекционным материалом испытывается до сих пор.

**Семья. Императорский Юрьевский университет.** Константин Андреевич Фляксбергер родился 5 сентября (23 августа) 1880 г. в г. Гродно в обрусевшей немецкой семье мелкого



К.А. Фляксбергер.

чиновника. В 1883 г. семья переехала в г. Ригу, где отец служил архивариусом, дослужился до чина коллежского асессора и умер в отставке в 1894 г., «оставив (как пишет Константин Андреевич в своей автобиографии) после себя 6 человек детей на 19 руб. в месяц пенсии». С четвертого класса гимназии ему пришлось помогать матери и зарабатывать «средства к жизни уроками» (Фляксбергер К.А. Личное дело. Л. 218).

В 1903 г. Константин Андреевич поступил в один из старейших в тогдашней России Императорский (Имп.) Юрьевский (ныне Тартуский, Эстония) университет. Он был зачислен студентом естественноисторического отделения физико-математического факультета. Как и прежде, освоение наук сопровождалось подработкой – репетиторством, а в летнее время – конторщиком на железной дороге. Специализацию К.А. Фляксбергер проходил по кафедре ботаники, которую в то время возглавлял крупнейший ученый, систематик, ботаник-географ, член-корреспондент С.-Петербургской Императорской академии наук Н.И. Кузнецов. Еще в студенческие годы Константин Андреевич проявил свои способности к научной работе. Во время учебы, проходя стажировку в Ботанической лаборатории Варшавского Императорского университета у профессора Д.И. Ивановского, он выполнил оригинальное исследование строения устьиц у погруженных в воду листьев различных видов *Lobelioideae* и впервые описал наличие особого тяжа, перегораживающего устьице. Результаты опытов им были доложены на заседании общества естествоиспытателей при Юрьевском университете (Фляксбергер, 1906). Две другие его студенческие работы были напечатаны позднее в «Трудах Ботанического сада Императорского Юрьевского университета» (Фляксбергер, 1910а, 1911). В 1907 г. по окончании университета с дипломом кандидата естественных наук, благодаря рекомендации Н.И. Кузнецова, он поступает в Бюро по прикладной ботанике помощником заведующего. В личном деле К.А. Фляксбергера хранится письмо от 31 июля 1907 г. к Р.Э. Регелю, в котором он пишет: «От Николая Ивановича Кузнецова я узнал, что Вы ищите себе помощника заведующего ботаническим Бюро. Если мои услуги могут Вам пригодиться, то я с удовольствием

заял бы это место с 1 сентября». В скором времени пришел положительный ответ от Р.Э. Регеля, и с 1 сентября 1907 г. в стенах этого учреждения началась почти 35-летняя научная, организаторская и общественная деятельность Константина Андреевича.

**Переезд в Санкт-Петербург. Бюро по прикладной ботанике 1907–1917 гг.** К.А. Фляксбергер пришел в Бюро в самом начале Столыпинской аграрной реформы, потребовавшей активизации и научных исследований в области сельского хозяйства. К 1907 г. все бюро Ученого комитета Главного управления земледелия и землеустройства (УК ГУЗиЗ) представляли собой практически справочные отделы по соответствующим отраслям сельского хозяйства. Так, в штате Бюро по прикладной ботанике (до прихода К.А. Фляксбергера) был лишь один заведующий Р.Э. Регель. В 1907 г. председателем УК ГУЗиЗ, при котором было Бюро по прикладной ботанике, стал князь Б.Б. Голицын. Благодаря его деятельности, активной позиции заведующего Бюро Р.Э. Регеля и секретаря Сельскохозяйственной комиссии в Государственной Думе Н.Л. Скалозубова бюджет Бюро существенно изменился (Гончаров, 2007): сначала с 3,0 тыс. руб. до 11,5 тыс. руб., что и позволило Р.Э. Регелю принять на работу К.А. Фляксбергера, а в 1908 г. у Бюро появилась возможность переехать в новое помещение, увеличить штат до 5 человек и начать издание Трудов Бюро по прикладной ботанике. В 1914 г. бюджет Бюро составлял уже 324 тыс. рублей. Поэтому не случайно в составленном Р.Э. Регелем в 1915 г. обзоре о деятельности Бюро за первое двадцатилетие его существования результаты исследований за 1894–1906 гг. заняли менее 30 страниц, а за 1907–1914 гг. – свыше 550 (Регель, 1915).

В Бюро К.А. Фляксбергеру наряду с выполнением обязанностей помощника заведующего было поручено вести также раздел по изучению пшеницы всей России. Уже через год в первом томе «Трудов Бюро...» была опубликована первая научная работа К.А. Фляксбергера (1908а) по пшенице «Определитель разновидностей настоящих хлебов по Кернике». Это авторский перевод изданной в 1885 г. в Германии работы F. Körnicke (1885) с подробными разъяснениями использованных в ней терминов. К моменту

выхода перевода в отечественной ботанической литературе были определители растений дикой флоры, в которых описание культурных растений, как правило, занимало не более одной страницы. Специальных отечественных работ по систематике последних вообще не было. Между тем умение определять возделываемые растения имело большое практическое значение для агрономов и сельских хозяев, особенно в связи с путаницей и неопределенностью, которые появились после введения понятия «сорт». Под ним понимали или «продукты интенсивной культуры, теряющие свои особенности при посеве в неблагоприятных условиях, или просто торговые марки» (Фляксбергер, 1908а, С. 95). Создавшаяся ситуация побудила Р.Э. Регеля предложить К.А. Фляксбергеру осуществить перевод «Определителя...» Ф. Кёрнике, в котором автор первым разделил культурные злаки на настоящие (пшеница, рожь, ячмень, овес) и ненастоящие (рис, кукуруза, просо и др.) хлеба, а для различения и выделения в их составе более мелких групп растений (видов, подвидов, разновидностей) применил простые четкие морфологические признаки, такие, как наличие или отсутствие остей, наличие опушения на колосковых и цветковых чешуях, окраска чешуй и зерен. Относительно сортов Ф. Кёрнике писал, что «сорта какой-нибудь разновидности должны обладать характерными признаками последней, но они имеют еще другие признаки, менее бросающиеся в глаза, но весьма важные для сельского хозяйства, признаки, остающиеся константными при последующих посевах, сюда относятся вегетационный период (яровые или озимые хлеба, рано или поздно созревающие при одинаковых условиях), высота растения, длина и большей частью густота колоса, величина зерна, более легкое их выпадение, более сильная кустистость, выносливость при неблагоприятных условиях и т. д.» (Цит. по: Фляксбергер, 1908а, С. 95, 96). Во введении к определителю К.А. Фляксбергер отмечал, что изучение сорта наиболее важно для сельского хозяйства, но прежде чем к нему приступать, необходимо составить ясное представление о различиях разновидностей, а уже потом рассматривать сорта внутри них. Такую последовательность можно объяснить еще тем, что разновидности легко определить, а сорта требуют специаль-

ного изучения с проверкой их особенностей в полевых условиях. В своей работе Ф. Кёрнике не рассматривал сорта, а завершал описание каждого вида разновидностями. К.А. Фляксбергер считал, что «его (читай Ф. Кёрнике) система разновидностей, как система ботаника-систематика, построенная на чисто научных принципах, ... останется навсегда этой основой и будет подвергаться только частичным изменениям» (С. 96). Труд Константина Андреевича сразу же получил в России очень высокую оценку. Именно по этому определителю Н.И. Вавилов, будучи еще студентом, узнал об авторе и хотел с ним познакомиться лично, что и осуществил в 1911–1912 г. – как практикант Бюро по прикладной ботанике.

С 1908 г. Константин Андреевич активно включился в экспедиционные обследования, сборы и изучение пшеницы. Он объездил почти всю Российскую империю от Закавказья до Туркестана и от Варшавы до Владивостока, привлекая местный материал из разных хозяйств, крестьянских полей и сельскохозяйственных выставок, планировал и принимал участие в полевом изучении пшеницы (Павлухин, 1994). Так, в 1909–1910 гг. по его плану проводили весенний и осенний посевы пшеницы в Загнице (Лифляндская губерния), на Караязском (Тифлисская губерния) и Богородицком (Курская губерния) опытных полях, в Ченстоховском уезде (Петровская губерния) и Тертерах (Елизаветпольская губерния) (Фляксбергер, 1929д). Только на этих участках было посеяно около 1 тыс. образцов мягкой и твердой пшеницы из разных стран и дана оценка их перезимовке, времени прохождения фаз развития и урожайности.

Наряду с научной работой он выполнял различные поручения. В 1910–1911 гг. занимался организацией селекционных исследований и обучал сотрудников разбору снопового материала по разновидностям на Краснокутской сельскохозяйственной опытной станции (Фляксбергер. Личное дело. Л. 207; Германцев, Ильина, 2000). В то время на станцию поступали образцы пшеницы из многих губерний и уездов России. В 1911–1912 гг. на станции путем индивидуального отбора из Асхабадского образца и образца с поля села Малого Узенья (Самарская губерния) были выведены известные засухоустойчивые сорта яровой мягкой и твердой пшеницы Эритроспер-

мум 841 и Мелянопус 69 соответственно (Руководство..., 1928). Как источники засухоустойчивости они не потеряли своего значения и в наше время. Возможно, в их создании была доля участия и К.А. Фляксбергера.

Однако основное время К.А. Фляксбергер тратил на обработку сведений и ботаническое изучение колосового и зернового материала пшеницы, который поступал в Бюро от опытных земских учреждений, отдельных землевладельцев, лесничих и прочих лиц. Чтобы собрать возделываемые сорта в Российской Империи, Р.Э. Регель как заведующий Бюро в течение ряда лет обращался с просьбой к сотрудникам разных учреждений и частным лицам о присылке образцов зерновых культур, выращиваемых в их местности, вместе с краткой характеристикой в форме ответов «по специальному вопроснику». Многие откликнулись на эту просьбу и прислали материал в Бюро. Для выполнения всей работы с пшеницей в период с 1908 по 1919 гг. у К.А. Фляксбергера была всего одна помощница – Надежда Степановна Ковалевская, выполнявшая основной объем крайне тяжелой кропотливой технической работы (Фляксбергер, 1922/1923а). Благодаря этому Константин Андреевич как специалист имел возможность тратить время и силы исключительно на научные разработки. В результате проведенного изучения присланного в Бюро материала были охарактеризованы сорта пшеницы Томской (Фляксбергер, 1908б) и Тобольской (Скалозубов, Фляксбергер, 1909) губерний, Семиреченской области (Фляксбергер, 1910б), других губерний и областей (Фляксбергер, 1909, 1912а, 1915а). Стало очевидным, что «местные русские сорта хлебов представляют собой смесь различных константных (наследственных) форм в различных пропорциях», причем «народные» названия не дают представления о том, какая или какие формы возделываются (Регель и др., 1910). Например, сорт под названием Красноколоска включал следующие разновидности: в Вологодской губернии – *lutescens* (основная) с примесью *erythrospermum* и *ferrugineum*, Могилевской – *alborubrum*; Орловской – *milturum* (основная), *lutescens*, *ferrugineum*; Пермской – *ferrugineum* (основная), *erythrospermum*; *milturum* и *lutescens*, Тифлисской – *ferrugineum* и *milturum*. К 1910 г. К.А. Фляксбергер составил

целую коллекцию колосьев важнейших разновидностей пшениц России и описал ее (Фляксбергер, 1910в). Он написал инструкцию о том, как нужно собирать образцы и сведения о них, чтобы на основании этого материала можно было охарактеризовать ту или иную область (Фляксбергер, 1912б), а спустя годы составил методические указания по сбору возделываемых растений для научно-прикладных целей (Фляксбергер, 1922/1923б). На состоявшемся в январе 1912 г. в Санкт-Петербурге под председательством Р.Э. Регеля Областном съезде по селекции и семеноводству, где присутствовали также представители других регионов России, он выступил с докладом «Необходимость классификации пшениц для практических целей» (Фляксбергер, 1912в). В нем еще раз было акцентировано внимание на то, что местные названия не характеризуют формы возделываемой пшеницы, а в опытных учреждениях исследуют их именно под местными названиями без какой-либо предварительной проверки. При большом разнообразии форм пшеницы в России невозможно понять, какие из них испытывали и использовали селекционеры в той или иной местности, и сравнить полученные данные. Поэтому он предложил относить эти формы для общей ориентировки к научно установленным разновидностям. Предложение о применении единой ботанической номенклатуры было единогласно принято съездом.

Для реализации постановления Съезда, создания на местах условий для работы с формами возделываемой пшеницы, а также для получения данных, пригодных для сравнения и принятия решения, которые из форм и где можно возделывать и экономически выгодно это делать, К.А. Фляксбергер в 1915 г. опубликовал свой «Определитель пшениц», частью иллюстрированный (Фляксбергер, 1915б). При составлении его он использовал собранный к тому времени в Бюро по прикладной ботанике обширный материал по российской пшенице (если в 1907 г. коллекция пшеницы насчитывала 320 образцов, то в 1914 г. – 4000). В новом «Определителе» были приведены все известные как в русской, так и иностранной литературе разновидности пшеницы, указаны места их возделывания и даны русские названия сортов, в составе которых чаще всего их можно обнаружить. В

мировой литературе после F. Körnicke (1885) не был опубликован ни один новый определитель пшеницы. Труд К.А. Фляксбергера выдвинул его в число ведущих тритикологов мира. В своем определителе он рассмотрел восемь видов пшеницы (в настоящей статье приведены полные и сокращенные названия видов так, как они даны в трудах К.А. Фляксбергера): *T. monococcum* L., *T. dicoccum* Schrank, *T. durum* Desf., *T. turgidum* L., *T. polonicum* L., *T. spelta* L., *T. vulgare* Vill. и *T. compactum* Host. Впервые обработал дикие однозернянку и двузернянку и установил для последней три новые разновидности. Для классификации мягкой пшеницы ввел новый признак – «вздутость чешуй», который был им ранее рассмотрен в статье (Фляксбергер, 1910б), и описал новые разновидности.

В это же время опубликовал он и работы по ботаническому изучению скороспелых и засухоустойчивых форм пшеницы (Фляксбергер, 1910г, 1912г), а также сделанный им перевод работы Г. Менделя «Опыты над растительными гибридами» (Мендель, 1910). В предисловии К.А. Фляксбергер писал, что «при все возрастающем значении скрещивания в сельскохозяйственной практике знакомство если не с подлинником труда Менделя, то, во всяком случае, с его по возможности точным переводом должно принести свою долю пользы, что и побудило меня перевести означенный труд» (Фляксбергер, 1929а, С. 482). Это был первый полный перевод классической работы Г. Менделя на русский язык. Почти через 20 лет он снова будет заниматься изданием трудов этого ученого (Мендель, 1929), но теперь уже полного собрания и напишет к ним очерк «Грегор Мендель и его законы наследственности» (Фляксбергер, 1929ж, С. 5–10).

В 1913 г. К.А. Фляксбергер успешно сдает экзамены на степень магистра ботаники в родном университете. По заданию Комиссии Российской академии наук по изучению естественных производительных сил России готовит обзор «Пшеницы России» (1917), содержащий общие сведения о пшенице как продовольственной культуре и свойствах ее зерна, урожайности в разных странах и в России, описание местных сортов по их ботаническому составу. В обзоре вновь отмечена необходимость детальной разработки научной номенклатуры

при сравнительной оценке урожайности местных сортов. В представлении от 12 сентября 1917 г. на избрание К.А. Фляксбергера ученым специалистом Отдела прикладной ботаники и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета (с 1916 г. так стали называть бывшее Бюро по прикладной ботанике) Р.Э. Регель охарактеризовал его научную деятельность следующим образом: «К.А. Фляксбергер является, бесспорно, первым знатоком пшениц в России и таковым признан. Его работами пользуются и к его мнению прислушиваются все специалисты и селекционеры в России, работающие с пшеницей. Строго говоря, с работ К.А. Фляксбергера только и началось в России систематически планомерное научное изучение форм нашего важнейшего хлеба – пшеницы. Его работы пользуются известностью также и за границей, особенно в Англии и Японии, где первые специалисты по изучению пшениц (как-то профессор Персиваль и профессор Минами) находятся в постоянной переписке с ним, и работы его за границей часто цитируются и реферируются в специальных органах. ... Основное свойство К.А. Фляксбергера – его щепетильная научная точность и добросовестность в работе, что сказывается не только на его научных работах, но и во всех прочих работах...» (Фляксбергер. Личное дело. Л. 36–38). По ходатайству Р.Э. Регеля приказом от 5 февраля 1914 г. по ГУЗиЗ Константин Андреевич был назначен чиновником особых поручений VIII класса, а в январе 1918 г. утвержден как ученый специалист Отдела прикладной ботаники и селекции, заведующий отделением хлебных злаков (Фляксбергер. Личное дело. Л. 18).

Позднее в отчете о деятельности Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур за 1924–1925 гг. он назовет в качестве наиболее важных научных достижений за период с 1907 по 1917 гг. осознание необходимости перехода к «единообразной научной номенклатуре», изучение разновидностного состава сортов России и селекционную работу. Однако первая мировая война и Октябрьская революция помешали этому.

**Годы эвакуации.** В 1917 г. Р.Э. Регель, чтобы сохранить своих ведущих сотрудников, организует их отъезд (откомандирование) из Петрограда. В сентябре 1917 г. К.А. Фляксбер-

гер отправил свою жену Лидию Николаевну с обоими сыновьями Аркадием и Борисом в г. Обоянь Курской губернии, а сам только 3 января 1918 г. получил удостоверение, что для поправки расстроенного здоровья ему предоставлен отпуск на 2 месяца в Курскую и Воронежскую губернии, а по его истечении он командировается в эти же губернии для ознакомления на местах с возделываемыми пшеницами (Фляксбергер. Личное дело. Л. 39, 42). Во время гражданской войны и военной интервенции 1918–1920 гг. г. Обоянь оказался в зоне боевых действий, и семья в полной мере испытала многочасовые бомбардировки шрапнельными снарядами, разруху войны, недостаток в продуктах питания и информационный голод (Фляксбергер. Личное дело. Л. 58–62; Руденко, 1981). Однако даже в таких условиях Константин Андреевич занимался огородничеством и пытался «кое-что делать ... по пшеницам». Вместе с инспектором народных училищ на земских лошадях совершил объезд многих хуторов Обоянского уезда, собирал сведения, разбирал во время уборки на полях пшеницу (Фляксбергер. Личное дело. Л. 63). В июле 1919 г. им были сделаны селекционные посевы образцов хлебов на Казацком агрономическом участке в с. Усланке и в хозяйстве Обоянской практической школы садоводства, о чем свидетельствуют выданные ему Удостоверения (Фляксбергер. Личное дело. Л. 76, 77). Семья Фляксбергеров не спешила возвращаться в Петроград, где условия жизни в то время были еще тяжелее. В письме от 3 ноября 1918 г., адресованном Р.Э. Регелю, Н.И. Вавилов пишет, что «... раз Константин Андреевич не собирается в Петроград, может быть, он переехал бы на Воронежский участок, где с весны можно бы наладить посевы в большем или меньшем масштабе. Это только соображения. Жизнь там дешева. И может быть, и для дела, и для семьи К.А. это было подходяще» (Вавилов, 1980). Однако ход жизненных событий оказался иным.

**Возвращение в Петроград. Организация исследований по пшенице.** После неожиданной кончины от сыпного тифа в январе 1920 г. Р.Э. Регеля заведующим Отделом прикладной ботаники и селекции СХУК стал Н.И. Вавилов. Уже 9 февраля 1920 г. он посылает К.А. Фляксбергеру срочную телеграмму: «Скончался Ре-

гель, необходимо Ваше присутствие, выезжайте место Вашей службы Петроград для принятия дел, деньги высланы. Вавилов» (Фляксбергер. Личное дело. Л. 81).

Вернуться с семьей в Петроград К.А. Фляксбергер смог только 18 августа 1920 г. По возвращении он стал и.о. заведующего Отделом прикладной ботаники и селекции и сразу же включился в работу. Летом 1921 г. провел курс частного земледелия в Псковском техникуме (Фляксбергер. Личное дело. Л. 185, 186), занимался делами Северной опытной станции, руководил и проводил исследования на посевах Центральной опытной станции Отдела в г. Детское Село и на посевных участках в Павловске (Фляксбергер. Личное дело. Л. 129). Однако с начала октября 1921 г. из-за тяжелой формы ревматизма оказался прикованным к постели. Для восстановления здоровья при общем слабом состоянии его организма требовалось усиленное питание, а средств не было. Помогли СХУК и Комиссия по улучшению быта ученых, которая выдала К.А. Фляксбергеру денежное пособие для поправки здоровья (Фляксбергер. Личное дело. Л. 138). Через год он был уже командирован в Вологду для осмотра сельскохозяйственной выставки и сбора материалов, а также избран профессором Сельскохозяйственного института опытного дела (позднее этот институт был ликвидирован) (Фляксбергер. Личное дело. Л. 167).

В 1923 и 1925 гг. К.А. Фляксбергер обследовал посевы Отдела на Кубанской областной опытной станции, вел переговоры об открытии Отделения прикладной ботаники в г. Краснодаре, организации посевных участков и работ по селекции пшеницы (Фляксбергер. Личное дело. Л. 179–182, 187, 188). В 1926 г. состоялись его командировки на Украину, в Армению, Сибирский край и на Дальний Восток для обсуждения вопросов по организации обследования полевых культур и непосредственного его проведения (Фляксбергер, 1927). Во время двух последних командировок он посетил опытные сельскохозяйственные учреждения по великому сибирскому пути от Омска до Владивостока с объездами окрестных селений и заимок, проехал на лошадях вместе с директором Приморской областной опытной станции М.Е. Панченко по селениям до озера Ханка. Собрал около



К.А. Фляксбергер с сотрудниками в Отделении пшениц Отдела прикладной ботаники Государственного института опытной агрономии.

400 образцов и обширную литературу по Сибири и Дальнему Востоку.

В ответ на неоднократные просьбы руководства Украинского института прикладной ботаники и с согласия Н.И. Вавилова с 1 апреля 1930 г. он принял на себя в этом институте руководство аспирантами, специализирующимися по систематике хлебных растений (Фляксбергер. Личное дело. Л. 207, 208). По условию договора примерно четыре раза в год он должен был находиться в Харькове и, наоборот, часть работников украинского института временно откомандировывались в ВИР для углубления своих знаний.

Первой публикацией Константина Андреевича после возвращения в Петроград стала статья в газете «Сельскохозяйственная жизнь» от 21 марта 1922 г. Она называлась «К вопросу о снабжении семенным материалом юго-востока России, подверженного периодическим неурожаям». Поводом для ее написания послужила засуха 1921 г. Из полученных в то время результатов изучения пшеницы следовало, что на юге и юго-востоке России пшеницы из других мест и стран или гибнут, или дают очень щуплое зер-

но, поэтому еще Р.Э. Регель после засухи 1911 г. рекомендовал использовать ввозимое зерно для потребления, а местное, полученное от форм пшеницы, выживших при исключительно засушливых условиях, – для посева. Только так можно было уменьшить риск повторения неурожайного года.

В ответ на предложение издательства Народного комиссариата земледелия о переиздании «Определителя пшениц» (1915б), разошедшего еще в довоенное время, но имеющего спрос, К.А. Фляксбергер заново переработал свой труд, дополнил его 30 рисунками и в 1922 г. опубликовал «Определитель настоящих хлебов» (Фляксбергер, 1922). В 1923 г. принял участие в подготовке одного из выпусков Ботанико-географического атласа земного шара, в котором описал географическое распространение различных видов и форм пшеницы (Кузнецов, 1923). В примечании к нему он попытался рассмотреть механизм распространения и появления новых культурных форм. Например, мягкая пшеница как вид – космополит, но если обратиться к ее мелким внутривидовым формам, то очевидна их географическая обособленность.

Поэтому он считал ложным представление о том, что культурные растения не имеют определенных ареалов. В том же году вышла в свет его статья «Прикладная ботаника и агрономические знания» (Фляксбергер, 1923а), в которой он коснулся проблемы рационального возделывания пшеницы, обратил внимание на то, что решение этой проблемы невозможно без изучения биологических особенностей растения. Показал роль прикладной ботаники в селекции, а также важность знания географического распространения растений, их экологии и генетики. По его мнению, все эти направления исследований дают селекцию строго научную основу.

**Географические опыты с пшеницей и селекция.** В 1922–1923 гг. коллекция хлебных злаков в Отделе прикладной ботаники и селекции быстро увеличивалась в размере благодаря поездкам Н.И. Вавилова в Америку, Англию, Францию и Германию и экспедициям сотрудников Отдела (Фляксбергер, 1923б). Только по пшенице она превысила 8000 образцов. Чтобы ориентироваться в новом материале, нужно было его изучить. Материал оценивали на Степной, Центральной, Кубанской и Саратовской опытных станциях, в Туркестанском и других отделениях. Если в 1921 г. было разослано 2,3 тыс. пакетиков с семенами пшеницы, то уже в 1925 г. – 10,3 тыс. В организации и выполнении этих работ принимает участие и К.А. Фляксбергер. Он продолжает составление гербария, начало которому было положено еще в 1914 г. гербарием пшеницы, включается в разработку плана использования богатейшего ассортимента возделываемых растений для целей практической селекции.

Огромные размеры территории СССР заставили подойти к изучению сельскохозяйственных растений под «географическим углом зрения» (Отчет..., 1925). Институтом была организована сеть так называемых «географических посевов» для решения целого ряда задач: определения границ ареалов возделывания отдельных видов и сортов, выяснения закономерностей изменчивости различных признаков в зависимости от почвенно-климатических условий, изучения пригодности иностранных сортов для различных районов СССР, установления северного предела земледелия. С 1923 по 1925 гг. число пунктов, в которых изучали возделываемые растения, увеличилось с 26 до 57.

Основным местом для изучения пшеницы был главный опорный пункт ВИРа в г. Ганджа и Туркестанская опытная станция, где можно было с наибольшей гарантией по сравнению с другими пунктами получать урожай мирового ассортимента образцов коллекции. Посев образцов мягкой пшеницы проводили и на областной Кубанской опытной станции, почвенно-климатические условия которой также были благоприятными для репродукции пшеницы разного географического происхождения (Фляксбергер, 1924, 1925а, б). По плану, разработанному К.А. Фляксбергером, в 1924–1925 гг. было высеяно 5170 образцов яровой пшеницы (Пальмова, 1925) и 2784 – озимой. Непосредственно за полевое изучение пшеницы отвечала Евдокия Федоровна Пальмова, ассистент К.А. Фляксбергера (Филатенко, 1994). Помогали ей практиканты Кубанского СХИ, при котором находилась названная выше станция. Образцы сеяли в поле так называемыми «полосами по странам». Как напишет в отчете Константин Андреевич: «... обходя поле, совершаешь как бы кругосветное путешествие в миниатюре по пшеничным полям земного шара» (Фляксбергер, 1924, С. 158). На основании визуальной оценки он отмечал, что «пшеницы имеют определенные типы, характеризующиеся комплексом морфологических и физиологических признаков, независимо от принадлежности к разновидностям в смысле Кёрнике, и замкнутых определенным ареалом ...» (Там же, С. 159). Это характерно и для других видов пшеницы. «Посев воочию подтвердил, что систематика пшениц должна идти в направлении установления естественных групп, а не искусственных, как это было сделано Кёрнике» (Там же, С. 159). Для мягкой пшеницы К.А. Фляксбергер еще в 1915 г. наметил две такие группы: европейский тип пшениц и туркестано-персидский. Детализация должна быть проведена дальше и на ней построена систематика пшениц. К.А. Фляксбергер считал, что такая группировка помимо научных и теоретических выводов должна иметь практические результаты, так как принадлежность образца к определенному географическому типу независимо от того, к какой разновидности он относится, может указывать на его ценность для использования в селекционных и генетических работах. Для перехода от

случайного подбора географически отдаленных родительских форм к более рациональному их подбору он предложил руководствоваться не только географией, но и «морфолого-экологическим положением» форм, их эволюционным происхождением в пространстве и во времени» (Фляксбергер, 1934). В «географических опытах» также выявляли формы с ценными хозяйственными признаками, такими, как неполегаемость, иммунность к вредоносным болезням и толерантность к насекомым-вредителям. В 1929 г. по инициативе К.А. Фляксбергера в селекционные и опытные учреждения стали отправлять специальные наборы образцов, вначале типовые, но они себя не оправдали, затем подобранные с учетом данных испытаний на селекционных станциях или с учетом условий места будущего возделывания образцов. Такой метод дал эффект. Появились сорта, «выведенные из мирового ассортимента».

Годом раньше в спешном порядке по поручению Народного комиссариата земледелия РСФСР К.А. Фляксбергер в соавторстве с Е.Ф. Пальмовой, А.А. Орловым, Е.А. Столтовой, В.В. Талановой, А.А. Корниловым и В.В. Талановым обобщили результаты работы селекционных учреждений и полевого изучения селекционных сортов во Всесоюзном институте прикладной ботаники и новых культур, а также в Государственном сортоиспытании в виде «Руководства к апробации селекционных сортов важнейших полевых культур РСФСР. Пшеница» (Руководство..., 1928). Наряду с таблицами для определения главнейших видов и сортов пшениц в нем было дано описание биологических особенностей и хозяйственно ценных признаков 64 лучших по урожайности и качеству зерна сортов. Указаны районы их распространения. В то время это было единственное подобное издание, очень ценное для практики. Впоследствии его неоднократно переиздавали и дополняли.

В 1931 г. К.А. Фляксбергером в соавторстве с М.М. Якубцинером была опубликована программная работа «Новые пути селекции пшеницы в СССР» (Фляксбергер, Якубцинер, 1931). В ней подчеркивалось исключительное значение селекции пшеницы для повышения урожайности, применения механизации, продвижения пшеницы на север и на восток страны, на неполивные земли; расширения площадей под

ней в Центральном Черноземном регионе и на Дальнем Востоке. Для всего этого нужны были новые сорта, выровненные по высоте растений и срокам созревания, неосыпающиеся и неполегающие, устойчивые к различным болезням, крупнозерные. Существующие сорта не удовлетворяли всем этим требованиям. По мнению авторов статьи, отечественные селекционеры, выводящие сорта путем отбора из местного материала, «... исчерпали все наиболее ценное, что скрывалось в местных пшеницах европейской части ... Союза и Сибири» (Фляксбергер, Якубцинер, 1931, С. 7). Исключение составляли только пшеницы Закавказья и Средней Азии, отбор из них мог дать еще много ценного для практики. Однако в целом назрел переход от аналитической селекции («отбора из смесей») к синтетической или «созданию новых, никогда не существовавших в природе сортов путем искусственного скрещивания» (Там же, С. 7). Рассматривая успехи зарубежной синтетической селекции, авторы предложили использовать для этого мировой сортимент пшениц, при этом они считали, что было бы неправильно «просто перебросить весь мировой сортимент без его предварительной оценки в широкую практику». Это привело бы только к засорению полей и перегрузило бы селекционные учреждения. Поэтому образцы пшеницы из разных стран предварительно были охарактеризованы и отобраны по наиболее важным хозяйственно-агрономическим признакам. В «разведывательном порядке» на полях 32 опытных селекционных учреждений было посеяно примерно по 400 образцов. Авторы рассматривали переход от аналитической селекции к синтетической с привлечением предварительно охарактеризованного мирового ассортимента пшеницы как новый путь для разрешения проблем селекции. Следует отметить, что предложенная в этой работе схема взаимодействия ВИР и селекционных учреждений оказалась эффективной, она прошла проверку временем и продолжает работать в наши дни.

**Зарубежная командировка 1927 г. и знакомство с гербариями Европы.** Летом 1927 г. состоялась почти трехмесячная поездка Константина Андреевича в Германию, Австрию, Францию, Данию и Швецию с целью исследования имеющихся в этих странах коллекций и

гербариев пшеницы. Всего он просмотрел около 5000 образцов, зафиксировал этикетки и провел их таксономическое определение. Самый старый из просмотренных им гербариев принадлежал врачу Эльшольциану (1623–1688 гг.).

В Германии имелось несколько гербариев, но наиболее богатым «как по существу, так и по числу образцов» оказался Берлинский гербарий (900 гербарных экземпляров пшениц). Среди них несомненный интерес представляли гербарии и коллекции Ф. Кёрнике и А. Шульца. В Австрии большая часть гербариев находилась в Музее естественной истории в Вене. С пшеницей было около 400 из почти 1 млн гербарных листов. Во Франции особое внимание он уделил гербариям и коллекции фирмы Вильморенов. В Дании, как выяснилось, аборигенная пшеница совершенно не встречалась. Ее вытеснили селекционные сорта. В Швеции представляла особый интерес коллекция местной пшеницы, ежегодно высеваемой в Свалефе, и небольшая пачка листов из гербария К. Линнея, случайно оставшаяся после передачи всего гербария в Англию. По результатам работы он опубликовал обстоятельный обзор «Пшеницы разных стран в заграничных гербариях и коллекциях» (Фляксбергер, 1929а). В нем описал ботанический состав пшениц 39 стран и островов. Для дикой однозернянки впервые определил новые разновидности *reuteri* Flaksb., *haussknechti* Flaksb., *bornmulleri* Flaksb. и *balansae* m. Flaksb., а для мягкой пшеницы – разновидности с признаками инфлатности колоса *albinflatum*, *lutinflatum* и *rufinflatum*. Практически одновременно с Н.И. Вавиловым, находившимся с февраля по апрель того же 1927 г. в Эфиопии (бывш. Абиссиния), он ознакомился с пшеницами этой страны (итоговый труд Н.И. Вавилова с сотр. «Пшеницы Абиссинии...» вышел в свет лишь в 1931 г.). В своей работе К.А. Фляксбергер первым пришел к выводу, что абиссинские аборигенные пшеницы твердая и английская не типичны. Среди твердой пшеницы он выделил группу *T. durum* gr. *acutodenticulatum* Flaksb. с подгруппами *vulgarioides*, *taganrocense*, *densiusculum* и *duri-inflatum*. Н.И. Вавилов определил их как подвиды обеих пшениц: *T. durum* ssp. *abyssinicum* Vav. и *T. turgidum* ssp. *abyssinicum* Vav. (Вавилов и др., 1931).

Общее впечатление от всего просмотренного К.А. Фляксбергером материала в заграничных гербариях и коллекциях было противоречивым. В заключении статьи он пишет: «Пшеницы собирались большей частью совершенно случайно, причем главным образом обращалось внимание на формы, интересные с точки зрения ботанической. Поэтому с систематической точки зрения материалы по пшеницам в заграничных гербариях и коллекциях представляют известную ценность. ... Главное значение заграничных материалов – это аутентики, то есть подлинные экземпляры, описанные различными старыми авторами, но их там сохранилось немного» (Фляксбергер, 1929а, С. 481, 482). В географическом отношении эти материалы оказались бедными (3700 образцов не имели указания на место происхождения) по сравнению с гербарием пшениц, заложенным в 1911–1912 гг. в Бюро по прикладной ботанике и особенно разросшимся с основанием в 1924 г. Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур. Гербарий и коллекция пшениц вместе насчитывали свыше 25 тысяч образцов со всех стран света, и в подавляющей части образцы были всхожими.

**Археологические находки зерен и их ботаническое изучение.** Интересные исследования были выполнены К.А. Фляксбергером (1928а, б) по ботанической идентификации зерен, обнаруженных при археологических раскопках. Из Германии благодаря исключительной любезности профессора Борнмиллера им было получено несколько колосков древнеегипетской полбы из гробницы жрецов времен XII династии египетских царей (2200–1700 годы до н. э.). Прежде всего, нужно было определить их окраску, поскольку они были темно-бурого цвета. По просьбе Константина Андреевича большой знаток пигментов профессор В.Н. Любименко исследовал два колоска в сравнении с возделываемой поволжской полбой. Результаты спектрального и химического анализов показали наличие у них одного и того же красящего вещества, т. е. обе пшеницы были красноколосыми, и пигмент почти не изменился за 4000 лет хранения. Более того, по комплексу морфологических признаков колосков и чешуй древнеегипетская полба существенно отличалась от всех полб, находящихся в зарубежных европейских гербариях.

Зная это, Константин Андреевич привлек для сравнения полбы из Эфиопии, Йемена, Марокко, Испании и других стран, которые отсутствовали в европейских гербариях, но были к тому времени в коллекции института. Сопоставляя данные по всем древнеегипетским полбам, описанным в работах других авторов, с характеристиками полб, составленными сотрудницей ВИР Екатериной Александровной Столетовой для различных морфолого-географических групп этой пшеницы, он пришел к выводу, что почти полное сходство, насколько это можно судить по остаткам, древнеегипетская полба имеет с абиссинскими формами. К.А. Фляксбергер привел также различные исторические сведения о связи древних египтян с Эфиопией. Благодаря этой связи легко могли происходить заимствование или обмен полезными растениями. На основании большего или меньшего сходства между полбами разных стран и данных по этнографии он предложил схему распространения этой культуры из Эфиопии по разным странам. Вначале в Йемен, Индию, Северную Африку и Египет, затем из Северной Африки через Марокко в Испанию, из Египта – в Иран, Закавказье, Грецию и на Балканы, оттуда – в Крым и Поволжье.

Не остался Константин Андреевич безучастным и к такой сенсационной проблеме, как выращивание пшеницы из зерен, найденных при раскопках. В 1920-х гг. в долине Инда было открыто древнее поселение Мохенджо-Даро (III тыс. до н. э.). Из найденных зерен получена ветвистая пшеница *T. turgidum*, о чем в 1933 г. сообщила лондонская «Таймс» и опубликовала фото ее колосьев. К.А. Фляксбергер решил лично это проверить, используя пробы зерна из древнеегипетских пирамид, которые предоставил Эрмитаж, и пшеницу из Мохенджо-Даро. Она была представлена репродукцией зерен, присланных из Кембриджа (Фляксбергер, Мельников, 1935). В итоге было установлено, что древнеегипетское зерно, скорее всего, принадлежало *T. durum* и не дало всходов, а из кембриджского выросла типичная ветвистая пшеница *T. turgidum*. Поэтому был сделан вывод, что столь древние зерна, найденные на месте древнего поселения Мохенджо-Даро, никак не могли прорасти. Неоднократно появлявшиеся в печати сообщения о получении

растений из обнаруженных при археологических раскопках зерен – это подмена подлинных древних зерен современными.

Вполне возможно, что Константин Андреевич первым в России начал тщательные ботанические исследования археологических находок, в частности им были изучены 162 зерна, обнаруженные при раскопках городища вблизи деревни Ковшаров Смоленского уезда (Фляксбергер, 1926а). В слоях XI–XII вв. он выявил главным образом зерна ячменя и в качестве примеси – зерна овса и пшеницы. В 1928 г. Археологическая комиссия Института белорусской культуры прислала ему для определения обугленные семена из Банцеровского городища (VI–VIII в. н. э.) на берегу реки Свислочи под Минском (Фляксбергер, 1929б). Пришлось Константину Андреевичу в обыкновенной печке в специальных горшочках из желтой глины обугливать семена современных растений, чтобы провести их сравнение с семенами, найденными на городище. Результаты показали, что в районе современного Минска более 1000 лет тому назад возделывали главным образом горох, мелкосемянные конские бобы, вику посевную. Пшеница была обнаружена только в виде отдельных зерен. Удивило его полное отсутствие семян ячменя, ржи и овса. К.А. Фляксбергер исследовал и пшеницу из швейцарских свайных построек (Фляксбергер, 1929в). Зерна оказались сходными с зерном мягкой и карликовой пшениц. Особое внимание он обратил на тот факт, что у древних ископаемых пшениц не обнаружены какие-либо признаки, указывающие на то, что пшеницы встречались в диком состоянии, другими словами, нет данных, свидетельствующих о том, что культурной пшеница стала под воздействием человека. Это дало основание К.А. Фляксбергеру считать, что «пшеница возникла по соседству с примитивным человеком и задолго до использования ее разумным человеком», который взял ее уже в готовом виде. «Пшеница отщепилась и дала самостоятельную ветвь в период образования родов *Aegilops* и *Agropyrum*. ... По-видимому, пшеница и *Aegilops* являются параллельными линиями» (Фляксбергер, 1929в, С. 970).

**Искусственная и естественная система пшениц.** В докладе на 3-м Всесоюзном съезде ботаников, проходившем в январе 1928 г. в Ле-

нинграде, К.А. Фляксбергер поставил чрезвычайно важный и нерешенный до сих пор вопрос о переработке «всей классификации пшениц в естественную систему, основанную на целом комплексе признаков в связи с их географией» (Фляксбергер, 1928в, С. 314). Он считал это дело крайне трудным, поскольку пшеница – полиморфный род, притом «почти исключительно культурный» и разбросанный по всему земному шару (Фляксбергер, 1928г, С. 49). Разнообразие местных форм, отличающихся целым комплексом признаков и представляющих собой определенное сообщество, возникает под действием естественного отбора. Оно связано с естественно-историческими условиями в местах возделывания и культурой земледелия. Однако в существующей системе Ф. Кёрнике эти комплексы признаков не учитываются. Поэтому разновидности представляют собой «сборные конгломераты» (Фляксбергер, 1934, С. 85), а классификация пшеницы является «... искусственной, основанной на наиболее бросающихся в глаза внешних признаках» (Фляксбергер, 1928в, С. 314). Как отмечал К.А. Фляксбергер (1928г, С. 38), такая классификация «... конечно, не выдерживает никакой критики, но она была нужна, она сыграла свою роль, она дала возможность разобраться в исключительном внутривидовом многообразии форм пшениц» (Фляксбергер, 1934, С. 85).

Разработкой «естественной системы» (Фляксбергер, 1928г, С. 44) пшеницы Константин Андреевич занимался практически в течение всей своей жизни. Первым шагом он считал деление рода *Triticum* L. на три секции (sectio): *Monococca* Flaksb., *Dicoccoidea* Flaksb. и *Speltoidea* Flaksb. на основании включения в их состав видов с разным числом хромосом (14, 28 и 42 соответственно), причем различающихся по комплексам морфологических признаков и географическому распространению, а также нескрещивающихся или плохо скрещивающихся (Фляксбергер, 1928г).

Наименее полиморфной была секция *Monococca*, в которой он различал культурную и дикие пшеницы-однозернянки. Среди первых *T. aegilopoides* с колосками, имеющими одну ость и одно зерно в колоске и встречающуюся на Балканах, в Малой Азии, Крыму, Закавказье, и *T. thaoudar* – двузерную, с двумя осями и

преимущественно распространенную в Малой Азии. Ареал культурной однозернянки *T. monosocum* был шире, он охватывал не только ареал дикой однозернянки, но и горные районы Западной Европы: Карпаты, юг Германии, Франции, Швейцарию и Испанию.

Что касается секции *Dicoccoidea*, то вопрос ее естественного деления оказался более сложным, чем предыдущей секции. Ареал входящих в состав секции видов – присредиземноморские страны Европы, Азии и Африки, степные районы СССР, Западная Европа, Малая Азия, Закавказье. По морфологическим признакам К.А. Фляксбергер посчитал возможным сгруппировать виды в следующие подсекции: А – дикая двузернянка *T. dicoccoides*, имеющая наибольшее морфологическое сходство с дикой двустой однозернянкой *T. thaoudar* (Фляксбергер, 1926б), и культурный вид *T. dicoccum*; В – виды *T. durum*, *T. pyramidale* и *T. orientale* и *T. turgidum*; С – *T. polonicum*; D – *T. persicum*. Деление внутри видов было уже чисто искусственным.

Наиболее полиморфной была секция *Speltoidea*, включающая виды *T. spelta*, *T. vulgare*, *T. compactum* и *T. sphaerococcum*, различающиеся по морфологическим признакам и географическому распространению. С учетом обоих критериев К.А. Фляксбергер попытался в пределах этих видов также выделить некоторые естественные группировки. Мягкая пшеница была разделена на две группы: пшеницы с грубой (жесткой) структурой колоса и всего растения (сорта этой группы возделывали в Средней и Юго-Западной Азии) и сорта с нежной структурой колоса и всего растения (представители этой группы встречались по всей Европе и отчасти в Азии, главным образом Сибири и на Дальнем Востоке). Вид *T. compactum* повторял группировку мягкой пшеницы. Вид *T. sphaerococcum* представлял один морфолого-экологический тип, а вид *T. spelta* был разделен на *prol. alemanum*, среднеевропейский тип, возделываемый в Германии и Швейцарии, и *prol. ibericum* – испанский тип, выращиваемый в Испании.

Определенным итогом исследований проблемы искусственной и естественной классификаций рода *Triticum* явилась монография К.А. Фляксбергера (1935а) «Пшеница – род

*Triticum* L. pr.p.», вошедшая в первый том «Культурной флоры СССР». За этот научный труд автор был удостоен премии ВАСХНИЛ. Во «Введении» к ней Константин Андреевич написал, что он делает попытку «дать систему временную, переходную от искусственной к естественной» классификации пшеницы. По возможности он старался проводить «более естественное деление на подвиды и далее на «пролесы» (*proles* – потомство, поколение), т. е. на эколого-морфологические группы, объединенные целым сложным комплексом признаков в самом широком понимании» (Культурная флора ..., 1935а, С. 20).

Впервые, учитывая различия пшениц по числу хромосом, К.А. Фляксбергер (1935а) разделил род *Triticum* на группы (*congregatio*) *Diploidea* Flaksb. ( $2n = 14$ ), *Tetraploidea* Flaksb. ( $2n = 28$ ) и *Hexaploidea* Flaksb. ( $2n = 42$ ). Он отказался от прежнего своего деления диких однозернянок на *T. aegilopoides* и *T. thaoudar*, определив их как подвиды вида *T. spontaneum* Flaksb., а также объединил виды *T. orientale* и *T. pyramidale* в *T. durum*, подразделив последний на ssp. *expansum* Vav. и *abyssinicum* Vav. Кроме того, он включил *T. vavilovi* в состав мягкой пшеницы как prol. *thopitense* Flaksb. ssp. *iranoasiaticum* Flaksb., но в примечании, однако, указал, что допускает возможность выделения этого вида как самостоятельного. Впервые в число описанных видов вошли *T. timopheevi* Zhuk. и *T. macha* Dek. et Men. В монографии, наконец, было определено, как по-русски называть *T. dicoccum* и *T. spelta*, поскольку в русском языке не существовало термина для обозначения последнего вида. Обе пшеницы пленчатые, поэтому их обеих называли полбой и/или настоящей полбой. Во избежание дальнейшей путаницы К.А. Фляксбергер предложил полбой называть только возделываемую в России двузернянку *T. dicoccum*, а вид *T. spelta* – спельтой.

В целом монография содержала описание рода и 14 видов пшеницы, в ней показано их ботаническое разнообразие, географическое распространение, биологические и селекционные особенности, приведены карты с ареалами разных видов пшеницы и указанием путей их распространения и составленная автором схема филогении пшениц. Эту монографию вполне

можно использовать и в качестве пособия для ознакомления с мировым разнообразием пшениц.

Построению естественной системы рода *Triticum*, вопросам происхождения и вхождения пшеницы в культуру Константин Андреевич посвятил свой доклад и на научной сессии ЛСХИ (Фляксбергер, 1939а). Он считал, что систематическое изучение пшениц было начато уже после К. Линнея, а в России – с 1907 г. Относил время вхождения пшеницы в культуру к периоду, когда первобытный человек научился пользоваться огнем и речью. Позднее признал самостоятельным вид *T. abyssinicum* (Фляксбергер, 1939б).

В эволюции рода *Triticum* К.А. Фляксбергер большую роль отводил мутационному процессу, что нашло отражение в его малоизвестной статье «Мутация и изомерия» (Фляксбергер, 1929г). В ней он писал: «На первый план прогрессивной эволюции организмов, мне кажется, необходимо поставить мутацию, при которой появление новой формы нельзя отнести к скрещиваниям и приходится относить к появлению нового гена» (Фляксбергер, 1929г, С. 878). Он склонен был относить к мутационным изменениям, например, появление типа *inflatum* у *T. vulgare*, *T. durum*, *T. dicoccum*, безлигульных форм у мягкой и твердой пшениц, образование *T. turgidum*, *T. pyramidale*, *T. orientale*, *T. polonicum*. «Мне кажется, в данном случае в центрах формообразования происходит новообразование генов» (Там же, С. 881). В этой работе он сформулировал и гипотезу получения нового гена, или «изогенеза».

В 1935 г. была издана еще одна книга К.А. Фляксбергера «Пшеницы (монография)». Однако перечень рассматриваемых в ней вопросов совершенно иной. Прежде всего, это хозяйственное значение пшеницы, ее мукомольные и хлебопекарные свойства, статистика по площадям и урожайности, яровизация и природа различий между яровой и озимой пшеницей, систематика, цитология и генетика пшениц, ареалы видов, итоги селекции культуры в СССР и за рубежом, характеристика сортов и приемов возделывания пшеницы. Монография столь быстро разошлась, что уже в 1938 г. потребовалось ее второе дополненное издание, хотя нужно заметить, что Н.И. Вавилов критически

оценил этот труд. В письме от 22 августа 1935 г., адресованном К.И. Пангалю, он написал: «... вышла и монография Фляксбергера «Пшеницы», в которой, к сожалению, он потонул в разделах, в которых мало что смыслит» (По: Вавилов, 1987, С. 293).

**Научное признание достижений. Арест. Гибель. Реабилитация.** В июне 1936 г. Президиум ВАСХНИЛ присвоил К.А. Фляксбергеру без защиты диссертации ученые степени доктора биологических и сельскохозяйственных наук по разделу систематики и биологии хлебных злаков. За год до этого он был избран членом-корреспондентом Чехословацкой сельскохозяйственной академии. Основанием для этого послужили его исследования пшениц-двуручек, которые открыли возможность селекционной работы с ними (Фляксбергер. Личное дело. Л. 223; Фляксбергер, 1929д).

По совместительству он выполнял обязанности заведующего кафедрой генетики, селекции и семеноводства Ленинградского СХИ. В декабре 1938 г. его назначили председателем государственной экзаменационной комиссии по агрономическому факультету Воронежского СХИ (Фляксбергер. Личное дело. Л. 235). В мае 1940 г. Комитет Всесоюзной сельскохозяйственной выставки наградил К.А. Фляксбергера Большой золотой медалью. В декабре 1940 г. И.Г. Эйхфельд, став директором института после ареста 6 августа 1940 г. Н.И. Вавилова, своим приказом объявил ему благодарность за большую научную работу, подготовку кадров и успешное руководство экспедицией по западным областям Белорусской ССР (Фляксбергер. Личное дело. Л. 256). По итогам всей экспедиции 1940 г., последней экспедиции Н.И. Вавилова им опубликована статья «О пшеницах в Западной Украине и в Западной Белоруссии» (1940), по заданию Наркомзема СССР он руководит составлением «Руководства по апробации с.-х. культур» этих регионов.

Казалось, ничто не предвещало трагического конца жизни Константина Андреевича, поглощенного научным творчеством и педагогической деятельностью, практически не участвовавшего в общественно-политической жизни института, не выступавшего на бурных собраниях и дискуссиях, проходивших в институте во второй половине 1930-х гг. Его

очень образно охарактеризовал К.И. Пангалю: «Спокойный, невозмутимый, он целые дни, а подчас и ночи, как некий гном, просиживал над изучением остей, пленок, соломин, рылся в литературе, в полевых журналах и все добытые материалы заносил в колоссальную книгу, без которой и вне которой его невозможно было представить» (Пангалю, 1925, С. 12). Но тучи над институтом после ареста Н.И. Вавилова продолжали сгущаться, начался разгром «Вавилона», как любовно называли ВИР, и аресты его сотрудников, а 28 июня 1941 г. настала очередь и Константина Андреевича (в этот день также были арестованы Н.В. Ковалев, А.И. Мальцев и Г.А. Левитский). В июле того же года он был этапирован в тюрьму г. Златоуста (Челябинская область), в больнице которой скончался 13 сентября 1942 г. от «истощения и старческой дряхлости», как записано в акте о смерти.

В отношении реабилитации честного имени ученого и гражданина К.А. Фляксбергера много сделала Н.Г. Левитская (дочь Г.А. Левитского). После обращения в Генпрокуратуру СССР она получила в апреле 1956 г. справку, что «уголовное дело по обвинению Фляксбергера Константина Андреевича, 1880 г. рождения, уроженца г. Гродно, по которому он был арестован 27.06.1941 г. и привлечен к уголовной ответственности по ст. 58-7 и 58-11 УК РСФСР, постановлением прокуратуры г. Ленинграда от 17.12.1955 г. дальнейшим производством прекращено за недоказанностью его вины». Справку подписал заместитель прокурора г. Ленинграда, старший советник юстиции Тихомиров. В марте 1989 г. Н.Г. Левитская в ответ на свое новое заявление получила постановление старшего помощника прокурора Ленинграда Катушева «Об изменении постановления о прекращении уголовного дела от 17 декабря 1955 г. за недостаточностью собранных улик в отношении Г.А. Левитского и К.А. Фляксбергера и прекращения уголовного дела за отсутствием состава преступления».

**Вместо заключения.** Прогресс в развитии любой науки обеспечивается преемственностью научных знаний, теорий, понятий и методов исследований. Труды, оставленные К.А. Фляксбергером, – богатейшее наследие, они – своеобразная энциклопедия о пшенице. Можно только сожалеть, что в наше время они

мало доступны для широкого круга читателей. С полным правом К.А. Фляксбергера назвали «классиком систематики рода *Triticum*» (Декапрелевич, Наскидашвили, 1981). Широкое внедрение предложенного им научного подхода к изучению пшеницы (идентификация сорта по разновидности и использование единой ботанической номенклатуры) не только стимулировали в свое время процесс познания этой культуры в России (Фляксбергер, 1929е), но и в течение всего столетия способствовали сохранению подлинности образцов коллекции пшеницы ВИР в процессе их репродуцирования. Ботаническое описание любого впервые поступающего в коллекцию ВИР материала, а также нового сорта пшеницы, выводимого селекционером, стало общим правилом при работе с этой культурой.

В 1979 г., в канун 100-летия со дня рождения Константина Андреевича, вышло новое оригинальное издание «Культурной флоры СССР. Т. 1. Пшеница» (Дорофеев и др., 1979). Авторы книги – сотрудники ВИР, которые в период с 1950 по 1970-е гг. провели обширные экспедиционные обследования территорий стран, входящих в первичные центры происхождения пшеницы и/или ведущих интенсивную ее селекцию. Ими было собрано, а затем изучено большое число образцов. Результаты этих исследований и легли в основу названной книги. В предисловии к ней сами авторы отметили, что новое издание «заметно отличается от издания 1935 г.» (Дорофеев и др., 1979, С. 5): в него включены новые виды, учтены дифилетическое происхождение тетраплоидной пшеницы, результаты анализа геномного состава видов и данные их иммунологического изучения, предложены удобные для определения разновидностей таблицы. В знак признания вклада К.А. Фляксбергера в систематику рода *Triticum* его именем названо несколько таксонов: *T. flaksbergerei* Navrus., *T. aestivum* var. *flaksbergerei* Udacz., *T. compactum* var. *flaksbergerei* Thum., *T. spelta* var. *flaksbergerei* Dorof., *T. aethiopicum* var. *flaksbergerei* Dorof. et A. Filat., *T. durum* var. *flaksbergerei* Zhuk. Однако главная задача – построение системы естественной классификации пшеницы – и в этом случае осталась нерешенной.

В наше время пшеница – основной продукт питания для трети населения земного шара.

В России ее возделывают на площади более чем 22 млн га, и валовый сбор зерна в зависимости от года колеблется от 34 до 67,2 млн тонн (Жученко, 2004). Одна из стратегических задач, стоящих перед отечественными селекционерами и специалистами по генетическим ресурсам, – это увеличение производства зерна пшеницы для внутреннего и мирового рынка за счет создания высокопродуктивных и высококачественных сортов, стабильно реализующих свой потенциал в меняющихся условиях внешней среды. Базой для решения этой задачи служит коллекция пшеницы ВИР, содержащая в постоянном каталоге свыше 38 тыс. образцов из более чем 80 стран мира. В совокупности все гены этого материала составляют генофонд пшеницы для использования в научных исследованиях и селекции. Существенно повысить эффективность его использования можно было бы за счет построения все той же естественной системы классификации пшеницы, о которой писал и которую разрабатывал К.А. Фляксбергер. В 1980-е гг. введение высокоточных методов анализа полиморфизма ДНК открыло новые возможности в изучении этой проблемы. С использованием разных типов ДНК-маркеров уже новые поколения исследователей во всем мире пытаются понять, какие изменения происходили в геноме пшеницы в процессе ее распространения и адаптации к локальным почвенно-климатическим условиям. В ВИР такого рода исследования проведены на примере наиболее широко возделываемой мягкой пшеницы и других гексаплоидных пшениц с геномной формулой *AABBDD* (Митрофанова и др., 2004; Стрельченко и др. 2004; Strelchenko *et al.*, 2005). Результаты всех исследований свидетельствуют о принципиальной возможности построения новой генетической классификации рода *Triticum*.

Не углубляясь в анализ полученных данных и сравнение классификаций, нам хотелось бы заключить статью о К.А. Фляксбергере цитатой из книги Л.Н. Гумилева «Этногенез и биосфера Земли»: «Идеи – это огни в ночи, манящие ученых к новым и новым свершениям, а не вериги, сковывающие движение и творчество. Уважение к предшественникам состоит в том, чтобы продолжить их труд, а не забыть о том, что они сделали и для чего» (Гумилев, 1990, С. 263).

## Литература

- Баталин А. Русские сорта полбы. СПб.: Тип. В. Демакова, 1885. 8 с. (Станция для испытания семян при Имп. Ботан. саде в СПб. Вып. III).
- Белозерцев А.Г. Земля и хлеб России. (1900–2005 гг.). Историко-экономический очерк. М.: МСХА, 2005. С. 11–55.
- Богданов С. Пшеницы Юго-Западного края. СПб, 1890.
- Вавилов Н.И. Р.Э. Регелю // Научное наследство. Т. 5. Николай Иванович Вавилов. Из эпистолярного наследия. 1911–1928 гг. М.: Наука, 1980. С. 37.
- Вавилов Н.И. К.И. Пангало // Научное наследство. Т. 10. Николай Иванович Вавилов. Из эпистолярного наследия. 1929–1940 гг. М.: Наука, 1987. С. 292–293.
- Вавилов Н.И., Фортунатова О.К., Якубцинер М.М. и др. Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц (К познанию 28-хромосомной группы культурных пшениц). Л.: ВИР, 1931. 236 с. (Приложение 51-е к Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции).
- Васильев Н. Ботанические разновидности и сорта хлебных растений в России // Сельское хозяйство и лесоводство. 1905. Кн. 1–6.
- Германцев Л.А., Ильина Т.Ф. Результаты селекции яровой мягкой пшеницы на Краснокутской станции // Проблемы и пути преодоления засухи в Поволжье. Сб. статей НИИСХ Юго-Востока. Саратов, 2000. С. 49–58.
- Гончаров Н.П. К юбилеям заведующих Бюро по прикладной ботанике: А.Ф. Баталина, И.П. Бородина, Р.Э. Регеля // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 445–461.
- Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. Л.: Гидрометеиздат, 1990. С. 263.
- Декапрелевич Л.Л., Наскидашвили П.П. Классик систематики рода *Triticum* L. // Бюл. ВИР. 1981. Вып. 106. С. 21–23.
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф. и др. Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница. Л.: Колос, 1979. 346 с.
- Жученко А.А. Ресурсный потенциал производства зерна в России. М.: Агрорус, 2004. С. 290–326.
- Кузнецов Н.И. Ботанико-географический атлас земного шара. Вып. 3. *Triticum* – Пшеницы. Пг., 1923. 19 с.
- Мендель Г. Опыты над растительными гибридами // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1910. Т. 3. № 11. С. 479–529.
- Мендель Г. Полное собрание биологических работ (перевод К.А. Фляксбергера) // Классики мировой науки, 1929. Кн. 6. С. 5–10, 47 с. (Прилож. к журн. «Вестник знания»).
- Митрофанова О.П., Стрельченко П.П., Конарев А.В. Структура генетических взаимосвязей между местными сортами гексаплоидных пшениц по данным RAPD-, AFLP- и SSR-анализов // Аграрная Россия. 2004. № 6. С. 10–19.
- Отчет о деятельности Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур за 1924/5 г. и операционный план на 1925/6 г. Л.: ВИПБ и НК. 1925. 7 с.
- Павлухин Ю.С. Константин Андреевич Фляксбергер // Сопратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб.: ВИР, 1994. С. 547–555.
- Пальмова Е.Ф. Посев 5170 образцов яровых пшениц Государственного ин-та опытной агрономии на Кубанской опытной станции. Ростов-на-Дону, 1925. 16 с.
- Пангало К.И. Биография одного учреждения. (К 30-летнему юбилею Бюро по прикладной ботанике). М.: Изд. ред. журн. «Вестн. сельского хоз-ва», 1925. С. 12.
- Регель Р.Э. Организация и деятельность Бюро по прикладной ботанике за первое двадцатилетие его существования (27 окт. 1894–27 окт. 1914) // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. 8. № 4/5. С. 327–723. № 12. С. 1465–1637.
- Регель Р., Фляксбергер К., Мальцев А. Важнейшие формы пшениц, ячменей и сорных растений России // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1910. Т. 3. № 6. С. 215–288.
- Руденко М.И. Константин Андреевич Фляксбергер (к 100-летию со дня рождения) // Бюл. ВИР. 1981. Вып. 106. С. 3–6.
- Руководство к апробации селекционных сортов важнейших полевых культур РСФСР / Под ред. К.А. Фляксбергера. Вып. I. Пшеница. Л.: Наркомзем РСФСР, 1928. 288 с.
- Скалозубов Н.Л., Фляксбергер К.А. Биометрические данные для пшеницы «усатки» из Тобольской губернии // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1909. Т. 2. № 7. С. 323–339.
- Стрельченко П.П., Митрофанова О.П., Конарев А.В. Сравнение возможностей RAPD-, AFLP- и SSR-маркеров для различения местных сортов гексаплоидных пшениц // Аграрная Россия. 2004. № 6. С. 3–9.
- Филатенко А.А. Евдокия Федоровна Пальмова // Сопратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб.: ВИР, 1994. С. 406–418.
- Фляксбергер Константин Андреевич. Личное дело. 1907–1941 гг. Архив ВИР. 241 лист.
- Фляксбергер К.А. Водяные устьяца нового типа у *Lobelloideae* // Протоколы о-ва естествоиспытателей при Юрьевском ун-те. 1906. Т. 15.

- № 3. С. 119–133.
- Фляксбергер К.А. Определитель разновидностей настоящих хлебов по Кёрнике // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1908а. Т. 1. № 3/4. С. 95–137.
- Фляксбергер К.А. О пшеницах Томской губернии // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1908б. Т. 1. № 7/8. С. 187–222.
- Фляксбергер К.А. О разновидностях пшениц на сельскохозяйственных выставках в Полтаве, Ростове-на-Дону и в Ташкенте в 1909 г. // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1909. Т. 2. № 12. С. 671–683.
- Фляксбергер К.А. Материал к измерению листьев *Cyclamen coum* Mill. var. *abchastica* Medw. // Тр. Ботанического сада Императорского Юрьевского ун-та. 1910а. Т. 11. С. 203–207.
- Фляксбергер К.А. Разновидности пшениц в Семиреченской области // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1910б. Т. 3. № 3/4. С. 62–165.
- Фляксбергер К.А. Важнейшие разновидности пшениц России // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1910в. Т. 3. № 6. С. 215–228.
- Фляксбергер К.А. К вопросу о скороспелости хлебов // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1910г. Т. 3. № 2. С. 41–43.
- Фляксбергер К.А. Статистические исследования *Paris incompleta* M. B. // Тр. Ботанического сада Императорского Юрьевского ун-та. 1911. Т. 12. С. 319–336.
- Фляксбергер К.А. Формы пшениц и ячменей Якутской области // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1912а. Т. 5. № 8. С. 261–274.
- Фляксбергер К.А. Инструкция по сбору культурных растений // Сб. инструкций и программ для участников экскурсий в Сибирь. 1912б. Изд. 1. С. 102–105.
- Фляксбергер К.А. Необходимость классификации пшениц для практических целей // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1912в. Т. 5. № 2. Прилож. 5. 16 с.
- Фляксбергер К.А. К вопросу о засухоустойчивых формах пшеницы // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1912г. Т. 5. № 1. С. 25–32.
- Фляксбергер К.А. Обзор разновидностей пшениц Сибири // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915а. Т. 8. № 7. С. 857–862.
- Фляксбергер К.А. Определитель пшениц // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915б. Т. 8. № 1/2. С. 9–210.
- Фляксбергер К.А. Пшеницы России. Пг., 1917. 62 с.
- Фляксбергер К.А. Определитель настоящих хлебов. Пг.: Новая деревня, 1922. 120 с.
- Фляксбергер К.А. Надежда Степановна Ковалевская // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1922/1923а. Вып. 3. С. 128–129.
- Фляксбергер К.А. Некоторые указания к сбору материалов по возделываемым растениям для научно-прикладных целей // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1922/1923б. Т. 13. № 3. С. 117–127.
- Фляксбергер К.А. Прикладная ботаника и агрономические знания // Природа. 1923а. № 7/12. С. 57–76.
- Фляксбергер К.А. Из работ отдела прикладной ботаники и селекции за последние месяцы // Изв. ГИОА. 1923б. Т. 1. № 1. С. 14–18.
- Фляксбергер К.А. Из работ отдела прикладной ботаники и селекции. Посев пшеницы земного шара на Кубани // Изв. ГИОА. 1924. Т. 2. № 4/5. С. 158–160.
- Фляксбергер К.А. Из работ отдела прикладной ботаники и селекции. Посев пшениц из всех стран земного шара в 1924/25 и 1925 г. // Изв. ГИОА. 1925. Т. 3. № 1. С. 1.
- Фляксбергер К.А. Хлебные зерна из Ковшаровского городища, Гриневской волости, Смоленского уезда // Научные известия Смоленского ун-та. 1926а. Т. 3. Вып. 3.
- Фляксбергер К.А. К изучению диких однозернянок и двузернянок и их филогенетической связи между собой и с культурными // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1926б. Т. 16. № 3. С. 201–234.
- Фляксбергер К.А. Отдел прикладной ботаники и селекции // Изв. ГИОА. 1927. Т. 5. № 1. С. 18–30.
- Фляксбергер К.А. Древнеегипетская и современная полбы-эммеры (*Triticum dicoccum* Schrnk) // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1928а. Т. 19. № 1. С. 497–518.
- Фляксбергер К.А. Полба // Природа. 1928б. № 11. Стб. 999–1003.
- Фляксбергер К.А. Об искусственной и естественной системе пшениц // 3-й Всесоюз. съезд ботаников / Под ред. Н.Н. Иванова, В.А. Кузнецова. Л., 1928в. Секция 7. Прикладная ботаника. С. 314–315.
- Фляксбергер К.А. Об искусственной и естественной классификации пшениц // Изв. ГИОА. 1928г. Т. 6. № 2. С. 36–51.
- Фляксбергер К.А. Пшеницы разных стран в заграничных гербариях и коллекциях // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1929а. Т. 21. № 5. С. 451–486.
- Фляксбергер К.А. Семена культурных растений VI–VIII в. из-под Минска // Природа. 1929б. № 5. Стб. 470–471.
- Фляксбергер К.А. О вхождении пшеницы в культуру // Природа. 1929в. № 11. Стб. 965–971.
- Фляксбергер К.А. Мутация и изомерия // Природа. 1929г. № 10. С. 878–887.
- Фляксбергер К.А. Пшеницы-двуручки // Изв. ГИОА. 1929д. Т. 7. № 3/4. С. 255–261.
- Фляксбергер К.А. Пшеница в мировом аспекте // Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, селекции и генетики. Л.: Изд.

- ВИПБиНК и ГИОА, 1929е. С. 199–214.
- Фляксбергер К.А. Грегор Мендель и его законы наследственности // Мендель Г. Полное собрание биологических работ (перевод К.А. Фляксбергера). Классики мировой науки, 1929ж. Кн. 6. С. 5–10.
- Фляксбергер К.А. Система пшениц и скрещивания географически отдаленных форм // Природа. 1934. № 4. С. 85–90.
- Фляксбергер К.А. Пшеница – род *Triticum* L. р.р. // Культурная флора СССР. Т. I. Хлебные злаки. Пшеница. М.; Л.: ГИЗ совхозной и колхозной лит-ры, 1935а. С. 17–404.
- Фляксбергер К.А. Пшеницы. М.; Л.: ОГИЗ, 1935б. 261 с.
- Фляксбергер К.А. История пшеницы. Тезисы к докладу на научной сессии Ленинградского сельскохозяйственного института. 1939а. (рукопись, из библиотеки Ф.Х. Бахтева).
- Фляксбергер К.А. *Triticum* L. р.р. Пшеница // Определитель настоящих хлебов (Пшеница, рожь, ячмень, овес). М.; Л.: ГИЗ колх. и совх. лит-ры, 1939б. С. 11–236.
- Фляксбергер К.А. О пшеницах в Западной Украине и в Западной Белоруссии // Вестн. соц. растениеводства. 1940. № 2. С. 40–50.
- Фляксбергер К.А., Мельников А. О прорастании 1000-летних зерен пшеницы // Проблемы истории докапиталистических обществ. 1935. № 9/10. С. 191–194.
- Фляксбергер К.А., Якубцинер М.М. Новые пути селекции пшеницы в СССР // Техника соц. земледелия. 1931. № 6. С. 6–9.
- Körnike F. Der Weizen // Körnike F., Werner H. Handbuch des Getreidebaus. Berlin: Verlag von Paul Parey, 1885. Bd. 1. S. 22–114.
- Strelchenko P., Mitrofanova O., Terami F. Phylogeography of hexaploid wheat complex based on RAPD data // Genetic Resources and Biotechnology / Eds D. Thangadurai, T. Pullaiah, M.A. Pinheiro de Carvalho. Regency Publications, New Delhi, 2005. V. 1. P. 49–70.

## KONSTANTIN ANDREEVICH FLAKSBERGER – THE FOUNDER OF WHEAT SCIENTIFIC INVESTIGATIONS IN RUSSIA

O.P. Mitrofanova, R.A. Udachin

N.I. Vavilov Institute of Plant Industry, S.-Petersburg, Russia, e-mail: o.mitrofanova@vir.nw.ru

### Summary

K.A. Flaksberger is the eminent botanist, «classic of taxonomy for genus *Triticum* L.». In review, his scientific activity and works are analysed. Thanks to his investigations on applied botany the systematic scientific studying of wheat has begun in Russia. In 2007 we celebrate the centenary of this event.

## **РОЛЬ КОЛЛЕКЦИИ СИБИРСКОГО ГЕНОФОНДА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР В СОЗДАНИИ НОВЫХ СОРТОВ**

**И.Е. Лихенко, П.И. Степочкин, П.Л. Гончаров, Ю.А. Христов,  
Е.Г. Гринберг, Г.В. Артемова, А.Ф. Зырянова**

Сибирский НИИ растениеводства и селекции СО РАСХН, Новосибирская область,  
п. Краснообск, Россия, e-mail: sibniirs@sibniirs.sorashn.ru

В статье обсуждаются результаты работы с генофондом культурных растений в СибНИИРС. Подчеркнуто влияние специфических условий Западной Сибири на формирование генофонда и его значение для селекции в данном регионе. Приведены родословные новых сортов яровой пшеницы Удача и озимой тритикале Цекад 90.

Н.И. Вавилов уделял особое внимание сбору, созданию и поддержанию мировой коллекции возделываемых культур и неоднократно подчеркивал ее роль для хозяйственного использования (Вавилов 1935а, 1938). В работе «Ботанико-географические основы селекции» он сформулировал основные принципы подбора, формирования и использования исходного материала в селекционном процессе (Вавилов, 1935а). Большое внимание Н.И. Вавилов уделял иноземному (инорайонному) материалу, способствовавшему обогащению уникальных коллекций ВИР.

Рассматривая собранные коллекции как источники для создания будущих сортов, он дал определение понятию «местный сорт», в которое включал старые, подвергшиеся длительному естественному отбору сорта (Аверьянова, 1975). В Сибирском НИИ растениеводства и селекции (СибНИИРС), являющемся преемником Сибирского филиала ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР), ведется работа по созданию, изучению и сохранению местного генофонда сельскохозяйственных культур Сибирского региона. Коллекционный материал, созданный и собранный на протяжении многих десятилетий в научных учреждениях региона, имеет непреходящее значение как один из потенциальных источников и доноров уникальных признаков, сформированных в специфичес-

ких условиях Сибири (Каталог ..., 1999). По выражению Н.И. Вавилова, успех в селекции растений в большой степени зависит от наличия, качества и глубины изучения исходного материала (Вавилов, 1935б).

Сбор, сохранение и изучение растительных ресурсов Сибири и в настоящий момент являются одними из приоритетных направлений исследований СибНИИРС. Первый коллекционный фонд был представлен 2,5 тыс. сортообразцов пшеницы, ржи, овса, ячменя, вики, гороха, многолетних бобовых трав. Коллекция СибНИИРС ежегодно пополняется за счет новых поступлений из ВИР, обмена с селекционерами региона и экспедиционных сборов на Алтае, в Казахстане, Средней Азии (рис. 1). На данный момент только генофонд по пшенице насчитывает свыше 4 тыс. сортообразцов.

Сбор собственно сибирского генофонда сельскохозяйственных культур был начат в 1920-е гг. с созданием в регионе опытных учреждений, занимающихся селекцией, с привлечением в основном местных растительных ресурсов. Самые крупные достижения тех лет в области селекции полевых культур были связаны прежде всего с отбором из генофонда стародавних местных сортов и популяций наиболее продуктивных форм и линий. Многие первые сибирские коммерческие сорта пшеницы, ржи, ячменя, овса и многолетних трав были получены прямым

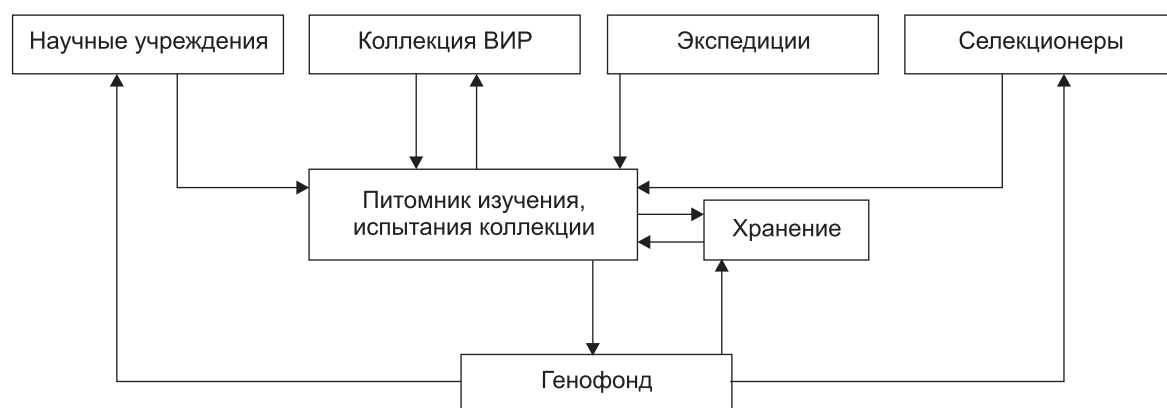


Рис. 1. Схема организации изучения сельскохозяйственных культур в СибНИИРС.

отбором из местных популяций или стародавних сортов. К таковым относятся сорта яровой мягкой пшеницы Мильтурум 321, Цезиум 111, Балаганка и Смена; сорта ячменя Червонец и Пионер; озимой ржи Тулунская зеленозерная, Житкинская и Омка; овса Тулунский, Выдвиженец и Ударник; люцерны Онохойская 6 и Забайкалка (Каталог ..., 1999).

В природных условиях Сибири сформировался специфический генофонд растений, отличающихся рядом ценных свойств: уникальной зимостойкостью; скороспелостью; устойчивостью к засухе в первой половине вегетации и переносимостью воздушного переувлажнения при недостатке тепла в конце вегетации; устойчивостью к поздним весенним и ранним осенним заморозкам и к положительным пониженным температурам (холодостойкостью); быстрой восстанавливаемостью метаболических процессов после перенесенных заморозков и засухи, имеющих повышенную устойчивость к фузариозно-гельминтоспорозным болезням (Гончаров, 1999). Преобладающая часть и новых сортов, созданных на их основе, характеризуется специфическим типом индивидуального развития.

Формирование коллекции сибирского генофонда сельскохозяйственных культур, ее планомерное и целенаправленное изучение были начаты в СибНИИРС в 1972 г. При этом основной целью изучения растительных ресурсов было создание коллекции специфического сибирского генофонда для последующего снабжения выделенными в результате ее изучения образцами селекционных центров региона. В

качестве критерия для включения образцов в коллекцию в СибНИИРС был принят нижний уровень достоверного отличия от стандарта по основным хозяйственно важным и биологическим свойствам или наличие одного из полезных признаков, необходимых для создаваемых сортов, независимо от их других показателей (Жуков и др., 1986).

В результате многолетнего изучения мировой коллекции ВИР, селекционных линий и сортов, созданных в НИУ Сибири и Дальнего Востока, а также сборов местных видов дикорастущих растений, в СибНИИРС собран уникальный сибирский генофонд сельскохозяйственных растений, наиболее адаптированных к местным условиям. Актуальность его сохранения и изучения связана с необходимостью целенаправленного подбора исходного материала для селекционных программ и научно-исследовательских работ по изучению экологической адаптации и хозяйственной пригодности культурных растений.

Важной составной частью собранного генофонда являются источники и доноры высокой продуктивности, скороспелости, засухоустойчивости, устойчивости к основным в регионе инфекционным заболеваниям растений, а по озимым культурам – зимостойкости. Они использовались при создании многих сортов Института. Например, совместно двумя учреждениями, ИЦиГ СО РАН и СибНИИРС СО РАСХН, на основе сорта Новосибирская 7 (разновидность *lutescens*) методом радиационного мутагенеза был создан высокопродуктивный сорт яровой мягкой пшеницы Новосибирская

67 (разновидность *albidum*), районированный в 1974 г. и занимавший в течение десятилетия площади до 2,5 млн га.

Начало созданию основного фонда по скороспелости сортов в сочетании с высокой продуктивностью было заложено в 1930–1950-е гг. на Тулунской ГСС, в Якутском и Красноярском НИИСХ. Сорт яровой пшеницы Скала, созданный на Тулунской ГСС, созревает за 75 дней, как и его родительские формы сорта Балаганка и Ударница. Достоинства сорта – слабая восприимчивость к некоторым видам головни и устойчивость к корневым гнилям, которую он сохранил до настоящего времени. Сорт является эффективным донором данных признаков. Он использовался при создании новых сибирских сортов, таких, как Приобская, Новосибирская 22, Иртышанка 10, Новосибирская 15 и Новосибирская 29.

Создание генофонда засухоустойчивых форм также велось на основе стародавних и новых сортов. Особенности этих форм Сибири таковы, что растения способны пережить продолжительные весенне-летние засухи и быть отзывчивыми на осадки второй половины лета. По результатам испытания в поле и в экспериментальной установке дефицита почвенной влаги были выделены сорта с высокими показателями устойчивости к засухе: Пиротрикс 28, Снегурка, Лютесценс 19, Омская 9, Суходол, Целинная 21 и другие. В основном это образцы из Средней Азии, Казахстана и ирано-туркестанской эколого-географической группы.

Одним из магистральных направлений в селекции последних лет стали исследования по иммунитету. Создание иммунных форм, генетических изоприснаковых коллекций, до-

норов устойчивости ведется с учетом видового разнообразия возбудителей болезней, что значительно расширило возможности традиционных подходов в селекции на иммунитет. С учетом расового и генотипического состава патогенов в условиях сибирского региона создана генетическая коллекция источников и доноров зерновых культур к листовым и головным заболеваниям. В рамках комплексной селекционной программы «Сибирская пшеница» (руководитель – академик П.Л. Гончаров) были выделены эффективные доноры устойчивости к ржавчине (*LrTr*), мучнистой росе (*LrWW*) и пыльной головне (Христов и др., 1989), на основе которых в СибНИИРС созданы иммунные к этим патогенам сорта яровой мягкой пшеницы: Лютесценс 25, Кантегирская 89, Обская 14, Удача, Александрина.

Помимо пшеницы по такому же плану изучали тритикале, овес и горох (табл. 1). Его результатом стало создание кроме выше перечисленных двух сортов яровой мягкой пшеницы сорта озимой тритикале Цекад 90.

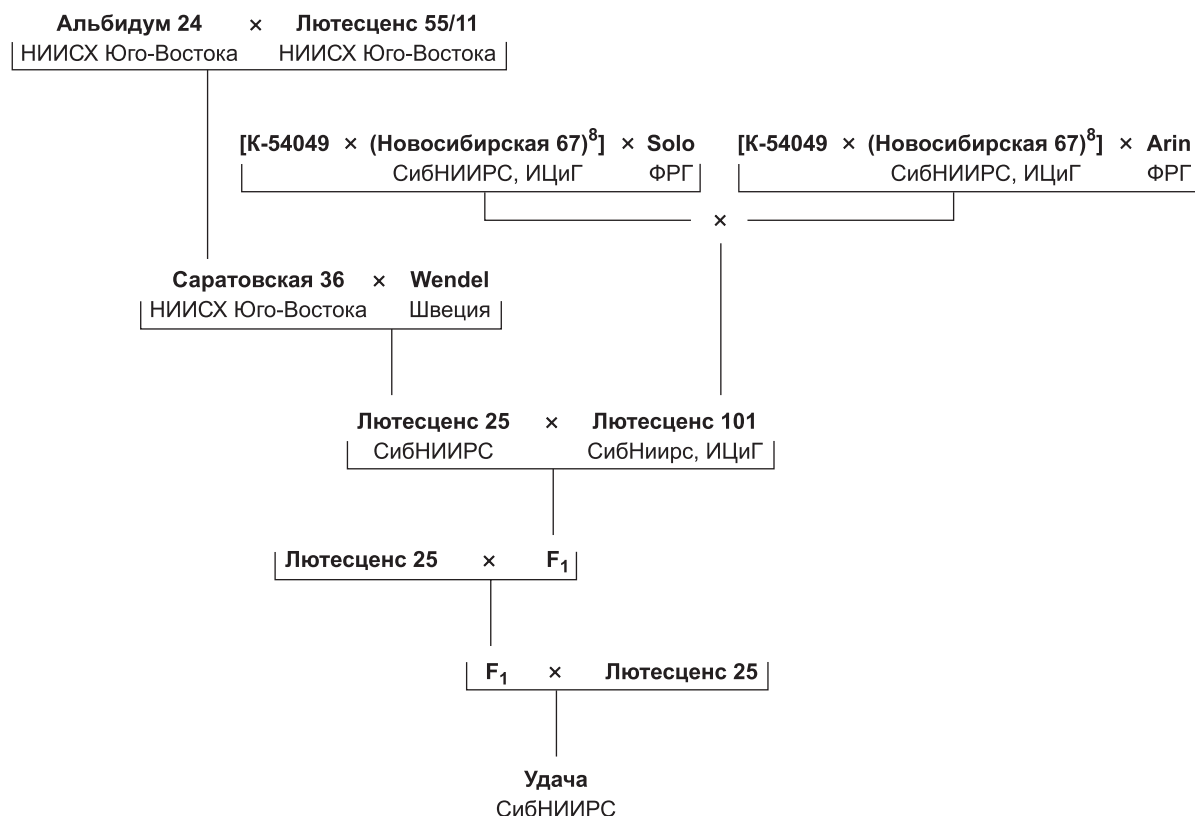
При создании сорта мягкой пшеницы Удача включены в гибридизацию в качестве доноров устойчивости к основным заболеваниям и источников высокой продуктивности ряд сортов отечественной и зарубежной селекции (рис. 2): сорт Лютесценс 101 (селекции СибНИИРС и ИЦиГ СО РАН) – донор гена *LrTr*, контролирующего устойчивость к бурой ржавчине (источник – австралийская пшеница к-54049), и сорт Лютесценс 25, обладающий высокой устойчивостью к мучнистой росе (источник признака – шведский сорт Wendel).

Особенно большой интерес для практической селекции представляют источники устойчиво-

Таблица 1

Результаты изучения коллекции четырех культур в СибНИИРС в 1997–2005 гг.

| Культура  | Всего изучено коллекций | Выделено доноров |                  |               |                               |                               | Получено селекционных форм | Создано на их основе сортов |
|-----------|-------------------------|------------------|------------------|---------------|-------------------------------|-------------------------------|----------------------------|-----------------------------|
|           |                         | урожайности      | массы 1000 зерен | скороспелости | устойчивости к мучнистой росе | устойчивости к бурой ржавчине |                            |                             |
| Пшеница   | 9241                    | 45               | 32               | 37            | 19                            | 15                            | 9481                       | 2                           |
| Тритикале | 3197                    | 18               | 7                | 3             | –                             | 9                             | 1963                       | 1                           |
| Овес      | 5034                    | 9                | 4                | 7             | –                             | –                             | 90                         | 0                           |
| Горох     | 2662                    | 5                | 6                | 4             | –                             | –                             | 422                        | 0                           |



**Рис. 2.** Родословная сорта мягкой яровой пшеницы Удача (авторы А.Ф. Зырянова, П.Л. Гончаров, Ю.А. Христов, П.И. Степочкин, Н.И. Степочкина).

сти к биотическим и абиотическим стрессовым факторам. На базе местных и коллекционных образцов методами полиплоидии и межвидовой гибридизации созданы не имеющие аналогов в мире ультраморозостойкие, короткостебельные, устойчивые к полеганию сорта диплоидной и тетраплоидной озимой ржи, зимостойкие сорта озимой пшеницы и озимой тритикале. Полученные совместными усилиями сотрудников ИЦиГ СО РАН и СибНИИРС СО РАСХН сорта озимой пшеницы Новосибирская 32, Филатовка по морозо- и зимостойкости превосходят все известные образцы мягкой пшеницы. При их создании использовались гибриды высокопродуктивных сортов озимой пшеницы с формами озимого пырея *Agropyrum glaucum* (Desf. ex DC) Roem et Schultes.

Перспективным направлением для создания устойчивых к полеганию диплоидных (Короткостебельная 69 и Сибирская 82) и тетраплоидных (Тетра короткая, Влада) сортов ржи, а также тритикале Цекад 90 (рис. 3) явилось использование в

качестве донора доминантного гена короткостебельности *H1* образца к-10028 из коллекции ВИР. В настоящее время с использованием вышеперечисленных сортов ржи в качестве вторичных доноров низкостебельности и зимостойкости созданы новые перспективные селекционные формы (Владимиров и др., 1986; Артемова, 1999).

Селекционный материал и генофонд озимой тритикале создавались на основе двухступенчатой гибридизации коллекционных образцов озимой мягкой пшеницы, ржи Короткостебельная 69 и озимых форм гексаплоидных тритикале (Степочкин, 2002). Генофонд гексаплоидных озимых тритикале состоит из высокозимостойких, устойчивых к полеганию форм. Они являются вторичными донорами короткостебельности и устойчивости к полеганию. Созданный генофонд озимой тритикале представляет большую практическую ценность и в качестве источников устойчивости к видам головни, мучнистой росы, листовым ржавчинам и септориозу.

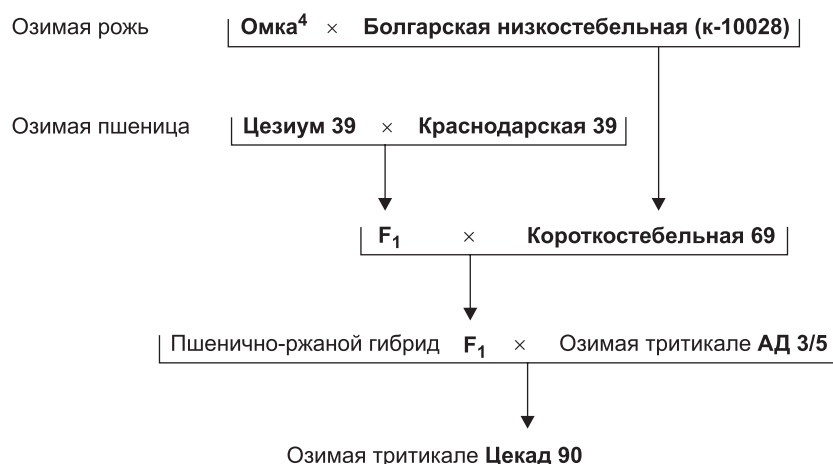


Рис. 3. Родословная сорта озимой тритикале Цекад 90 (автор П.И. Степочкин).

СибНИИРС является практически единственным в Сибири учреждением, где собран созданный в регионе уникальный генофонд овощных культур. Значительная работа проведена по сбору, изучению и размножению многолетних дикорастущих листовых луков. Образцы из коллекции этой культуры отличаются большим внутривидовым разнообразием, что позволяет путем индивидуальных отборов выделять ценные экотипы. Значимость этой работы состоит не только в том, чтобы ввести в культуру новые ценные растения и создать новые сорта, но, что не менее важно, сохранить быстро исчезающие в природе виды и формы. Например, в настоящее время только в коллекции СибНИИРС сохраняется вид *Allium altaicum* Pall. – лук алтайский.

Изучение и создание сибирского генофонда овощных культур были начаты в 1973 г. Коллекция ежегодно пополнялась новыми зарубежными и отечественными сортами, а также образцами дикорастущих видов и местных форм, собранными в экспедициях. Только за период с 1974 по 2006 гг. изучено и описано около 2,5 тыс. сортообразцов, относящихся к 68 видам. Пассивное описание коллекций в первое десятилетие работы сменилось активным использованием генофонда. За последние 15 лет селекционной работы создано 48 сортов и гетерозисных гибридов, внесенных в Госреестр РФ по 9 овощным культурам (табл. 2) (Каталог ..., 1999).

Несмотря на огромный приток в последние годы инорайонных сортов, ценность сибирского

генофонда и местных сортов с годами не только не снижается, но и возрастает. Это объясняется тем, что сорта сибирской селекции лучше приспособлены к условиям произрастания, обладают высокими биотехнологическими показателями качества, меньше подвержены резким колебаниям погодных условий в период вегетации, обладают иммунитетом к заболеваниям.

В процессе длительной интродукции в сибирских условиях многие признаки инорайонных сортов томата модифицируются: сокращается вегетационный период, уменьшаются размеры плода и куста, повышается содержание биологически активных веществ (Губко, 1996). В результате многолетних пересевов и отборов в институте создан генофонд, включающий 670 сортообразцов томата из 47 стран мира. Лучшие из них вовлечены в селекцию, и с использованием многоступенчатой гибридизации для лесостепной зоны Западной Сибири были созданы уникальные ультраскороспелые и урожайные сорта Буян, Белоснежка, крупноплодные высококачественные сорта Сердцевидный, Канопус и ряд других. Генофонд постоянно пополняется за счет привлечения местных и иногородних сортов. В процессе работы выделены доноры ценных признаков и создан селекционный материал, на основе которого получено 12 сортов и гетерозисных гибридов F<sub>1</sub> томата, адаптированных к местным условиям выращивания, различных по типу спелости.

Работа по генофонду тыквенных культур проводится с 1973 г. Изучено более 600 образ-

Таблица 2

Объем изученного материала, сорта и гетерозисные гибриды овощных культур селекции СибНИИРС за 1974–2006 гг.

| Культура                | Изучено образцов | Выделено доноров | Создано сортов | Включено в Госреестр РФ |
|-------------------------|------------------|------------------|----------------|-------------------------|
| Томат                   | 670              | 52               | 16             | 12                      |
| Огурец                  | 600              | 16               | 13             | 12                      |
| Перец сладкий, баклажан | 55               | 6                | 4              | 2                       |
| Лук шалот               | 1500             | 30               | 10             | 9                       |
| Лук шнитт               | 78               | 5                | 2              | 1                       |
| Лук слизун              | 41               | 4                | 2              | 1                       |
| Лук батун               | 150              | 6                | 3              | 1                       |
| Лук алтайский           | 132              | —                | —              | —                       |
| Чеснок                  | 200              | 10               | 9              | 6                       |
| Фасоль овощная          | 150              | 15               | 4              | 4                       |
| Корнеплоды              | 308              | 13               | —              | —                       |
| Капустные               | 271              | 5                | —              | —                       |
| Зеленые и пряные        | 200              | —                | —              | —                       |
| Всего                   | 4355             | 162              | 63             | 48                      |

цов огурца коллекции ВИР отечественного и зарубежного происхождения. Изученный генофонд огурца позволил подобрать родительские пары с учетом скороспелости, устойчивости к пероноспорозу и бактериозу, высоких товарных качеств, транспортабельности, мелкоплодности и партенокарпии. Путем объединения этих признаков в процессе насыщающих и возвратных скрещиваний выделено 2 сорта – Вектор, Витан и 4 гетерозисных гибрида огурца – Визит F<sub>1</sub>, Дуэт F<sub>1</sub>, Стрелец F<sub>1</sub>, Новосибирский F<sub>1</sub>. Создание скороспелых сортов огурца позволило расширить ареал его произрастания в северных районах Сибири. Выделен ряд форм, используемых в качестве доноров ценных признаков, на основе которых получены инцухтированные линии F<sub>6</sub>–F<sub>7</sub> различных половых типов, являющиеся оригинальным исходным материалом для гетерозисной селекции. На базе этих линий создан обширный гибридный материал, включающий более 200 образцов, на основе которого получены гетерозисные партенокарпические гибриды Таник F<sub>1</sub>, Ежик F<sub>1</sub>, Димка F<sub>1</sub>, Нефрит F<sub>1</sub>, Сашенька F<sub>1</sub>.

Узкий ареал и локальные зоны произрастания имеют лук шалот, озимый и яровой чеснок (Гринберг, 1996). Основу генофонда этих культур

составляют местные сибирские, уральские, дальневосточные формы, а также образцы из южных районов страны и запредельных стран. В результате длительной интродукции методом клонового отбора получены зимостойкие сорта озимого чеснока (Новосибирский, СИР-10, Сибирский, Алькор). Путем многолетнего клонового отбора удалось получить ряд высокоадаптивных сортов лука шалота – Сибирский желтый, СИР-7, Спринт. В дальнейшем за счет использования методов межвидовой гибридизации и создания поликроссных гибридов генофонд луковичных культур был значительно расширен новыми формами лука шалота, на основе которых созданы сорта Альбик, Гарант, Софокл и др., что позволило значительно расширить площади возделывания этого вида.

Большая работа проведена по сбору, изучению (около 300 образцов) и размножению дикорастущих листовых многолетних луков. Коллекция включает сейчас 180 сортообразцов, относящихся к 25 видам. На основе уникального генофонда дикорастущих луков впервые в практике овощеводства введен в культуру и зарегистрирован в Госреестре селекционных достижений сорт лука слизуна Грин, обладающий устойчивостью к листовой ржавчине, что

дает возможность в течение всего вегетационного периода использовать его на зелень.

По картофелю селекция на устойчивость к грибным болезням направлена на создание фонда доноров к фитофторе, ризоктониозу и пятнистостям. Создан первый среднеустойчивый сорт Лина с генами  $R_1R_1 R_3R_3$ , контролирующими устойчивость к фитофторозу. Сохранить сорта картофеля и повысить их продуктивность и качество можно путем получения оздоровленного посадочного материала. В СибНИИРС ведутся работы как в этом направлении, так и в плане поиска и создания новых генотипов, отвечающих требованиям современной технологии и товарного спроса.

Всего за последние 30 лет в институте изучено более 20 тысяч сортообразцов зерновых, зернобобовых, кормовых, овощных культур и картофеля. Коллекционный материал, создаваемый на протяжении многих лет, несомненно имеет мировое значение как один из потенциальных источников и доноров уникальных признаков, сформированных в специфических условиях сибирского региона. На основе его всестороннего изучения выделены источники и доноры ценных признаков, которые используются в создании исходного материала для селекции с применением цитологических и генетических методов, а также методов внутривидовой и отдаленной гибридизации и полиплоидии. Только за период с 1997 г. в результате изучения свыше 11 тыс. коллекционных форм зерновых и зернобобовых культур выделено несколько сотен источников хозяйственно ценных признаков и создано на их основе 12 сортов, включенных в Госреестр РФ.

На основе использования сибирского генофонда и коллекционных образцов ВИР в СибНИИРС создан обширный селекционный материал по 16 видам сельскохозяйственных растений, в Государственный реестр селекционных достижений внесено 102 сорта, возделываемых в 29 субъектах РФ. В том числе занимающие большие площади сорта яровой мягкой пшеницы Новосибирская 15, Новосибирская 29, Новосибирская 89; ярового ячменя Ача, овса Ровесник; картофеля Лина и другие. В государственном сортоиспытании находится еще 36 сортов.

Таким образом, работа последних лет по формированию и использованию коллекции

уникального сибирского генофонда позволила селекционерам создать новые высокоурожайные сорта со стабильным проявлением признаков в различные по условиям годы и обогатить потенциал полевых культур.

## Литература

- Аверьянова Т.М. Проблема местных сортов в популяционных исследованиях Н.И. Вавилова и его школы // Аверьянова Т.М. Популяционные исследования в прикладной ботанике. Историко-критический очерк отечественных работ первой трети XX века. Л.: Наука, 1975. С. 40–46.
- Артемова Г.В. Селекция озимой ржи // Сельскохозяйственная наука Сибири. Сб. науч. тр. Новосибирск: СО РАСХН, 1999. С. 275–278.
- Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции // Теоретические основы селекции. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935а. С. 17–74.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л.: Сельхозиздат, 1935б. 246 с.
- Вавилов Н.И. Мировые растительные ресурсы и их использование в селекции // Математика и естествознание в СССР. 1938. С. 575–595.
- Владимиров Н.С., Артемова Г.В., Кравченко Г.П. Научно-теоретические основы создания короткостебельных и тетраплоидных сортов озимой ржи для условий Сибири // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур Западной Сибири. Сб. науч. тр. Новосибирск, 1986. С. 23–32.
- Гончаров П.Л. Вступительное слово на Вавиловских чтениях в связи со 110-летием со дня рождения // Генофонд сельскохозяйственных культур для селекции устойчивых сортов. Новосибирск, 1999. С. 3–6.
- Гринберг Е.Г. Создание и использование генофонда луковых растений в Сибири // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур. Сб. науч. тр. Новосибирск: СО РАСХН, 1996. С. 88–96.
- Губко В.Н. Создание сорта томата для условий Сибири // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур. Сб. науч. тр. Новосибирск: СО РАСХН, 1996. С. 96–99.
- Жуков В.И., Михеев В.А., Симаков Г.А. и др. Изучение мировой коллекции ВИР и местных форм сельскохозяйственных растений // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур Западной Сибири. Сб. науч. тр. Новосибирск, 1986. С. 10–17.
- Каталог сортов сельскохозяйственных культур, созданных учеными Сибири и районированных (включенных в Госреестр РФ) в 1929–1998 гг. Новосибирск: СО РАСХН, 1999. 208 с.

Степочкин П.И. Создание и изучение тритикале в СибНИИРС // Докл. и сообщ. VIII генетико-селекционной школы: Повышение эффективности селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений. Новосибирск: СО РАСХН, 2002. С. 409–414.

Христов Ю.А., Бахарева Ж.И., Лангольф Э.И., Оржеховская Т.Е. Селекционно-иммунологические исследования сельскохозяйственных культур // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур Западной Сибири. Сб. науч. тр. Новосибирск: СО РАСХН, 1989. С. 75–88.

## **THE ROLE OF SIBERIAN GENE POOL COLLECTIONS IN THE PRODUCTION OF NEW CULTIVARS OF AGRICULTURAL PLANTS**

**I.E. Likhenko, P.I. Stepochkin, P.L. Goncharov, Y.A. Khristov, E.G. Grinberg,  
G.V. Artemova, A.F. Zyryanova**

Siberian Research Institute of Plant Industry and Breeding, SB RAS, Novosibirsk, Russia,  
e-mail: sibniirs@sibniirs.sorashn.ru

### **Summary**

The results of investigations on the gene pool of the agricultural plants in Siberian Research Institute of Plant Industry and Breeding are reported in the article. The influence of West Siberian specific climatic conditions on the gene pool forming and its role for breeding in the region are noted. The pedigrees of new spring wheat variety Udacha and winter triticales Cecad 90 are given.

**ФЕНОМЕН ПРИАНГАРЬЯ**  
**(к 100-летию Тулунской ордена Трудового Красного Знамени**  
**государственной селекционной станции)**

**П.Л. Гончаров**

Сибирский НИИ растениеводства и селекции СО РАСХН, Новосибирская обл, п. Краснообск,  
Россия, e-mail: absent@sorashn.ru

На Сибирь уже давно смотрят как на неиссякаемый клад природного богатства, но многим и невдомек, что природные ресурсы исчерпаемы и только растениеводство и животноводство при рациональном ведении не только дают пищу и сырье, но и способствуют воспроизводству плодородия почв, сохранению и приумножению генофонда флоры и фауны, поддерживают экологическое равновесие в природе.

В начале XX в. в Сибирь переселялись безземельные крестьяне из европейской части России, Белоруссии и Украины. Переселенцы привезли с собой большие семьи и опыт ведения растениеводства и животноводства. Но они не знали, что их опыт и семена вряд ли пригодятся в Сибири с ее коротким летом, неблагоприятными гидротермическими режимами: весной поздние заморозки, а осенью ранние, первая половина лета засушливая, а осень холодная, влажная.

Инициатор заселения Сибири П.А. Столыпин, начинал новое дело с изучения территории сибирского края. И освоению его предшествовало создание на всей территории, от Урала до Тихого океана, сети опытных полей и ферм. Одной из первых была Тулунская опытная ферма, образованная в 1907 г. на берегу реки Ия, несущей свои воды через Оку в Ангару и Енисей.

Почему же выбор пал на столь суровый уголок? Дело в том, что Иркутская область, как, впрочем, и некоторые другие регионы Сибири, относится к территории с ненормальным агроклиматическим зонированием. Например, в Нижне-Илимском районе, расположенном севернее Тулунского (от Тулуна до Илимска более 300 км на север), гораздо благоприятнее условия,

чем в бывшем Икейском районе (от Тулуна до Икея более 100 км на юг). Например, в долине реки Илим (Нижне-Илимск) прекрасно произрастает и созревает на семена люцерны (Букин, 1954), но в зоне Саянских гор, близ поселка Икей, даже для менее теплолюбивого клевера красного не во все годы подходящие условия. Почему так происходит? Потому, что в долине северной реки Илим складываются лучшие условия в течение лета и здесь за счет теплоотдачи реки осенью дольше длится безморозный период, а на юге Тулунского района в предгорьях Саянских гор (Икей) срабатывает своего рода экран. Холодные массы воздуха с севера доходят до Саянских гор и, не перевалив через хребет, растекаются у его подножия, выхолаживая эту территорию (Агроклиматический справочник ..., 1959).

Основываясь на этом представлении и изучив метеоданные этой территории, иркутские агрономы-первопроходцы предположили, что если удастся выделить и создать формы растений, пригодные для Тулуна, то они вполне могут быть распространены и на другие, более благоприятные территории. Было это век назад. Первым управляющим Тулунской опытной фермы был отставной офицер, разорившийся орловский помещик Иван Семенович Турбин. О нем, к сожалению, мало известно.

Получил управляющий в распоряжение всего 33 га пашни, а в штат лишь 7 человек. И, конечно же, ограниченные ассигнования. Опытной ферме была придана метеостанция. На новом месте надо было развернуть работы по размножению и распространению новых сортов растений и пород сельскохозяйственных



Ветераны Государственной селекционной станции у лабораторного корпуса, построенного в начале прошлого века.

животных, изучение и демонстрация крестьянам окрестных деревень новых по тому времени сельхозмашин и инвентаря.

В отчете за 1909 г. И.С. Турбин писал: «Обратить ферму в показательное учреждение будет стоить дорого и без пользы для крестьян. Мое мнение таково, что ферма должна стремиться выпускать на рынок требуемые сорта хлебов... и выводить скороспелые сорта, ... чтобы не быть в зависимости от влияния климата и погоды» (Ерофеев, 1997).

Прибывший в Тулун В.Е. Писарев развернул с 1913 г. селекционную работу. Здесь он создал сорта: яровой пшеницы – Балаганка, Тулун 3А и Тулун 70В, ячменя – Червонец и Пионер, овса – Тулунский 86/5, ржи озимой – Тулунская зеленозерная, гороха – Тулунский гибрид, картофеля – Снежинка. Виктор Евграфович, заложив традиции научной селекции, по праву считается пионером Восточно-Сибирской селекции. В начале 1920-х гг. Н.И. Вавилов пригласил его в Петроград в Отдел прикладной ботаники и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета Наркомзема (ныне ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова), а затем он

долгие годы вел исследования в подмосковном НИИ нечерноземной зоны.

За годы работы тулунские селекционеры создали серию (более 80) сортов по яровой пшенице, ячменю, овсу, озимой ржи, просу, гороху, гречихе, по картофелю и кормовым травам – клеверу красному (луговому), люцерне, доннику белому и желтому, кострецу безостому, тимopheевке луговой, овсянице луговой, вике посевной (яровой), пелюшке (кормовому гороху), чумизе.

Особое место среди достижений станции принадлежит таким сортам, как: яровая пшеница – Балаганка, Ударница, Тулун 14, Иркутская 49, Скала, Тулунская 12; ячмень – Червонец, Заларинец, Неполегающий, Неван; овса – Байкал, Сибиряк, Тулунский 22 и 19; гороха – Тулунский зеленый, Успех; просо – Сибирское желтозерное; гречиха – Сибирячка; озимая рожь – Тулунская зеленозерная; картофель – Тулунский (сеянец 8/157), Полет, Тулунский ранний; люцерна – Таежная, Тулунская гибридная; клевер красный – Тулунский; донник белый – Саянский; донник желтый – Лазарь; кострец безостый – Тулунский, Антей; овсяница луговая –



Аллея на центральной усадьбе Госселекстанции.

Приангарская; вика посевная (яровая) – Надежда, Тулунская 73; пелюшка (кормовой горох) Скороспелая 16 (Гончаров и др., 2003).

Тулунская госселекстанция прославилась сортом-шедевром яровой пшеницы Скала (районирована в 1956 г.). Площади в посевах этого сорта доходили до 2,6 млн гектаров. Есть районы, где сорт Скала возделывается еще до сих пор. А в каком количестве сортов она была родительским компонентом!

Это ли не феномен, что в такой маленькой селекционной станции взросло столько замечательных ученых, удостоенных высоких званий и отмеченных государственными наградами. А сколько неотмеченных высокими регалиями тружеников. Это селекционеры старшего поколения: Аркадий Аркадьевич Гусельников, работавший до 1933 г., В.А. Михайловский (его даже нет среди авторов сортов ячменя и овса), Виктор Степанович Мусатов и другие. У Петра Иосифовича Полякова училась большая плеяда селекционеров в 1940–1960-е гг., в том числе и автор статьи. Из пришедших на станцию в 1950-е гг. назвал бы Антонину Васильевну Гончарову, Анатолия Егоровича Юдина, Людмилу

Михайловну Вавилову, Виктора Петровича Костыро, Тамару Михайловну Маламура, Виктора Николаевича Вавилова, Зою Георгиевну Юдину... Список можно было бы продолжить, а о более молодых селекционерах нам предстоит еще услышать, их звездный час впереди.

То, что многие Тулунские сорта выходят на широкие просторы нашей страны, мы тоже отнесли бы к феномену: некоторые, созданные в подтаежной зоне Приангарья, носят локальный характер, возделываясь на ограниченной территории, другие, например, яровая пшеница Скала, Тулунская 12, ячмень Червонец, овес Тулунский 86/5, гречиха Сибирячка, люцерна Тулунская гибридная, вика яровая (посевная) Надежда, козлец безостый Антей, картофель Полет пошли далеко за пределы своего региона, они отличаются широким генетическим гомеостазом.

Небольшое по численности научное учреждение, расположенное в подтаежной зоне Приангарья, добилось выдающихся результатов и в условиях перманентного реформирования сельского хозяйства и аграрной науки продолжает свой плодотворный труд по созданию все новых и новых сортов.

Как научное учреждение Тулунская опытная ферма не раз преобразовывалась, меняя названия – опытное поле, опытная станция разного уровня (от районной до зональной Восточно-Сибирской). 29 июля 1937 г. постановлением Совнаркома СССР она была преобразована в Тулунскую государственную селекционную станцию. Указом Президиума Верховного Совета СССР от 25 мая 1967 г. за заслуги по выведению новых сортов и внедрению их в производство Тулунская ГСС награждена орденом Трудового Красного Знамени. Самым последним преобразованием Тулунской ГСС стала ее реструктуризация путем присоединения к Иркутскому НИИСХ на правах отдела. При этом тулунские селекционеры продолжают свой благородный труд, создавая все новые сорта для суровых условий Приангарья, помня, что селекция – процесс непрерывный.

Достижения Тулунской ГСС поддерживались тем, что селекционеры станции долгие годы, а многие и всю жизнь, оставались верны выбранным для селекции видам растений, десятилетиями были душой привязаны к этому уголку в далеком сибирском крае, работали и продолжают работать с полной самоотдачей, несмотря ни на какие помехи. А их здесь было немало. Из личного опыта известно, что преодолевать неблагоприятные условия среды трудно, но это в наших руках, а вот преодолеть помехи ретивых чиновников ещё труднее: они ведь остаются неуязвимыми, а истинные творцы сортов – люди чувствительные и легкоранимые.

Наука – это тяжелая, изнурительная работа, это знание и озарение, поиски и находки, разочарования и успех. Неудачи укрепляют, успехи окрыляют, а поддержка придает силы тем, кто стал на путь селекции, которая требует от человека всей его жизни.

Процесс селекции непрерывен. Сколько бы селекционер не сделал, он всегда на полпути, а может быть, в начале. Наши недоделки – это задачи будущего, наших преемников. Мы уже называли селекционеров 1920–1970-х гг. и созданные ими сорта. Это И.М. Барауля, А.М. Брянский, В.Н. Вавилов, Г.Г. Ермакова, А.А. Иванова, Э.А. Инишева, М.С. Ильюшенко, Г.М. Мануйлова, В.И. Шатунова, А.Е. Шпак. Кроме селекционеров было немало замечательных семеноводов, механизаторов, полеводов и жи-

вотноводов, крупных организаторов науки и производства.

К своему 100-летию юбилею Тулунская ордена Трудового Красного Знамени государственная селекционная станция имеет более 80 сортов, включенных в Госреестр регистрации РФ (районированных) в разные годы, начиная с 1929 г. Ряд новых сортов яровой пшеницы, ячменя, овса, вики посевной и картофеля проходят государственное сортоиспытание.

Постоянная практическая селекция опиралась на новые методические разработки, успешному ведению селекции способствовало участие в комплексных программах. Так, в 1959 г. Тулунская госселекстанция включилась в комплексную программу «Климатический фактор как условие формообразования при селекции бобовых культур». Головная организация Всесоюзный НИИ кормов, соисполнители программы Тулунская ГСС, Львовская ОСС, Краснодарский НИИСХ, Моршанская ГСС и др. (Гончаров, 1963; Гусс, 1963). Результатом комплексных исследований стали некоторые уточнения методики селекции. На этой основе Тулунская ГСС и СибНИИРС создали серию сортов вики посевной, 5 из которых – Байкальская, Надежда, Новосибирская, Приобская 25, Тулунская 73 в 1974–1997 гг. – были включены в Реестр госрегистрации РФ и переданы в государственное сортоиспытание Ленская 13 (СибНИИРС, Якутский НИИСХ), Даринка (СибНИИРС, Горно-Алтайский НИИСХ).

В 1965 г. нами на Тулунской ГСС была сформулирована комплексная селекционная программа «Люцерна». В ходе ее исполнения предложен ряд разработок по созданию селекционного материала, применению специфических селекционных фонов (провокационный, инфекционный и селективный). В комплексной программе участвовали селекционеры П.Л. Гончаров и А.В. Гончарова (Тулунская ГСС, СибНИИРС), А.И. Константинова (ВНИИ кормов), Б.А. Абубекеров (СибНИИСХ), Е.Р. Шукис (АлтайНИИСХ), Г.Т. Мейрман (НПЦРиЗ, Казахстан). В результате создан ряд сортов люцерны. Из них в Реестр госрегистрации РФ внесены: Тулунская гибридная, Сибирская 8, Приобская 50 и переданы в государственное сортоиспытание Флора 6 (СибНИИСХ, СибНИИРС), Кокорай (НПЦРиЗ, Казахстан, СибНИИРС).

### Литература

- Агроклиматический справочник по Иркутской области. Л.: Гидрометеиздат, 1959. 162 с.
- Букин А.Е. Люцерна в колхозах Иркутской области. Иркутск: Иркутское кн. изд-во, 1954. 39 с.
- Гончаров П.Л. Восточной Сибири – скороспелые сорта бобовых культур // Новое в методике селекции кормовых бобов, гороха и вики. М.: Изд-во с.-х. лит-ры, журналов и плакатов, 1963. С. 165–170.
- Гончаров П.Л., Гордеева Т.Н., Шаламанова Л.Н. Каталог сортов сельскохозяйственных культур, созданных учеными Сибири и включенных в Госреестр РФ (районированных) в 1929–2003 гг. Новосибирск: РАСХН. Сиб. отд-ние, 2003. Вып. 3. 272 с.
- Гусс Р.Ю. Об использовании естественных климатических особенностей в качестве средства селекции // Новое в методике селекции кормовых бобов, гороха и вики. М.: Изд-во с.-х. лит-ры, журналов и плакатов, 1963. С. 5–16.
- Ерофеев М.В. Тулунской ордена Трудового Красного Знамени государственной селекционной станции – 90 лет // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур: Сб. науч. тр. Новосибирск: РАСХН. Сиб. отд-ние, 1997. С. 1–14.

## **ЖИЗНЬ И ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ АКАДЕМИКА ВАСХНИЛ МИХАИЛА АФАНАСЬЕВИЧА ЛИСАВЕНКО: К 110-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ**

**И.П. Калинина**

НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко, Барнаул, Россия

Исполнилось 110 лет со дня рождения талантливого ученого-биолога, селекционера, организатора науки, энтузиаста сибирского садоводства Михаила Афанасьевича Лисавенко.

Михаил Афанасьевич родился 3 октября 1897 г. в с. Боготол бывшей Томской губернии (ныне Красноярский край). Прадед – русский, из переселенцев крепостных крестьян Воронежской губернии.

Отец Афанасий Михайлович (1870 г. рождения) грамоте обучился сам. В армии служил на Дальнем Востоке писарем. После службы в

армии работал лесобязчиком Боготольского лесничества, экспедитором Красноярского винокуренного завода, десятником по заготовке леса для строительства железной дороги Ачинск–Минусинск.

Мать Анастасия Алексеевна, 1871 г. рождения, из бедняцкой семьи, домохозяйка, неграмотная.

В 1918 г. семья переехала в г. Ачинск, где отец обзавелся 20 десятинами земли, скотом, сепаратором, маслобойкой, мелочной лавкой, нанимал двух рабочих. Хотел вывести сына в люди, дать



Академик ВАСХНИЛ М.А. Лисавенко (1966 г.)

ему юридическое образование. Во время империалистической войны прекратил торговлю, но в начале 1920-х гг. был арестован как бывший торговец. После освобождения в 1927 г. переехал в г. Бийск Алтайского края. Работал на винзаводе на незначительных должностях. Тем не менее как бывший торговец в 1938 г. был арестован и пропал. В 1958 г. реабилитирован (посмертно) за отсутствием состава преступления. Мать Михаила Афанасьевича жила в г. Бийске с дочерью, умерла в 1950 г.

М.А. Лисавенко в 1908 г. окончил 3 класса Боготольской сельской школы, в 1917 г. Красноярскую гимназию. В 1917 г. поступил в Томский университет на юридический факультет и одновременно вольнослушателем на историко-филологический, предполагая получить широкую общеобразовательную подготовку, но не окончил ни того ни другого, так как в силу материальных и семейных обстоятельств был вынужден прекратить учебу в 1919 г. (женился, в 1918 г. родился сын Афанасий. После смерти сына в 1923 г. развелся с женой).

С 1919 до января 1933 гг. М.А. Лисавенко работал в г. Ачинске инструктором, заведующим Ачинским отделением пушно-сырьевой конторы Сибторга Енисейского губернского союза кооперативов, управляющим и техническим руководителем опытно-показательного кролиководческого совхоза.

С детства вместе с матерью, страстной огородницей, сеял, сажал, выращивал разные растения. Весной 1920 г. посадил свой первый сад на усадьбе родителей в г. Ачинске (сеянцы сибирской яблони и вишни из заброшенного питомника при Боготольской лесной школе, саженцы от В.М. Крутовского и А.И. Олониченко). Весь свой досуг посвящал садоводству. Помогали ему советами А.И. Олониченко (с его сыном учился в гимназии, бывал в саду его отца и В.М. Крутовского в Красноярске).

Начиная с 1926 г. 10 лет переписывался с Н.Н. Тихоновым – учеником и научным сотрудником И.В. Мичурина, получал саженцы из питомника Мичурина.

Опытнической работой М.А. Лисавенко по садоводству заинтересовался председатель Ачинского окрисполкома Аверьянов. По его предложению Горсовет в 1926 г. прирезал Лисавенко 0,5 га земли, а в 1930 г. земельная площадь

опытного участка была уже более 1 га. На этом участке М.А. Лисавенко вел исследования по сортоизучению плодовых и ягодных культур, начал селекционную работу по ягодникам. Чувствуя недостаток специальных знаний по садоводству, в 1929–1931 гг. учился на заочных курсах Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева.

Работа на приусадебном участке его уже не удовлетворяла. Он мечтал о массовом развитии садоводства в создававшихся колхозах. Воодушевила его статья в газете «Известия» «Плодоводство – в порядок дня». Понял, что правительство уделяет внимание развитию садоводства, и он занимается нужным делом.

М.А. Лисавенко вместе с корреспондентом «Известий» Эль-Регистаном проводит в г. Ачинске собрание сельскохозяйственного актива и выступает с докладом о возможностях развития садоводства в Сибири. В результате два колхоза (коммуны) заложили сады.

В сад к Михаилу Афанасьевичу идут горожане, едут люди из деревень – это было лучшей пропагандой садоводства. В 1930 г. в журнале «Сад и огород» вышла первая статья М.А. Лисавенко «О проблемах сибирского плодоводства». Он писал в крайисполком, «Садвинтрест», «Союзплодоовощ» в Москву, выступал, стараясь пробудить интерес к сибирскому садоводству.

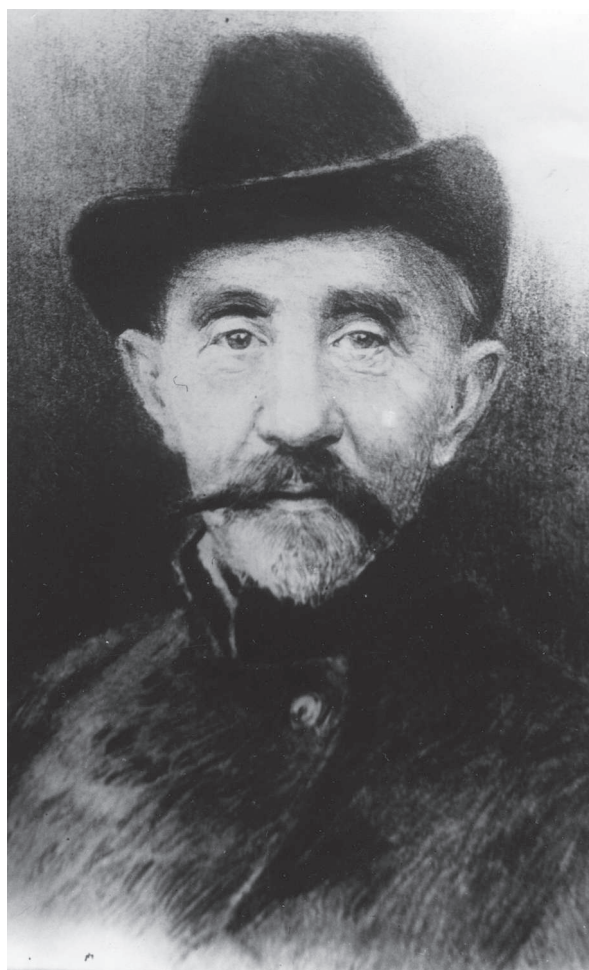
13 лет опытнической работы в г. Ачинске не прошли даром, он приобрел опыт исследователя, организатора, пропагандиста. Становится активным корреспондентом «Крестьянской газеты», журнала «Сад и огород», местных газет Красноярского края.

Коренной перелом в жизни М.А. Лисавенко произошел неожиданно, в декабре 1932 г., после его выступления о перспективах сибирского садоводства на первом Всесоюзном совещании колхозников-опытников в Москве (совещание проводила редакция «Крестьянской газеты»). Эмоциональное выступление Михаила Афанасьевича, его убежденность о необходимости развития садоводства в Сибири произвели большое впечатление. Редактор «Крестьянской газеты» Урицкий предложил ему поехать в Ойротию (подшефную редакцию) для работы по садоводству; он согласился не раздумывая. Сразу из Москвы поехал в Мичуринск в НИИ плодоводства, а в феврале 1933 г. – в г. Ойрот-Тура

(ныне г. Горно-Алтайск) с письмом редактора «Крестьянской газеты» Урицкого секретарю Ойротского обкома ВКП(б) с просьбой поддержать М.А. Лисавенко, получил согласие на организацию в г. Ойрот-Тура опорного пункта НИИ плодоводства (ныне ВНИИС).

С июля 1933 г. он зачислен садоводом-опытником при Ойротском облзу, осенью – заведующим опорного пункта. Получив 4 тыс. руб. из бюджета области, купил лошадь, телегу и отправился в экспедицию по Горному Алтаю собирать исходный материал для селекции ягодных культур. Однажды чуть не погиб вместе с проводником, заблудившись в тайге.

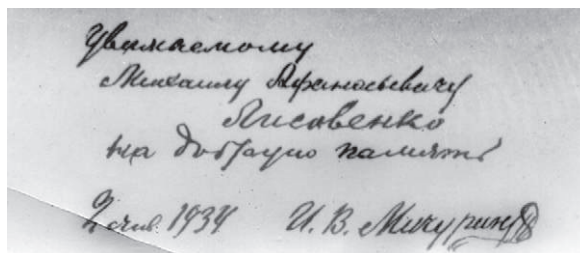
Осенью 1933 г. Горсовет выделил опорному пункту в Татанаковском логу «для развода сибирского садоводства» 4 га земли. В конце сентября 1933 г. Облисполком купил Михаилу Афанасьевичу избу, где он жил до 1936 г.



Осенью 1933 г. закупил в Бийске в артели «Флора» 1 тыс. саженцев яблони, несколько тысяч саженцев малины и подвоев яблони (в 1934 г. 5 тыс. из них были привиты), приобрел саженцы и для общественных организаций, для озеленения города.

В октябре 1933 г. в Топках (Кузбасс) вместе с М.О. Пантюховым, возглавлявшим выездную редакцию «Крестьянской газеты», и секретарем райкома партии Тулиным организовали почин топкинских колхозников по закладке садов в колхозах и на приусадебных участках. Секретарь Западно-Сибирского крайкома ВКП(б) Р.И. Эйхе одобрил их почин и указал на необходимость уделять серьезное внимание развитию сибирского плодоводства. И дела пошли. С 1933 г. по всему Западно-Сибирскому краю вместе с ростом колхозов закладываются сады. Если в 1933 г. в крае было 300 га садов, то в 1936 г. уже около 5000 га.

В декабре 1933 г. из Топков Михаил Афанасьевич поехал к И.В. Мичурину (привез ему семена алтайских растений). Иван Владимирович радушно принял его, расспрашивал о работе, растительных богатствах Алтая. Одобрил его активную деятельность. 2 января 1934 г. состоялась вторая встреча с И.В. Мичуриным. При расставании И.В. Мичурин подарил ему свой портрет с дарственной надписью и вручил предисловие к первой книге Михаила Афанасьевича «Плоды и ягоды на север» (Лисавенко, 1936), посвященной почину топкинских колхозников. Прощаясь с М.А. Лисавенко, И.В. Мичурин напутствовал его: идти напролом! Стоять за свое дело. Если будет туго – обращаться от его имени к наркому земледелия Яковлеву. Михаил Афанасьевич очень ценил поддержку И.В. Мичурина, который неоднократно упоминал его имя в своих статьях в центральной печати.



Портрет И.В. Мичурина, подаренный М.А. Лисавенко в 1934 г., с подписью на обороте.

В мае 1934 г. облисполком города выделил опорному пункту 32 тыс. руб. В Татанакском логу появились первые посадки яблони. Было построено первое здание – избушка для сторожа. Летом 1934 г. М.А. Лисавенко осуществил Всесоюзную пионерскую экспедицию на Алтай. Вместе с ребятами прошел 500 км, собрав много ценного материала (растений, семян). В сентябре 1934 г. в г. Мичуринске на конференции опытников-мичуринцев доложил о работе за первый год.

В 1935 г. работа опорного пункта расширяется, углубляется. Весной приехал на работу И.А. Кухарский – первый специалист с высшим агрономическим образованием, который в 1938 г., к сожалению, был арестован и расстрелян, в 1958 г. реабилитирован посмертно.

В 1935 г. заведующий сектором селекции НИИ пловодства С.И. Исаев, побывав на

опорном пункте, одобрил работу Михаила Афанасьевича, а директор института Одинцов на конференции в 1935 г. поставил в пример работу опорного пункта и М.А. Лисавенко за быстрое развертывание работы и связь с массами.

В 1936 г. опорный пункт имел уже 150 га земли, 25 га новых закладок (сотни тыс. сеянцев, 800 сортообразцов плодовых и ягодных культур). В большом объеме проведена гибридизация яблони и ягодных культур, организовано выращивание саженцев (закулировано 42 тыс. яблонь). Бригада НИИ во главе с З.А. Метлицким, обследовав работу опорного пункта, сделала заключение: «Алтайский пункт имеет республиканское значение».

На опорном пункте побывал и президент Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук Николай Иванович Вавилов. Опорный



Президент ВАСХНИЛ Н.И. Вавилов, М.А. Лисавенко, Давидов.

пункт посещают партийные и советские руководители края, Ойротской области, многочисленные экскурсии горожан, школьников, колхозников. Все одобряли его работу.

В ноябре 1936 г. в Новосибирске на краевой выставке по садоводству опорный пункт был награжден Почетной грамотой крайзо и выдвинут кандидатом на Всесоюзную сельскохозяйственную выставку (ВСХВ) 1937 г.

В конце декабря 1936 г. – начале января 1937 г. в Новосибирске проводится межкраевое совещание по северному садоводству под личным руководством наркома земледелия Лисицина. Это вселило уверенность в необходимости развития садоводства, нужности дела, которому посвятил себя М.А. Лисавенко.

Михаил Афанасьевич понимал необходимость создания зимостойких сортов плодовых и ягодных культур – основы развития сибирского садоводства. Он начал с формирования сортимен-та для Алтайского края, с интродукции, сортоизучения плодовых и ягодных культур и селекции. Вовлекает в селекцию аборигенные сибирские и дальневосточные виды, проводит межвидовую и географически отдаленную гибридизацию.

С 1938 по 1946 гг. под руководством М.А. Лисавенко формируется коллектив научных сотрудников опорного пункта. Это был коллектив энтузиастов, сподвижников Михаила Афанасьевича. Первыми научными сотрудниками были: И.А. Кухарский, Н.Н. Тихонов, Н.И. Кравцева, М.А. Сиземова, З.И. Лучник, В.А. Сироткин, А.Н. Каменева, А.С. Толмачева; Н.М. Павлова, А.М. Скибинская, Л.Ю. Жебровская, З.С. Зотова, И.В. Верещагина, П.Н. Давыдов, Ф.Т. Шеин, В.И. Харламов, А.К. Счастливый, Я.Г. Темберг, В.С. Путов.

В годы Великой Отечественной войны 1941–1945 гг. коллектив опорного пункта, как и вся страна, трудился под девизом: «Все для фронта, все для победы». Ввиду недостатка продовольствия под руководством М.А. Лисавенко проводилось сортоизучение скороспелых сортов кукурузы, сортового картофеля, было налажено размножение лучших сортов. Разрабатываются технологии выращивания алтайских луков, лечебных трав для госпиталей и северных районов страны. Выращивается большое количество плодов, ягод, овощей для населения и госпиталей.

В 1943 г., когда еще полыхала война, Совмин РСФСР, учитывая активную деятельность опорного пункта, преобразует его в Алтайскую опытную станцию садоводства. С этого времени расширяется ареал деятельности опытной станции. Организованы опорные пункты в низкогорье Алтая (в Чемале), в степной зоне (в Шипуновском районе – в колхозе имени Ф.М. Гринько), в лесостепной зоне (Барнауле), созданы питомники в с. Соузге, и г. Новоалтайске (Забелина, 2003).

В 1950 г. опытная станция перебазирована в г. Барнаул, в Горно-Алтайске был сохранен опорный пункт и экспериментальная база (ныне Горноалтайское ОПХ и отдел горного садоводства НИИСС).

Пополняется коллектив научных сотрудников. Тематика НИР расширяется. В большом объеме ведется селекционная работа. Под руководством Михаила Афанасьевича, а затем его учениками и сподвижниками в институте создано более 300 сортов яблони, груши, сливы, вишни, смородины, крыжовника, малины, земляники, первых в мире сортов калины, жимолости, облепихи (Калинина, 1976, 2003; Зотова, 1980; Калинина, Пантелеева, 1983). М.А. Лисавенко является одним из авторов 128 сортов.

Под его руководством разрабатываются технологии размножения и возделывания плодовых и ягодных культур, системы защиты садовых растений от болезней и вредителей. Ведутся исследования по декоративному садоводству, в г. Барнауле закладывается уникальный дендрарий. Осуществляется широкая связь станции с колхозными и совхозными садоводствами, с садоводами-любителями всей Сибири и многих регионов СССР. Тысячи писем получает станция с просьбами прислать саженцы, семена. Ежегодно сотрудники станции отправляют тысячи посылок населению и научным учреждениям СССР. ОПХ станции становятся хозяйствами высокой культуры земледелия. Растут площади под садами и питомниками станции. Сформирован коллектив опытных руководителей, агрономов, бригадиров ОПХ.

Станцию посещают многочисленные экскурсии, Михаил Афанасьевич радушно принимает и школьников, и министров, и зарубежных гостей, и руководителей края, колхозников, садоводов-любителей – всех, кого интересовало садоводство.



Дендрарий института.

В 1966 г. в Барнауле на опытной станции под руководством академика М.А. Лисавенко состоялось научно-методическое совещание по садоводству Сибири и северных областей Казахстана с участием ведущих ученых СССР. Доклад Михаила Афанасьевича «Очередные задачи научно-исследовательской работы в сибирском садоводстве» (Лисавенко, 1968) до сих пор является программным для ученых Сибири.

В 1967 г. опытная станция награждена Орденом Трудового Красного Знамени. Все сотрудники были рады этому. Готовились к 70-летию Михаила Афанасьевича. Неожиданно для всех нас утром 27 августа 1967 г. его сердце остановилось.

Михаил Афанасьевич 47 лет посвятил развитию сибирского садоводства. С 1 июля 1933 г. он был организатором и руководителем опорного пункта НИИ плодородства им. И.В. Мичурина, с 1943 г. по 1967 г. – директором Алтайской опытной станции садоводства. В 1950 г. Министерством высшего образования СССР назначен заведующим кафедрой плодородства и овощеводства Алтайского СХИ (по совместительству). С 1951 г. руководил аспирантурой по садоводству в АСХИ. В марте 1952 г. отказался от работы в АСХИ по состоянию здоровья и перегруженности основной деятельностью. В 1951 г. ректор ТСХА

(г. Москва) приглашает его заведовать кафедрой плодородства, но Михаил Афанасьевич остался верен Алтаю.

В 1943 г. он защитил кандидатскую диссертацию на заседании Совета Плодоовощного института им. И.В. Мичурина на тему: «Селекция ягодных культур на Алтае», и ВАК утвердил его в ученой степени кандидата наук (1946 г.).

В 1949 г. ВАК утвердил М.А. Лисавенко в ученой степени доктора сельскохозяйственных наук без защиты диссертации (по ходатайству ученого совета Алтайской опытной станции садоводства). В 1951 г. ему присвоено ученое звание профессора. В 1956 г. был избран академиком ВАСХНИЛ.

Михаил Афанасьевич был страстным пропагандистом сибирского садоводства, талантливым публицистом. Им опубликовано более 300 работ (по селекции, анализу работы пионеров сибирского садоводства и опытников-колхозников, по истории сибирского садоводства и др.) (Лисавенко, 1938, 1957, 1958а). Он автор трех монографий: «По мичуринскому пути» (1950 г.), «Вопросы сибирского садоводства» (1958б), «Учение Мичурина в действии» (1958а).

Под редакцией М.А. Лисавенко изданы монографии видных ученых по садоводству: В.В. Пашкевича «Избранные сочинения по плодородству» (1959); Н.Ф. Кашенко «Сибирское

садоводство» (1963); В.В. Спирина «Северное садоводство» (1965).

Михаил Афанасьевич высоко ценил деятельность пионеров сибирского садоводства, изучал и обобщал их опыт. Мечтал об издании «Помологии». Это нам, его ученикам и сподвижникам, удалось осуществить в 2005 г. (Помология, 2005).

Наряду с основной деятельностью М.А. Лисавенко выполнял большую общественную работу. С 1934 г. был членом Ойротского облисполкома и Ойрот-Туринского горсовета. 30 лет избирался депутатом местных Советов народных депутатов. С 1952 г. возглавлял Алтайский краевой комитет защиты мира, был членом Советского комитета защиты мира, членом правления краевого общества «Знание», с 1951 г. членом крайкома профсоюзов.

В ВАСХНИЛ с 1951 г. был членом секции садоводства и виноградарства, затем ее председателем. Провел выездные заседания секции в Крыму, Латвии, на Алтае. В 1953 г. ВАСХНИЛ награждал его Золотой медалью имени И.В. Мичурина. В 1955, 1957 гг. ВСХВ вручает ему Золотые медали.

Активная деятельность М.А. Лисавенко высоко оценена общественностью и советским правительством. В 1940 г. он был награжден большой серебряной медалью ВСХВ; в 1945 г. орденом Трудового Красного Знамени, медалью «За доблестный труд в период Великой Отечественной войны 1941–1945 гг.»; в 1946 г. стал лауреатом Сталинской премии II степени «За выведение новых ценных сортов плодовых культур и широкое внедрение их в практику пловодства на Алтае». В 1966 г. удостоен высшей правительственной награды – звания Героя Социалистического Труда с вручением Золотой Звезды и Ордена Ленина. В 1981 г. (посмертно) за введение облепихи в культуру, награжден Государственной премией СССР в числе десяти ученых НИИСС.

После реабилитации отца в 1958 г. он в 1959 г. вступил в ряды КПСС, был делегатом XIII съезда КПСС.

Он был прекрасным руководителем, тонким психологом, на личном примере воспитывал своих сподвижников. Давал возможность сотрудникам реализовать свои возможности, был добр и требователен, очень тактичен. Был

прост в обращении, знал семейные проблемы сотрудников, проявлял заботу об их здоровье, всячески помогал всем. Вместе с сотрудниками бывал на всех праздниках, принимал гостей дома, любил делать подарки, в том числе свои книги с дарственными надписями. Был одинаково внимателен к ветеранам и молодежи. Все мы любили его как наставника и доброго старшего друга.

Мне посчастливилось 20 лет работать под руководством Михаила Афанасьевича Лисавенко. Он сыграл решающую роль в моей судьбе, направив в 1946 г. на учебу в Московскую сельскохозяйственную академию имени К.А. Тимирязева. Еще в 1945 г., после моей производственной практики на опытной станции подарил мне, студентке Горноалтайского сельскохозяйственного техникума, книгу «Северное садоводство» с надписью «И.П. Калининой в залог работы по северному садоводству». Храню ее как талисман.

Михаил Афанасьевич был заботливым супругом и отцом.

Михаил Афанасьевич интересовался искусством, литературой. Бывал у алтайского художника Чароса Гуркина (6 картин, подаренных ему художником, он в 1958 г. передал Краевому музею г. Барнаула).

Много лет переписывался с писателями: Афанасием Коптеловым, Леонидом Леоновым, Мариеттой Шагинян, Сергеем Залыгиным. Общался с Николаем Дворцовым, Марком Юдалевичем. Постоянно сотрудничал с журналистами.

За добро платил добром. В тридцатых годах прошлого столетия большую роль в судьбе Михаила Афанасьевича сыграл один из редакторов «Крестьянской газеты» Михаил Осипович Пантюхов. Это он «открыл» Лисавенко – садовода-опытника, пригласил в Москву на Всесоюзное совещание. На какое-то время после 1938 г. связи оборвались (Михаил Осипович был репрессирован), но в 1945 г. М.А. Лисавенко разыскал его, пригласил на работу, выделил квартиру. М.О. Пантюхов, работая ученым секретарем, привел в порядок архив опытной станции, помог оформить монографию «Помичуринскому пути». Михаил Афанасьевич был очень благодарен ему. После смерти старался помогать его семье.



Открытие памятника М.А. Лисавенко (возле АГАУ).

В конце своей автобиографии в 1936 г. Михаил Афанасьевич писал: «Невольно, начав говорить о себе, я перешел к работе Алтайского опорного пункта. Это потому, что моя жизнь и работа тесно связаны с его жизнью и ростом, который является и моим ростом как опытного мичуринца. Садоводство для меня является своего рода творческим призванием. В детстве я никогда не видел плодового сада – коренной сибиряк не имел понятия о плодовом дереве, и, тем не менее, любимым моим чтением в детстве была, неведомым образом попавшая ко мне, старинная книжка безымянного автора «Плодовый сад», начинавшаяся пышным эпиграфом из Библии. Эту книжку я читал и перечитывал бесконечное число раз, очевидно, она мне казалась какой-то удивительной сказкой. Любимым моим занятием в детстве было сеять и выращивать» (Лисавенко, 1936б).

Без внимания и поддержки советского правительства, Министерства сельского хозяйства, партийных и советских органов г. Ачинска и Алтайского края, ВАСХНИЛ вряд ли М.А. Лисавенко удалось бы успешно работать, создать известное в мире научное учреждение по садоводству на Алтае, воспитать своих приемников.

Память о Михаиле Афанасьевиче достойно увековечена: в Барнауле установлены ему памятники у зданий АлтСХИ и НИИ садоводства Сибири, по ходатайству руководства Алтайского края в 1967 г. имя Михаила Афанасьевича Лисавенко присвоено Алтайской опытной станции, а потом и организованному на ее базе институту.

Однако лучшим памятником ему являются промышленные и потребительские сады, сотни тысяч садов у населения Сибири. Памятником ему является и Научно-исследовательский институт садоводства Сибири его имени с коллективом лисавенковцев – продолжателей его дела по развитию садоводства в Сибири.

### Литература

- Забелина Л.Н. Развитие садоводства горного Алтая (история, люди, достижения). Горно-Алтайск, 2003. 48 с.
- Зотова З.С. Селекция черной смородины на Алтае // Селекция черной смородины: Сб. науч. тр. Новосибирск, 1980. С. 39.
- Калинина И.П. Селекция яблони на Алтае. Барнаул, 1976. 348 с.
- Калинина И.П. Итоги интродукции и селекции пло-

- довых и ягодных культур на Алтае // Проблемы устойчивого развития садоводства Сибири. Барнаул, 2003. С. 10–16.
- Калинина И.П., Пантелеева Е.И. Облепиха // Достижения селекции плодовых культур и винограда. Москва, 1983. С. 177–189.
- Кашенко Н.Ф. Сибирское садоводство. М.: Изд-во с.-х. лит-ры, журналов и плакатов, 1963. 216 с.
- Лисавенко М.А. Плоды и ягоды на север. М., 1936а. 47 с.
- Лисавенко М.А. Автобиография. 1936б. 13 с. (рукопись).
- Лисавенко М.А. Селекция плодово-ягодных растений в Сибири // Северное садоводство. М., 1938. С. 9–35.
- Лисавенко М.А. По мичуринскому пути. Барнаул: Алт. правда, 1950. 351 с.
- Лисавенко М.А. Биологические основы сибирского плодово-ягодного сортимента // Достижения по садоводству. М., 1957. С. 30–46.
- Лисавенко М.А. Учение Мичурина в действии. Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1958а. 159 с.
- Лисавенко М.А. Вопросы сибирского садоводства. Новосибирск: Новосиб. кн. изд-во, 1958б. 173 с.
- Лисавенко М.А. Очередные задачи научно-исследовательской работы в сибирском садоводстве // Садоводство Сибири и северных областей Казахстана. Барнаул, 1968. С. 9–35.
- Пашкевич В.В. Избранные сочинения по плодоводству. М.: Сельхозгиз, 1959. 359 с.
- Помология. Сибирские сорта плодовых и ягодных культур XX столетия. Новосибирск, 2005. 565 с.
- Спирин В.В. Северное садоводство. Избранные статьи по селекции, сортоиспытанию и агротехнике садовых растений. М.: Колос, 1965. 144 с.

## ПРОБЛЕМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО И ПРИОБРЕТЕННОГО ИММУНИТЕТА РАСТЕНИЙ. К РАЗВИТИЮ ИДЕЙ Н.И. ВАВИЛОВА

**В.А. Пухальский, Т.И. Одинцова, Л.И. Извекова, Э.Н. Андреева,  
Т.В. Коростылева, Е.А. Истомина, А.А. Славохотова, А.Н. Шиян,  
Г.В. Козловская, Л.А. Оболенкова, Е.Д. Бадаева, Е.Н. Билинская**

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия, e-mail: pukhalsk@vigg.ru

В статье представлены итоги работ по изучению естественного и приобретенного иммунитета растений. У растений томатов с генами устойчивости *Tm* в ответ на инфекцию вируса табачной мозаики (ВТМ) обнаружены специфические белки, которые могут быть использованы в качестве маркеров устойчивости в селекционном процессе. Наличие в геноме томатов генов толерантности и устойчивости положительно влияет на транскрипцию хлоропластных генов при вирусной инфекции. Представлены результаты хромосомных замещений при инконгруэнтных скрещиваниях у пшеницы, приводящих к получению форм, устойчивых к бурой ржавчине и мучнистой росе. RAPD-методом выявлен специфичный фрагмент ДНК, ассоциированный с устойчивостью к бурой ржавчине, и на его основе синтезирован SCAR-праймер. Приведены результаты исследования 13 впервые выделенных дефензинов пшеницы, которые проявляют антимикробные и фунгицидные свойства. Приобретенный иммунитет исследовали, изучая ответ растений на их вакцинацию созданными антивирусными вакцинами ВТМ V-69 и ВИРОГ-43 (штамм вируса зеленой крапчатой мозаики огурца – ВЗКМО); приводятся результаты молекулярно-генетических исследований этих вакцин. Описаны исследования по индуцированию повышенного уровня антивирусного иммунитета методами генетической инженерии.

Н.И. Вавилов с гениальной прозорливостью не только обобщил в своих работах достижения мировой науки своего времени в области иммунитета растений, но и обозначил наиболее перспективные с фундаментальных и практических точек зрения направления исследований по этой проблеме (Вавилов, 1913, 1918, 1937). Рассматривая проблемы иммунитета растений к фитопатогенам, он выделил две категории иммунитета: 1 – естественный; 2 – приобретенный (Вавилов, 1935). Наиболее широкое распространение у растений имеет первый тип иммунитета, который по отношению к различным фитопатогенам детерминируется специфическими генами. По заключению Ван дер Планка (1966), эти гены обуславливают два типа устойчивости растений: вертикальную и горизонтальную. И хотя последние данные говорят об определенной условности такого деления (Дьяков, 2003), работы по выявлению новых

генов, детерминирующих каждый из этих типов устойчивости, продолжают с большой интенсивностью. Иначе обстоят дела с приобретенным иммунитетом. Как и во времена Н.И. Вавилова, здесь превалирует определенный скептицизм как у фитопатологов, так и у генетиков. Однако и в этом направлении работы продолжают, и совершенно был прав Н.И. Вавилов, который писал: «исследование в этой области в ближайшие годы должно быть направлено на всемерное изучение новых фактов приобретенного иммунитета, его значения в явлениях паразитизма, специализации паразитов и на практическое применение вакцин ... для исследователя этот раздел представляет совершенно бесспорно исключительные возможности» (Вавилов, 1935, С. 903). Познание природы обоих типов иммунитета предполагает генетическое изучение пары «растение–патоген» (грибы, бактерии, вирусы). В этом направлении проводились и проводят-

ся исследования сотрудниками лаборатории генетики растений Института общей генетики им. Н.И. Вавилова, результаты которых и представлены в настоящей статье.

### Естественный иммунитет

В целом формы взаимоотношений растений с фитопатогенами могут быть представлены двумя положениями. Это устойчивость, подразделяемая на специфическую и неспецифическую, и восприимчивость, которая в свою очередь может быть подразделена на толерантность и чувствительность (Дьяков, 2003). Подобная система взаимоотношений детерминирована различными генетическими системами как растения, так и паразита.

**Вирусные болезни томатов.** Основой исследования естественного иммунитета у томатов послужили работы по изучению генетики устойчивости томатов к вирусу табачной мозаики (ВТМ) (Сухов и др., 1982). ВТМ является возбудителем массового и постоянно повторяющегося заболевания томатов как в тепличной культуре, так и в полевой. В результате поражения ВТМ томатов у последних развивается мозаичность расцветки листьев и их деформация. Изучали эффективность генов *Tm1*, *Tm2* и *Tm2<sup>2</sup>*, определяющих устойчивость томатов к ВТМ, а также разнообразие и патогенность штаммов, встречающихся на территории бывшего СССР. При этом особое внимание было уделено реакции растений томатов, различающихся по генам устойчивости, на остропатогенные штаммы ВТМ.

Ген толерантности *Tm1* (хромосома 5) был впервые обнаружен в потомстве от скрещивания культурного томата *Lycopersicon esculentum* Mill с диким видом *L. hirsutum* Hamb. Гены *Tm2* и *Tm2<sup>2</sup>* (хромосома 9), детерминирующие реакцию сверхчувствительности, также происходят от дикого вида *L. peruvianum* L. Все вышеприведенные гены эффективны в доминантном состоянии. Ген *Tm1* способен экспрессироваться и в протопластах в отличие от генов *Tm2* и *Tm2<sup>2</sup>* (Motoyoshi *et al.*, 1977; Watanabe *et al.*, 1987). Хотя гены устойчивости изучены уже давно, механизм их действия практически не ясен. Известно, что для защиты от патогенов растения синтезируют целый набор белков,

которые обладают антимикробным действием. На основании гомологии аминокислотных последовательностей и/или трехмерной структуры эти антимикробные белки (АМР) подразделяют на 18 семейств. К наиболее изученным семействам антимикробных белков относятся PR-белки: PR-1, PR-2, PR-3, PR-4, PR-5, PR-8, PR-11 и рибосомоинактивирующие белки (RIPs). Белки, связанные с патогенезом (PR-белки), были впервые обнаружены в растениях *Nicotiana tabacum* L. при сверхчувствительной реакции на ВТМ инфекцию. Позднее было обнаружено, что они образуются в растениях при заражении различными индукторами как биогенной, так и абиогенной природы: вирусами, грибами, бактериями, виридами, гормонами, химическими соединениями различной природы, осмотическим шоком. В связи с этим первой целью нашей работы по изучению генов устойчивости к ВТМ у томатов было выявление и изучение свойств PR-белков у растений родов *Nicotiana* L. и *Lycopersicon* L. с разными генами устойчивости при вирусной инфекции, а также их роли в защитных механизмах. Основными задачами были следующие: исследование спектров PR-белков у различных представителей рода *Nicotiana* при сверхчувствительной и системной реакциях на вирусную инфекцию, локализация PR-белков в различных частях растения при сверхчувствительной реакции на заражение, изучение кислоторастворимых белков в растениях томатов с разными генами устойчивости к ВТМ при заражении соответствующими штаммами вируса, изучение изменений в спектре кислоторастворимых белков при перекрестной защите. Методом электрофореза в полиакриламидном геле исследованы PR-белки, которые образуются в растениях табаков и томатов с разными генами устойчивости к инфекции ВТМ. Показано, что у гибридного табака Терновского (*N. glutinosa* L. × *N. tabacum* L.) спектр PR-белков совпадает с таковым *N. tabacum*, причем их образование отмечено не только при сверхчувствительной реакции на ВТМ, но и при системной на ВОМ-1 (вирус огуречной мозаики). Установлено, что экспрессия PR-белков в растениях табака не связана непосредственно с геном сверхчувствительности *N*. В растениях томатов с генами устойчивости *Tm1*, *Tm2* и *Tm2<sup>2</sup>* в ответ на инфекцию ВТМ

обнаружены специфические белки, которые могут быть использованы в качестве маркеров соответствующих генов в селекционном процессе. У растений томатов различного генотипа при вирусной инфекции обнаружен белок P15, который выделен и охарактеризован по аминокислотному составу. Показана его идентичность белку, выделенному ранее из восприимчивых растений томатов при виroidной инфекции. Установлено, что PR-белки в растениях табака индуцируются как под действием вирусной инфекции, так и при механическом повреждении листа, причем наибольшее количество PR-белков наблюдается вблизи некрозов, по мере удаления от них содержание PR-белков в листьях падает.

Вторым направлением исследований было изучение структурно-функциональных изменений в хлоропластах томатов с разными генами устойчивости к вирусу табачной мозаики при заражении вирусом (Одинцова и др., 1996). Было установлено, что реакция растения томата на заражение вирусом зависит не только от генетики хозяина (наличия или отсутствия генов *Tm*), но и от генотипа вируса. Заражение одного и того же растения томата различными штаммами вируса может вызывать разные симптомы: от резкого хлороза до практически полного отсутствия каких бы то ни было признаков заболевания. На какие молекулярные и клеточные процессы влияет вирусная инфекция, приводящая к развитию хлороза, было неизвестно, так как данные литературных источников крайне противоречивы. Однако был сделан вывод о несомненности факта, что в основе развития мозаичного заболевания лежит нарушение структуры и функций хлоропластов. Для проверки этого вывода растения томатов с генами *Tm1*, *Tm2* и *Tm2<sup>2</sup>*, а также изогенные линии томатов, отличающиеся по генам устойчивости к ВТМ, заражали желтым штаммом ВТМ Латеро (0, 1, 2, групп) и штаммом N2<sup>2</sup>, который относится к 0 группе ВТМ и способен преодолевать устойчивость гомозиготных по генам *Tm2* и *Tm2<sup>2</sup>* растений, вызывая системный некроз. Все использовавшиеся штаммы вирусов были выделены в нашей лаборатории. Проведенные исследования показали, что в растениях томатов разного генотипа при явных симптомах мозаичного заболевания наблюдаются сущест-

венные изменения в ультраструктуре пластид и в составе мембранных и растворимых белков, приводящих к нарушению фотосинтеза и транскрипционной активности хлоропластов. В таких растениях обнаруживается белок оболочки вируса как в мембранной, так и в растворимой фракциях хлоропластов. Было показано, что в растениях с симптомами мозаики существенно подавлена активность фотосистемы II транскрипционная активность хлоропластов. Так, в восприимчивых формах томата, зараженных резким штаммом ВТМ, транскрипционная активность хлоропластов составляла лишь 20 % от активности у контрольных незараженных растений. У растений генотипов *Tm1Tm1* и *Tm2Tm2* – 50 % от контроля, а в растениях генотипа *Tm2<sup>2</sup>Tm2<sup>2</sup>* – 80 % от контроля. Таким образом, наличие в генотипе генов толерантности и устойчивости положительно влияло на транскрипцию хлоропластных генов при вирусной инфекции.

При системном некрозе у растений с генотипом *Tm2<sup>2</sup>Tm2<sup>2</sup>*, хотя ультраструктура пластид нарушена, как и в мозаичных растениях, функционирование хлоропластов подавлено в меньшей степени. В этом случае активность фотосистемы II уменьшилась приблизительно на 10 %, а транскрипционная активность хлоропластов на – 20 %. Одновременно с этим в растворимой фракции хлоропластов обнаружен ряд новых белков с молекулярными массами 34,27 и 16 кДа.

Основными результатами этих исследований является следующее: 1) создание коллекции особо патогенных штаммов ВТМ, собранных в различных регионах бывшего СССР. Эта коллекция представляет собой уникальную основу для исследований естественного иммунитета; 2) изучение взаимодействия генотипов томата с различными генами устойчивости с наиболее патогенными изолятами ВТМ позволило, совместно с сотрудниками НИИОХ, предложить эффективные схемы селекции гибридов томата. Эти схемы основываются на следующих наблюдениях. Наиболее высокая устойчивость к ВТМ свойственна генотипам, включающим гены *Tm2* и *Tm2<sup>2</sup>* с геном *Tm1* в гомозиготном или гетерозиготном состоянии. Естественно, что селекционеру собрать в одном геноме гибрида все гены устойчивости трудно.

Однако, если учесть, что, по нашим данным, генотипы  $Tm2^2Tm2^2Tm1+$ ,  $Tm2^2Tm2^2Tm1Tm1$  и  $Tm2^2+Tm1+$  полностью устойчивы ко всем распространенным в России штаммам ВТМ, задача создания ВТМ-устойчивых гибридов представляется реальной; 3) проведенные исследования послужили основой для создания противовирусных вакцин для защиты растений (об этом ниже).

**Естественный иммунитет у пшеницы.** Исследование естественного иммунитета у пшениц было начато нами с целью интрогрессии генов устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia recondita*) и мучнистой росе (*Erisiphe graminis*) из генома пшениц секции *Timopheevii* A. Filat. et Dorof. в геном мягкой пшеницы. Обоснованием этого направления генетических исследований послужили следующие предпосылки:

1. Успешные опыты мирового сообщества по передаче генов устойчивости к фитопатогенам при отдаленной гибридизации. Удачный пример – это передача *Tm* генов от дикорастущих видов в геном томата (см. выше);

2. Существование видов пшениц секции *Timopheevii* (естественные *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk., *T. militinae* Zhuk. et Migush. и синтетический *T. kiharae* Dorof. et Migusch.), которые несут гены устойчивости ко многим фитопатогенам и, в частности, к таким широко распространенным, как бурая ржавчина и мучнистая роса. Самое удивительное следующее. В скрещиваниях вид *T. timopheevii* вовлекался многократно, но в геном мягкой пшеницы интрогрессировано только два гена: *Lr18* (McIntosh *et al.*, 1995) и *Pm37* (McIntosh *et al.*, 2007). Первый локализован на хромосоме 5BL, а второй – на хромосоме 7AL. Такие исследования открывают возможность исследовать цитогенетическими методами закономерности передачи наследственного материала в инконгруэнтных скрещиваниях рода *Triticum* L. и использовать молекулярно-генетические методы для идентификации интрогрессированного генетического материала и, наконец, позволят выделить линии мягкой пшеницы с хозяйственно ценными признаками в качестве исходного материала для селекции.

В результате нами были осуществлены скрещивания яровой мягкой пшеницы сорта Родина и озимой пшеницы линии 383 (мутант

сорта Мироновская 808) с видами *T. timopheevii* (геном  $A^1A^1GG$ ,  $2n = 28$ ), *T. militinae* ( $A^1A^1GG$ ,  $2n = 28$ ) и *T. kiharae* ( $A^1A^1GGD^{sq}D^{sq}$ ,  $2n = 42$ ). Сорт Родина и линия 383 во всех скрещиваниях служили материнской формой. В итоге из различных гибридных комбинаций было отселектировано к  $F_{10}$  38 линий, которые характеризовались высокой фертильностью и устойчивостью к изучавшимся фитопатогенам. По устойчивости они распределялись следующим образом: 6 линий были иммунны к бурой ржавчине и мучнистой росе, 122 были устойчивы к бурой ржавчине и мучнистой росе, а 23 были устойчивы к бурой ржавчине, но поражались мучнистой росой. При этом среди всех этих групп преобладали линии, выделенные в комбинациях с *T. kiharae*, которые составляли в первой группе 66,7 %, во второй – 58,3 %, и в третьей – 86,9 %. В связи с тем, что мы были одними из первых, кто использовал вид *T. kiharae* в инконгруэнтных скрещиваниях, можно утверждать, что полученные данные показывают ценность этого гексаплоидного синтетического вида для интрогрессии генов устойчивости. Описанные выше линии послужили нам материалом для проведения последующих цитогенетических и молекулярно-генетических исследований.

С помощью С-метода дифференциального окрашивания хромосом были изучены кариотипы иммунных и устойчивых линий (Бадаева и др., 2000). Показано, что передача чужеродного материала в геном мягкой пшеницы осуществляется за счет замещения целых хромосом  $A^1$ , G- и D-геномов, хромосомных плеч или их фрагментов. Спектр хромосомных замещений у устойчивых линий отличался от такового в интрогрессивных гибридах, отбор которых проводился по другим признакам. Замещения по хромосомам 6G,  $2A^1$ , 2G и 5G установлены у 31, 23, 18 и 13 линий соответственно. Не было обнаружено ни у одной линии замещений по хромосомам 4G,  $4A^1$  и  $6A^1$ . У 15 линий идентифицирована 5BS.5BL-5GL транслокация. Высокая частота замещений по хромосомам  $2A^1$ , 2G, 5G и 6G, наблюдаемая у устойчивых к бурой ржавчине и мучнистой росе линий, может в определенной степени свидетельствовать о том, что в них локализованы гены устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе. Нельзя исключить наличие подобных же генов в хромосомах  $5D^{sq}$

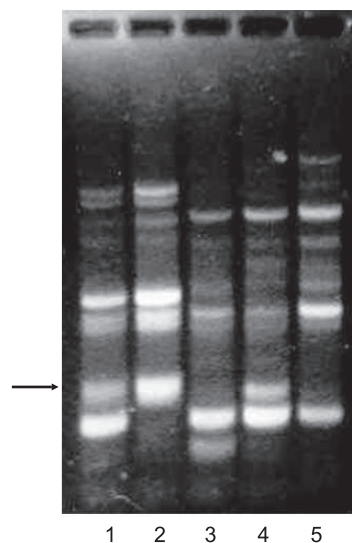
и 2D<sup>sq</sup>, интрогрессированных в гибриды от *T. kiharae*. Искусственное заражение ряда линий различными патотипами возбудителей бурой ржавчины подтвердило высокую устойчивость этих линий к данному фитопатогену.

Дальнейшее использование полученных линий, как правило, сопряжено с процессами постепенной элиминации чужеродных хромосом или их фрагментов. Часто трудно в дальнейшем определить факт кроссинговера между гомологичными хромосомами для оценки возможности получения кроссверов с частью материала чужеродных хромосом. Для изучения их происхождения был проведен поиск молекулярных маркеров, тесно сцепленных с интрогрессированными генами устойчивости к фитопатогенам. Для этого был проведен RAPD-анализ ДНК пшениц родительских и гибридных форм, контрастных по устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе, а именно: *T. kiharae*, *T. timopheevii*, линия 353 (восприимчивая форма), и межвидовые гибриды от скрещивания линии 353 × *T. kiharae* – линия 224/2–9 (иммунная форма) и линия 225/2–96 (восприимчивая форма). Всего было использовано около 60 праймеров.

В результате проведенного анализа среди продуктов амплификации праймера 29 (5' –TGG TCA CAG A-3') был выявлен полиморфный ампликон размером около 550 н.п., который присутствовал у устойчивых форм, но отсутствовал у восприимчивых к фитопатогенам линий (рис. 1). Эти данные позволяют сделать вывод о том, что полиморфный фрагмент ДНК, амплифицированный с праймера 29, может быть ассоциирован с устойчивостью пшеницы к исследованным фитопатогенам.

Праймер 29 был протестирован на 45 интрогрессивных линиях пшеницы, полученных от скрещивания мягкой пшеницы с *T. timopheevii*, *T. militinae* и *T. kiharae*, различающихся по степени устойчивости к возбудителям бурой ржавчины и мучнистой росы. Полученные результаты позволяют предположить, что данный полиморфный ампликон ассоциирован с устойчивостью пшеницы к бурой ржавчине.

Полиморфный фрагмент ДНК, амплифицированный посредством RAPD-метода с праймера 29, был клонирован и секвенирован. На основании результатов секвенирования были синтезированы SCAR (sequence characterized



**Рис. 1.** RAPD-амплификация ДНК пшениц с праймером 29.

1 – *T. kiharae*, 2 – *T. timopheevii*, 3 – линия 353 (восприимчивая форма), 4 – линия 224/4-96 (устойчивая форма), 5 – линия 225/2-96 (восприимчивая форма). Стрелкой показан полиморфный ампликон.

amplified region) праймеры – прямой (DIR primer) и обратный (REV primer), включающие в свой состав последовательность RAPD-праймера и прилегающие к нему внутренние области клонированного фрагмента. Была проведена реакция амплификации со вновь синтезированными SCAR-праймерами. В устойчивых к бурой ржавчине линиях с данного праймера амплифицировался один фрагмент ДНК, в восприимчивых к бурой ржавчине линиях сигнал отсутствовал. В настоящее время продолжается работа по тестированию вновь синтезированных SCAR-праймеров и подбору условий надежной амплификации.

Параллельно с изучением отдаленных гибридов для выявления генетических особенностей естественного иммунитета была начата работа по исследованию дефензинов у устойчивых и восприимчивых к фитопатогенам видов пшениц. Применительно к пшенице подобные исследования ранее не проводились. Дефензины являются важнейшими белками, обеспечивающими растениям устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам. Для выяснения механизмов врожденного иммунитета растений изучение белков, обуславливающих устойчивость к патогенам и стрессовым фак-

торам среды, представляется не менее перспективным, чем исследование генов устойчивости. При этом существует возможность получить представление не только о генах, непосредственно защищающих растения от патогенов, но и выяснить связь иммунитета определенных видов растений с условиями среды. Н.И. Вавилов писал: «Та или иная реакция сортов, иммунитет или, наоборот, восприимчивость определяется, по существу, тремя категориями факторов: с одной стороны, наследственными особенностями сорта, с другой – избирательной способностью, или специализацией видов паразитов или их отдельных рас и с третьей стороны – также условиями среды» (Вавилов, 1935, С. 918).

Дефензины являются цистеин-богатыми антимикробными пептидами, обнаруженными как в животном, так и в растительном царстве. Они обладают антифунгальной, антибактериальной и инсектицидной активностями, что было продемонстрировано в экспериментах *in vitro* и при исследовании трансгенных растений. Поиск новых высокоактивных дефензинов представляет большой интерес для создания трансгенных растений, устойчивых к патогенным микроорганизмам, а также для разработки новых лекарственных препаратов в качестве альтернативы традиционно используемым антибиотикам.

Известно, что дефензины обладают видовой специфичностью, т. е. отличаются по аминокислотной последовательности у разных видов растений. Сравнение аминокислотных последовательностей разных представителей семейства дефензинов показало, что гомология первичной структуры в различных группах растений крайне низка и ограничивается лишь консервативным расположением 8 остатков цистеина. Вариабельность первичной структуры, видимо, определяет разнообразие биологических активностей дефензинов. Несмотря на низкий консерватизм аминокислотных последовательностей, пространственная структура растительных дефензинов в целом одинакова и включает 3 тяжа бета-структуры и одну параллельно расположенную альфа-спираль, удерживаемые в компактной структуре 4 внутрицепочечными дисульфидными связями. Интересно отметить, что пространственная организация дефензинов во многом напоминает

структуру нейротоксинов, блокаторов ионных каналов. Несмотря на то, что роль дефензинов во врожденном иммунитете растений можно считать установленной, многое еще, в частности механизм и специфичность действия дефензинов, остаются малоизученными. Одним из подходов к выяснению их функций может быть сравнительное изучение дефензинов устойчивых и восприимчивых к патогенам сортов.

Целью наших исследований был сравнительный анализ дефензинов семян высокоустойчивого к фитопатогенам вида пшеницы *T. kiharae* и восприимчивых к патогенам сортов мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) Хакасская и Родина. Кроме того, был исследован состав дефензинов у дикорастущих предполагаемых доноров геномов полиплоидных пшениц: *T. monoccum* L. (А геном), *Aegilops speltoides* Tausch (В геном) и *Ae. squarrosa* L. (D геном). Для выделения дефензинов был разработан оригинальный метод, включающий кислотную экстракцию семян и различные типы высокоэффективной жидкостной хроматографии (аффинную, гель-проникающую и обращенно-фазовую) в сочетании с масс-спектрометрией. Выделенные пептиды секвенировали путем автоматической дегградации по Эдману на секвенаторе Procise модели 492 (Applied Biosystems). Молекулярные массы пептидов определяли путем MALDI-TOF масс-спектрометрии на масс-спектрометре M@LDI-LR (Micromass, Великобритания).

В результате из семян пшеницы *T. kiharae* было впервые выделено и секвенировано 13 дефензинов, которые по гомологии N-концевых последовательностей были подразделены на 3 группы (табл. 1). Группа I включала 8 новых дефензинов, названных D-дефензинами. Группа II состояла из 3 пептидов, два из которых были ранее обнаружены в зерновках твердой пшеницы. В группе III оказались 2 новых пептида, гомологичные омега-гордотионинам (дефензинам) ячменя. Размер D-дефензинов варьировал от 45 до 49 аминокислотных остатков. По заряду они также различались. Как и большинство антимикробных пептидов, D-дефензины положительно заряжены, кроме D1.1. Сравнение аминокислотных последовательностей пептидов этой группы показало, что помимо 8 остатков цистеина, положение которых идентично у всех изученных дефензинов, у исследованных

Таблица 1

Аминокислотные последовательности дефензинов семян *T. kiharae* и *T. monocossum*

| Пептид                         | Аминокислотная последовательность                              | Мол. масса (Da)*, изм./выч. |
|--------------------------------|----------------------------------------------------------------|-----------------------------|
| <b>Группа I, D-дефензины</b>   |                                                                |                             |
| Tk-AMP-D1                      | RTCQSQSHKFKGACFSDTNCDSVCRTEFPRGQCQNHHVERKCYCERDC <sup>49</sup> | 5735/5736                   |
| Tm-AMP-D1.2                    | RTCQSQSHKFKGACFSDTNCASVCRTEFPRGQCQNHHVERKCYCERDC <sup>49</sup> | 5693/5692                   |
| Tk-AMP-D2                      | RTCESQSHKFKGPCFSDSNCAVCRTEFPRGQCQNHHVERKCYCERSC <sup>49</sup>  | 5691/5691                   |
| Tk-AMP-D1.1                    | RDCESDSHKFKHGACFSDTNCANVCQTEGFTAGKCVGVQRHCHCTKDC <sup>47</sup> | 5130/5130                   |
| Tk-AMP-D5                      | RECRSESKKFVGLCVSDTNCASVCLTERFPGGKCDGYRRCFCTKDC <sup>46</sup>   | 5151/5152                   |
| Tk-AMP-D6                      | RDCRSQSKTFVGLCVSDTNCASVCLTEHFPGGKCDGYRRCFCTKDC <sup>46</sup>   | 5089/5091                   |
| Tk-AMP-D6.1                    | RECRSQSKQFVGLCVSDTNCASVCLTEHFPGGKCDGYRRCFCTKDC <sup>46</sup>   | 5130/5132                   |
| Tk-AMP-D3                      | RDCKSDSHKFKHGACFSDTNCANVCQTEGFTRGKCDGIHCHCIKDC <sup>45</sup>   | 4970/4971                   |
| Tk-AMP-D4                      | RDCTSQSHKFKVGLCLSDRNCASVCLTEYFTGGKCDHRRCVCTKGC <sup>45</sup>   | 4980/4982                   |
| <b>Группа II, γ-дефензины</b>  |                                                                |                             |
| Tk-AMP-γ1                      | KICRRRSAGFK <sup>10</sup>                                      | 5250                        |
| Tk-AMP-γ2                      | KVCRQRSAGFK <sup>10</sup>                                      | 5141                        |
| Tk-AMP-γ3                      | KICRQRSAGFK <sup>10</sup>                                      | 5265                        |
| <b>Группа III, ω-дефензины</b> |                                                                |                             |
| Tk-AMP-ω1                      | RICTGKSQHN <sup>10</sup>                                       | 5346                        |
| Tk-AMP-ω2                      | RVCTGKSQHN <sup>10</sup>                                       | 5342                        |

\* Измеренные (изм.) и вычисленные (выч.) молекулярные массы приведены для невозстановленных пептидов; рассчитанные массы приведены только для полностью секвенированных D-дефензинов.

D-дефензинов 12 других аминокислотных остатков также совпадают, что свидетельствует о высокой гомологии структуры и, вероятно, о происхождении от общего предка. Более вариабельными как по длине, так и по аминокислотной последовательности, оказались C-концевые фрагменты молекул, в частности петля, соединяющая бета2 и бета3 тяжи вторичной структуры. Интересно, что имеющиеся к настоящему времени литературные данные свидетельствуют о том, что этому участку молекулы принадлежит решающая роль в определении биологической активности дефензинов. Выявленные нами различия в аминокислотных последовательностях этого участка молекулы, по всей видимости, свидетельствуют о различных функциях D-дефензинов. Сравнение аминокислотных последовательностей D-дефензинов с дефензинами других злаков по программе CLUSTAL W показало наибольшую гомологию с TAD1-

дефензином, индуцированным в пшенице при холодовой адаптации, что свидетельствует о том, что обнаруженные нами D-дефензины также могут принимать участие в ответе растения на стрессовые факторы окружающей среды. Сравнительный анализ аминокислотных последовательностей также выявил определенную гомологию с дефензинами *Sorghum bicolor* (L.) Moench и *Zea mays* L. В то же время сходства с дефензинами других семейств значительно меньше. Представляло интерес изучить компонентный состав дефензинов у предполагаемых доноров элементарных геномов полиплоидных пшениц, что позволило бы локализовать соответствующие гены в геномах полиплоидов, а также пролить свет на филогению представителей рода *Triticum*. Дефензины выделяли по той же методике, которая была разработана для *T. kiharae*, и идентифицировали на основе трех критериев: времени элюции при обращенно-фа-

зовой хроматографии, по молекулярной массе, определенной путем масс-спектрометрии, и N-концевых аминокислотных последовательностей. Оказалось, что D-дефензины присутствуют во всех исследованных диплоидных видах, однако набор их видоспецифичен (табл. 2).

Особо следует отметить высокий консерватизм структуры D-дефензинов, которая сохранилась неизменной в течение более 10 тыс. лет, прошедших с момента доместикации полиплоидных форм пшеницы. Гексаплоидная пшеница, содержащая 3 родственных генома: A, B и D, произошла от диплоидных видов путем гибридизации с последующей амфилоидизацией и приобрела от них соответствующие D-дефензины. В результате анализа дефензинов диплоидных видов родов *Triticum* и *Aegilops* L. нам удалось локализовать большинство генов, кодирующих D-дефензины, в геномах полиплоидной пшеницы. D1, D4 и D5 кодируются A геномом, D3 и D6 – D геномом, а D6.1 и D3.1 – B геномом. Анализ дефензинов восприимчивых сортов Хакасская и Родина показал, что по составу дефензинов они не отличаются от *T. kiharae*, несмотря на различия геномного состава (ABD у *T. aestivum* и AGD у *T. kiharae*). Эти результаты свидетельствуют, во-первых, о сходстве B и G геномов, а во-вторых, об отсутствии прямой связи между составом дефензинов, по крайней мере D-дефензинов, и устойчивостью при так называемой совместимой комбинации растение–патоген. Можно предположить, что различный уровень устойчивости сравниваемых видов связан с различным уровнем экспрессии генов, кодирующих дефензины, в ответ на действие патогенов.

В своих исследованиях мы исходим из положения, что поиск новых высокоактивных антимикробных пептидов представляет интерес как для создания трансгенных растений с повышенной устойчивостью к патогенам, так и для разработки лекарственных препаратов (антибиотиков и антимикотиков) нового поколения. С использованием новейших методов физико-химической биологии из семян *T. kiharae* выделено 2 новых антимикробных пептида, названных Tk-AMP-X1 и Tk-AMP-X2. С помощью масс-спектрометрии установлены их молекулярные массы: 3517 и 3857 Da соответственно. Показано, что эти пептиды содержат по 4 остатка цистеина, образующих 2 дисульфидных связи, причем остатки цистеина Cys1 и Cys2 так же, как и Cys3 и Cys4, разделены тремя аминокислотными остатками. Путем автоматической деградации по Эдману были установлены полные аминокислотные последовательности выделенных пептидов:

Tk-AMP-X1 <sup>1</sup>TDDRCERMCQHYHDRREKK QCMKGCYRGESD<sup>31</sup>

Tk-AMP-X2 <sup>1</sup>ADDRCERMCQRYHDRREKK QCMWRCRY<sup>27</sup>.

Сравнение аминокислотных последовательностей пептидов Tk-AMP-X1 и Tk-AMP может свидетельствовать о том, что оба пептида произошли от общего предкового гена. Помимо единичных точечных замен, Tk-AMP-X1 и Tk-AMP-X2 различаются между собой по длине C-концевой области молекулы. Показано, что дисульфидные связи в молекулах исследованных пептидов образованы остатками цистеина Cys1 и Cys4, а также Cys2 и Cys3. Методом КД-спектроскопии изучена вторичная структура

Таблица 2

Состав дефензинов семян *T. kiharae* и родственных видов

| Вид                              | Геномный состав                    | Дефензины |      |      |    |    |      |    |    |    |      |
|----------------------------------|------------------------------------|-----------|------|------|----|----|------|----|----|----|------|
|                                  |                                    | D1        | D1.1 | D1.2 | D2 | D3 | D3.1 | D4 | D5 | D6 | D6.1 |
| <i>T. monococcum</i>             | A <sup>b</sup> A <sup>b</sup>      | –         | +    | +    | –  | –  | –    | +  | +  | –  | –    |
| <i>Ae. speltoides</i>            | SS(BB)                             | –         | –    | –    | +  | –  | +    | –  | –  | –  | +    |
| <i>Ae. squarrosa</i>             | DD                                 | –         | –    | –    | +  | +  | –    | –  | –  | +  | –    |
| <i>T. aestivum</i> cv. Родина    | A <sup>a</sup> A <sup>a</sup> BBDD | +         | +    | –    | +  | +  | –    | +  | +  | +  | +    |
| <i>T. aestivum</i> cv. Хакасская | A <sup>a</sup> A <sup>a</sup> BBDD | +         | +    | –    | +  | +  | –    | +  | +  | +  | +    |
| <i>T. kiharae</i>                | A <sup>b</sup> A <sup>b</sup> GGDD | +         | +    | –    | +  | +  | –    | +  | +  | +  | +    |

Tk-AMP-X1 и Tk-AMP-X2. Показано, что оба пептида являются альфа-спиральными и не содержат элементов бета-структуры. Предложена модель пространственной упаковки полипептидной цепи в исследованных пептидах, согласно которой два участка альфа-спирали расположены параллельно друг другу, причем структура стабилизирована двумя дисульфидными связями, «скрепляющими» между собой альфа-спиральные участки. Одновременно исследовали способность выделенных АМП ингибировать прорастание спор некоторых фитопатогенных грибов (*Fusarium graminearum*, *Fusarium gramineicola*, *Colletotrichum gramineicola* и *Diplodia maydis*) *in vitro*. Установлено, что IC50 для обоих видов *Fusarium* составляет 7–12 мкг/мл, а для *Diplodia maydis* – 20–30 мкг/мл. Таким образом, наши данные показали, что активность выделенных антимикробных пептидов не уступает, а в ряде случаев и превосходит активность антимикробных пептидов других видов растений. Сравнение активностей пептидов Tk-AMP-X1 и Tk-AMP-X2 показало, что триптофан-содержащий и более короткий пептид Tk-AMP-X2 обладает несколько большей ингибирующей активностью по отношению к исследованным грибам, чем Tk-AMP-X1. Для выяснения молекулярных основ этих различий, а также механизма действия пептидов необходимо было исследование их пространственной структуры. Для этого был осуществлен химический синтез пептида Tk-AMP-X2 и его рефолдинг. Полученные результаты свидетельствуют о том, что выделенные из семян *T. kiharae* пептиды Tk-AMP-X1 и Tk-AMP-X2 способны ингибировать рост ряда фитопатогенных грибов и, следовательно, являются перспективными для трансформации растений с целью повышения их устойчивости к патогенным грибам. Помимо пептидов Tk-AMP-X1 и Tk-AMP-X2 из семян пшеницы *T. kiharae* был выделен новый антимикробный пептид Tk-AMP-H1 с уникальным 10-цистеиновым мотивом и была установлена аминокислотная последовательность этого пептида. Для получения этого пептида в количестве, необходимом для биологических испытаний, на основе данных по аминокислотной последовательности были подобраны праймеры и синтезирован синтетический ген для экспрессии его в *E. coli*. Ген Tk-AMP-H1 был встроен в коммерческий вектор

pET-32b, который позволяет получать большое количество целевого пептида, слитого с нативным белком *E. coli* тиоредоксином, и проведена экспрессия этого гена в клетках *E. coli*. Путем аффинной хроматографии пептид Tk-AMP-H1 был очищен от белков бактерии. Идентичность структуры полученного пептида нативному Tk-AMP-H1 была подтверждена хроматографическими методами. Полученный пептид будет протестирован на способность подавлять рост фитопатогенных бактерий и грибов.

Полученные результаты показали высокий внутривидовой полиморфизм дефензинов пшеницы, что, по всей видимости, обусловлено необходимостью противостоять широкому кругу фитопатогенов, а также высокий консерватизм их аминокислотных последовательностей в эволюции, что свидетельствует о жизненно важных функциях этой группы антимикробных пептидов.

### Приобретенный иммунитет

#### Противовирусные вакцины растений.

Наряду с изучением естественного иммунитета в нашей лаборатории ведутся работы по изучению проблемы приобретенного иммунитета. В своих работах мы руководствуемся выводом Н.И. Вавилова, который писал: «Отрицать теоретически возможность и наличие приобретенного иммунитета, однако, не приходится» (Вавилов, 1935, С. 896). Следует признать, что многое в этой проблеме до сих пор не ясно и требуется изучение как генетической реакции растения, так и генетики паразита (в нашем случае вирусов). Решение ряда вопросов стало возможным после создания противовирусных вакцин (Сухов и др., 1979, 1982; Извекова и др., 1990). В лаборатории под руководством профессора К.С. Сухова на основе аттенуированных штаммов вирусов было создано несколько вакцин. В настоящее время проводится работа с двумя вакцинными штаммами: ВТМ V-69 и ВИРОГ-43 (штамм вируса зеленой крапчатой мозаики огурца – ВЗКМО). При создании вакцины работа включала:

- выделение биологически чистого вакцинного штамма, обладающего высокой генетической стабильностью, длительным вакцинирующим эффектом, бессимптомностью;
- разработку технологии получения препарата в оптимальных количествах;

– разработку способов сохранения и использования вакцины.

Штамм ВТМ V-69 является естественным штаммом ВТМ, который был отселектирован из популяции томатных штаммов ВТМ на производственных посадках (140 000 растений) тепличного комбината совхоза «Московский». Штамм показал высокую генетическую стабильность (0,3 % ревертантов) и был рекомендован для использования на производственных посевах в условиях закрытого грунта. Вакцинация растений томата штаммом V-69 является надежной перекрестной защитой от патогенных штаммов ВТМ, а также от других групп вирусов, так как отсутствует синергизм.

Представляло интерес решение вопроса о генетике возникновения аттенуированных штаммов ВТМ и обратных мутациях, приводящих к появлению патогенных ревертантов.

Решение этого вопроса обеспечивает базу для создания (скорее конструирования на молекулярном уровне) новых вакцин, генетической стабилизации старых вакцин и наконец для создания новых векторных систем.

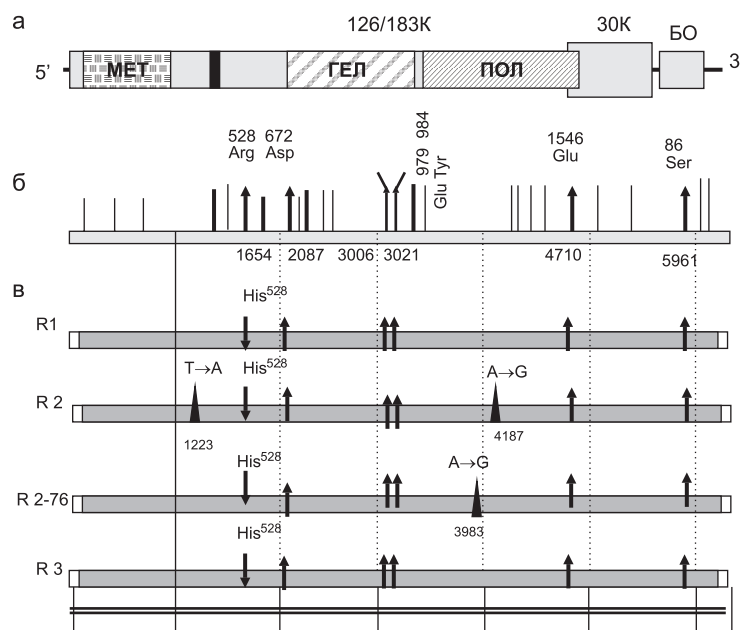
**Молекулярно-генетическое исследование штамма V-69 и его ревертантов.** Показано, что геном ВТМ V-69 содержит 38 нуклеотидных замен относительно патогенного томатного штамма L, выделенного в Японии. Шесть нуклеотидных замен вызывают изменения аминокислот в кодируемых вирусом белках. Две аминокислотные замены в геликазном домене репликазы (Gln→Glu<sup>979</sup> и His→Tyr<sup>984</sup>) отвечают за способность вирусов размножаться в томатах с геном устойчивости *Tm-1* (рис. 2а, б). Другие три аминокислотные замены, находящиеся также в белках репликазы, характерны только для штамма ВТМ V-69, локализованы вне функциональных доменов и не связаны с нарушением каталитических функций. Две консервативные замены His → Arg<sup>528</sup> и Glu → Asp<sup>672</sup> находятся в варибельном участке, разделяющем метилтрансферазный и геликазный домены 126/183К-белков, и одна замена Lys → Glu<sup>1546</sup>, влияющая на заряд, – в полимеразном домене 183К-белка. Замена аминокислоты Ala на Ser<sup>86</sup> в гене белка оболочки не является, строго говоря, мутацией, так как в данном положении обе эти аминокислоты являются типичными для разных видов тобамовирусов.

Для того чтобы определить, какая именно аминокислотная замена является решающей в ослаблении патогенности, нужно было проверить влияние всех шести аминокислотных замен и их комбинаций на патогенность вируса. Однако в нашем распоряжении имелась серия спонтанных патогенных ревертантов V-69, которые на восприимчивых растениях (как на табаках, так и на томатах) вызывают зеленую мозаику и деформацию листьев. Ревертанты как ближайшие потомки аттенуированного штамма должны иметь с ним минимальные различия, локализованные в области мутаций, определяющих аттенуацию. Поэтому нам представлялось более простым просеквенировать ревертанты и сравнить их с родительским штаммом ВТМ V-69.

В результате полного секвенирования 4 геномов патогенных ревертантов (R1, R2, R2-76, R3) аттенуированного штамма V-69 было подтверждено наличие всего набора мутаций, характерных для штамма V-69, кроме единственной нуклеотидной замены в позиции 1654, где произошла замена G на A (см. рис. 2б). Эта замена приводит к реверсии Arg<sup>528</sup> на His<sup>528</sup>, характерной для патогенного штамма ВТМ L. В двух ревертантах (R1 и R3) не было обнаружено никаких дополнительных мутаций, а в двух других (R2 и R2-76) были обнаружены три молчащие мутации, которые не затрагивают известных регуляторных участков генома вируса.

Введенная в полноразмерную кДНК-копию аттенуированного штамма ВТМ V-69 единственная обнаруженная реверсия, как и следовало ожидать, приводит к появлению патогенности транскриптов, получаемых с кДНК аналогов ревертантов. Таким образом, можно утверждать, что основной вклад в механизм аттенуации ВТМ V-69 вносит соответствующая мутация в позиции 1654 вирусного генома.

Обнаруженная во всех ревертантах высокая воспроизводимость структуры генома ВТМ V-69 является неожиданной, так как считается, что репликазы, не имеющие корректирующих систем ДНК-полимераз, не точны при репликации генетического материала. При этом обращают на себя внимание значительные различия нуклеотидных последовательностей между штаммами V-69 и L и наблюдавшийся полиморфизм в нуклеотидной последовательности самого штамма ВТМ V-69. По-видимо-



**Рис. 2.** Схемы: а – структура генома томатного штамма BTM; б – карта расположения в геноме BTM V-69 мутаций относительно штамма L; в – карта отличий геномов ревертантов от BTM V-69.

а – 126/183K – гены белков репликазы, 30K – ген транспортного белка, БО – ген белка оболочки. Белок репликазы содержит функциональные домены: MET – метилтрансферазный, ГЕЛ – геликазный и ПОЛ – полимеразный; зачерненная область соответствует консервативному участку, характерному для многих фитовирусов. Незачерненные прямоугольники – несеквенированная область; б – | – молчащие мутации, ↑ – аминокислотные замены, над стрелкой указаны название АК и их положение; в – ▲ – молчащие мутации относительно штамма V-69, ↓ – реверсия к дикому типу.

му, существуют дополнительные механизмы (растения–хозяина или вируса), поддерживающие точное воспроизведение исходной РНК и сильно ограниченное количество допускаемых конфигураций вирусных белков.

Для BTM V-69 показано снижение, приблизительно в 3 раза, уровня накопления вирусных частиц в растениях относительно его патогенных ревертантов, что, возможно, свидетельствует о некотором дефекте репликации вируса. Было показано (Снегирева и др., 2005), что феномен аттенуации тобамовирусов связан с белками репликазы, а именно с неконсервативной областью между метилтрансферазным и геликазным доменами. Известно, что эта область состоит из двух субдоменов, разделенных консервативной областью с неизвестной функцией, но гомологичной у многих фитовирусов. Аттенуирующие мутации могут находиться в обоих субдоменах. Эта спейсерная область между MET- и ГЕЛ-доменами вместе с геликазным доменом играет важную регуляторную роль. Показано, что участок белка репликазы BTM, включающий аминокислотные

остатки 388–781, ответственен за локализацию вирусных белков на мембранах эндоплазматического ретикулума, места, где осуществляется репликация вируса. Также было показано, что часть неконсервативной области (314–423 а.о.) ответственна за прикрепление вирусной репликазы к 3'-концевой нетранслируемой области вирусной РНК. В этой же неконсервативной области находятся структуры, которые вместе с ТБ ответственны за ближний транспорт, хотя точная локализация аминокислот, отвечающих за эту функцию, не установлена. Очевидно, что неконсервативная область хотя и не несет каталитических функций, участвует в регуляции активности репликации, возможно, за счет организации репликативного аппарата или за счет регуляции супрессорной активности к посттранскрипционному молчанию генов, вызывающему усиленную деградацию вирусной РНК. Остается открытым вопрос, связан ли уровень накопления вирусных частиц со степенью проявления мозаичных и других симптомов. Не исключено, что белки репликазы, взаимодействуя через неконсервативный домен с белками

растения–хозяина, индуцируют нарушение метаболизма и развитие болезненных симптомов. В этом случае уровень синтеза репликазы и, как следствие, уровень накопления вируса могут лишь косвенно влиять на проявление симптомов. Остается неясным вопрос, как влияют различные механизмы аттенуации на защитные свойства вакцинных штаммов.

Штамм ВИРОГ-43 вируса зеленой крапчатой мозаики огурца (ВЗКМО) был получен воздействием азотной кислотой на препарат патогенного штамма ВЗКМО и дальнейшей селекцией слабопатогенных и бессимптомных изолятов вируса на растениях огурца. В последние годы генетическая стабильность этого штамма превышала показатель 98 % при высоком вакцинирующем эффекте и способности к интерференции с патогенными штаммами ВЗКМО. Штамм получил название ВИРОГ-43М.

Было проведено молекулярно-генетическое исследование этого штамма. С помощью прай-

мер-опосредованной прогулки по геному были определены первичные структуры штамма ВИРОГ-43М и двух резкопатогенных штаммов ВЗКМО, МС-1 и МС-2 (из коллекции лаборатории генетики растений ИОГен РАН).

По организации генома изоляты являлись типичными представителями тобамовирусов и содержали четыре открытые рамки считывания. Первые две кодировали белки репликазы: 129 и 186 кДа соответственно, третья – транспортный белок (ТБ – 29 кДа), а четвертая – белок оболочки (БО – 17,3 кДа).

Выведенную из нуклеотидной аминокислотную последовательность 129К, 186К, ТБ и БО исследуемых штаммов сравнивали с другими представителями тобамовирусов с помощью программы ClustalW, матрицы РАМ250 (табл. 3). Филогенетическое дерево, построенное на основе выравнивания 129К, 186К, ТБ и БО, представлено на рис. 3. В табл. 3 и на рис. 3 приведено сравнение лишь со штаммом МС-1, однако

Таблица 3

Сравнение аминокислотного состава 129К, 186К, ТБ и БО штаммов МС-1 с последовательностью аналогичных аминокислот других представителей тобамовирусов

| Тобамовирус* | Регистрационный номер последовательности** | Страна      | Растение–хозяин | Идентичные аминокислоты с МС-1, % |      |      |      |
|--------------|--------------------------------------------|-------------|-----------------|-----------------------------------|------|------|------|
|              |                                            |             |                 | 129К                              | 186К | ТБ   | БО   |
| CGMMV        | D12505                                     | Япония      | сетчатая дыня   | 99,2                              | 99,1 | 98,5 | 99   |
| CFMV         | AF321057                                   | Израиль     | огурец          | 71,6                              | 74,9 | 75,2 | 64,8 |
| KGMMV        | AJ295948                                   | Япония      | огурец          | 72,1                              | 75,9 | 72,7 | 64,6 |
| ZMMV         | NS003878                                   | Южная Корея | кабачок         | 71,9                              | 75,7 | 72,8 | 63,4 |
| SHMV         | NS003878                                   | Япония      | кртолярия       | 52,9                              | 56,4 | 40,9 | 60,1 |
| YoMV         | U30944                                     | Китай       | арабидопсис     | 53,1                              | 57,9 | 42,5 | 55,3 |
| TMV          | V01408                                     | Англия      | табак           | 53,1                              | 57,9 | 42,9 | 54,7 |
| TVCV         | U03387                                     | США         | табак           | 52,9                              | 57,9 | 41   | 54   |
| ORV          | S83257                                     | Корея       | орхидея         | 52,7                              | 57,5 | 42,2 | 53,4 |
| PMMoV        | AB000709                                   | Испания     | перец           | 54,1                              | 59,2 | 45,7 | 51,6 |
| ToMV         | AJ132845                                   | Казахстан   | томат           | 53,8                              | 58,2 | 44,8 | 50,9 |
| TMGMV        | M34077                                     | Испания     | табак           | 54                                | 58,1 | 49,1 | 49,7 |
| PaMMV        | NC004106                                   | Япония      | перец           | 53,6                              | 58,5 | 44,2 | 48,5 |

\* CGMMV – SH штамм ВЗКМО; CFMMV – вирус зеленой мозаики плодов огурца; KGMMV – C1 штамм кьюри вируса зеленой крапчатой мозаики огурца; ZGMMV – K штамм вируса зеленой крапчатой мозаики цуккини; SHMV – вирус мозаики кртолярии; YoMV – вирус китайской мозаики рапса; TMV – U1 штамм вируса табачной мозаики; TVCV – OSU штамм вируса посветления жилок турнепса; ORV – CY1 штамм кольцевой пятнистости орхидеи; PMMoV – японский штамм вируса слабой крапчатой мозаики перца; ToMV – S1 штамм вируса томатной мозаики; TMGMV – U2 штамм вируса зеленой мягкой мозаики табака; PaMV – японский штамм вируса мозаики перца.

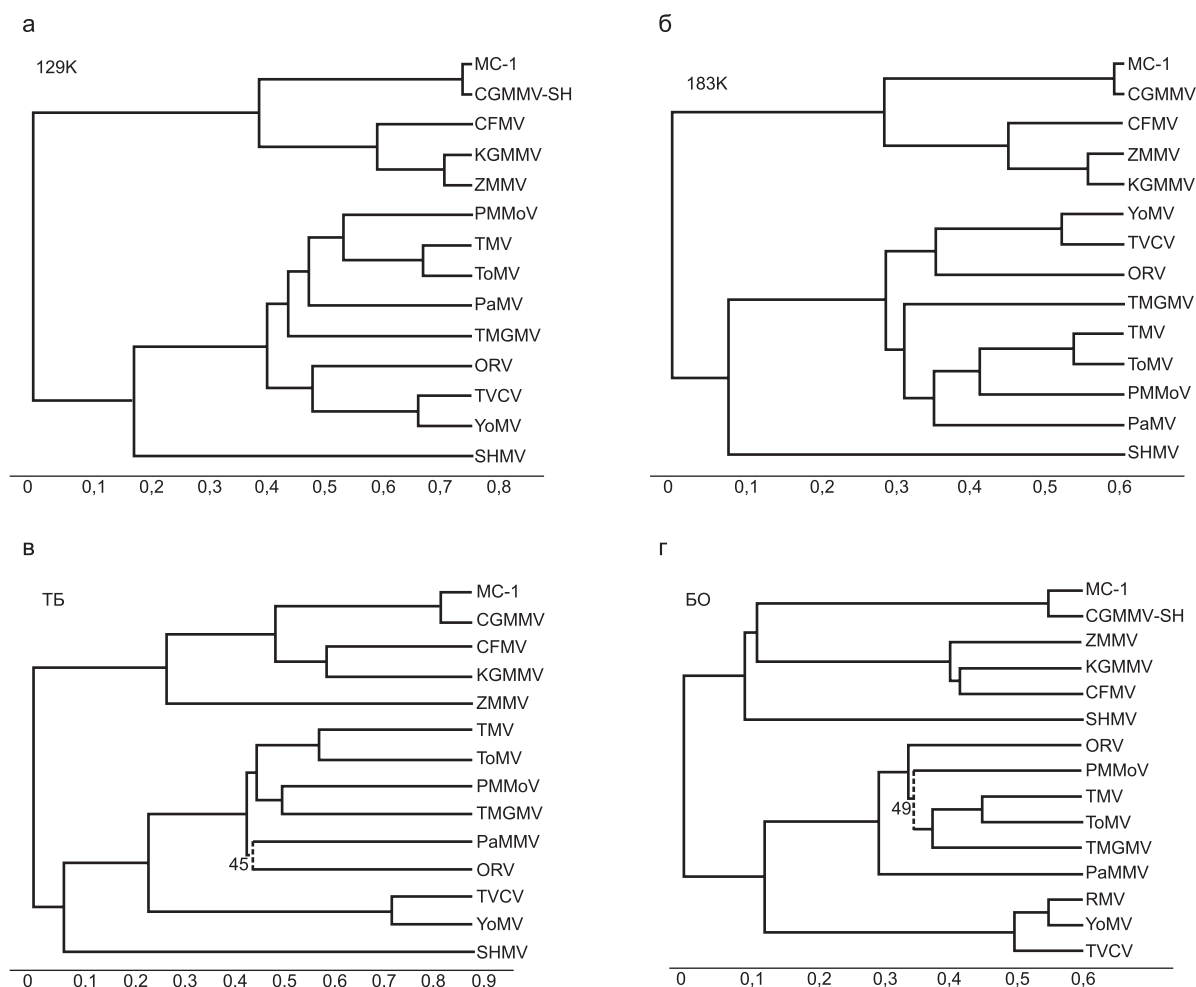
\*\* База данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

результаты справедливы и для штаммов MC-2, ВИРОГ-43М, так как их аминокислотная последовательность практически идентична MC-1.

Было установлено, что ближайшим к нашим штаммам оказался представитель ВЗКМО CGMMV-SH, поражающий дыню (98,5–99,2 % гомологии). С другими тобамовирусами гомология была значительно меньше: 40,9–75,9 %, в том числе с вирусами (CFMV, KGMV, ZMMV), поражающими огурец и другие растения семейства Cucurbitaceae, т. е. наши штаммы являются типичными представителями ВЗКМО.

По результатам филогенетического анализа всех белков тобамовирусов все представители данного семейства разделились на 2 большие

группы: первая – поражающая растения семейства тыквенные, а вторая – заражающие растения семейств астровые, орхидные, пасленовые и другие. Причем вирусы KGMV и CFMMV, паразитирующие, как и ВЗКМО, на огурце, выделились в отдельную от ВЗКМО подгруппу. SHMV, паразитирующий на кротолярии из семейства бобовых, попал в первую группу при филогенетическом анализе БО, но в случае других белков – во вторую группу. Гомология представителей первой группы со штаммами MC-1 варьировала от 63,4 до 99,2 % (не учитывая SHMV). Во вторую группу входили вирусы растений, не относящихся к семейству тыквенные; ее члены, вероятно, имеют



**Рис. 3.** Филогенетические деревья, составленные по результатам анализа аминокислотных последовательностей 129K, 186K, ТБ и БО белков MC-1 штамма и различных представителей тобамовирусов методом CLUSTAL W.

Цифры на дендрограммах показывают индексы статистической надежности узлов дерева. Обозначения штаммов приведены в примечаниях к табл. 3.

отличного от первой группы предка. Гомология ее представителей со штаммами МС-1 и ВИРОГ-43М была ниже 60 %.

В настоящее время в мире исследованы различные штаммы ВЗКМО, причем в базе данных GenBank есть сведения о БО у 15 штаммов ВЗКМО, о ТБ – у 10 штаммов и обо всем геноме – только у 5 штаммов. Поскольку БО является наиболее изученным, то представлялось интересным проанализировать степень дивергенции белков известных штаммов внутри группы ВЗКМО именно по этому белку. Для этого с помощью метода CLUSTAL W, матрица BLOSSUM 85, проводили сравнительный анализ аминокислотных последовательностей путем парного (табл. 4) и множественного выравнивания (рис. 4).

По белку оболочки гомология аминокислотных последовательностей внутри группы ВЗКМО была очень высокой, свыше 94,9 % (гомология определялась программой AliBee – <http://www.genebee.msu.su/services/malign-full.html>). Максимальные различия составляют две аминокислоты на 161. Полностью идентичным оказался аминокислотный состав белка

оболочки у наших огуречных и двух греческих штаммов GR-3, GR-5, выделенных из арбуза. Однако в нуклеотидных последовательностях этого гена у наших штаммов было найдено 13 замен относительно греческих штаммов, т. е. эти изоляты не являются идентичными.

Для наших и двух греческих штаммов GR-3, GR-5 характерна единственная аминокислотная замена – Asp-65 → Ser-65 относительно консенсусной аминокислотной последовательности белка оболочки ВЗКМО (см. рис. 4). Необходимо отметить, что такая же замена обнаружена у белка оболочки изолята № 3 ВЗКМО, вызывающего симптомы резкого пожелтения у огурца (Одинцова и др., 2000). При сравнении аминокислотных последовательностей белков оболочки МС-1 и ВИРОГ-43М с другими тобамовирусами было выяснено, что в этой позиции встречаются остатки аланина, глутаминовой кислоты, глицина.

Стоит отметить, что идентичными являются последовательности изолятов, расположенных географически относительно недалеко друг от друга. Так, 100 %-я гомология по аминокислотной последовательности БО объединяет, с одной стороны, наши штаммы МС-1, ВИРОГ-43М и

Таблица 4

Сравнение аминокислотного состава белков оболочки МС-1 с другими штаммами ВЗКМО

| Штамм ВЗКМО* | Регистрационный номер последовательности** | Страна      | Растение-хозяин  | Идентичные аминокислоты с МС-1 и ВИРОГ-43М, % |
|--------------|--------------------------------------------|-------------|------------------|-----------------------------------------------|
| GR-3         | AJ459421                                   | Греция      | арбуз            | 100                                           |
| GR-5         | AJ459422                                   | Греция      | арбуз            | 100                                           |
| GX-G         | DQ647384                                   | Китай       | огурец           | 99,4                                          |
| №3           | нет                                        | Россия      | огурец           | 99,4                                          |
| BG           | DQ767636                                   | Индия       | бутылочная тыква | 99,4                                          |
| КОМ          | AF417243                                   | Корея       | восточная дыня   | 99,4                                          |
| SH           | D12505                                     | Япония      | сетчатая дыня    | 99,4                                          |
| AL-1         | AJ748352                                   | Индия       | лагенария        | 99,4                                          |
| W            | AB015146                                   | Япония      | арбуз            | 99,4                                          |
| KW           | AF417242                                   | Корея       | арбуз            | 99,4                                          |
| NS           | AJ243831                                   | Корея       | нет данных       | 99,4                                          |
| PAK          | AB127937                                   | Пакистан    | лагенария        | 98,8                                          |
| GR-7         | AJ459423                                   | Греция      | арбуз            | 98,8                                          |
| Y            | AJ245440                                   | Южная Корея | нет данных       | 98,1                                          |

\* № 3 – штамм № 3 ВЗКМО-О [0]; BG – bottle gourd. \*\* База данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>).



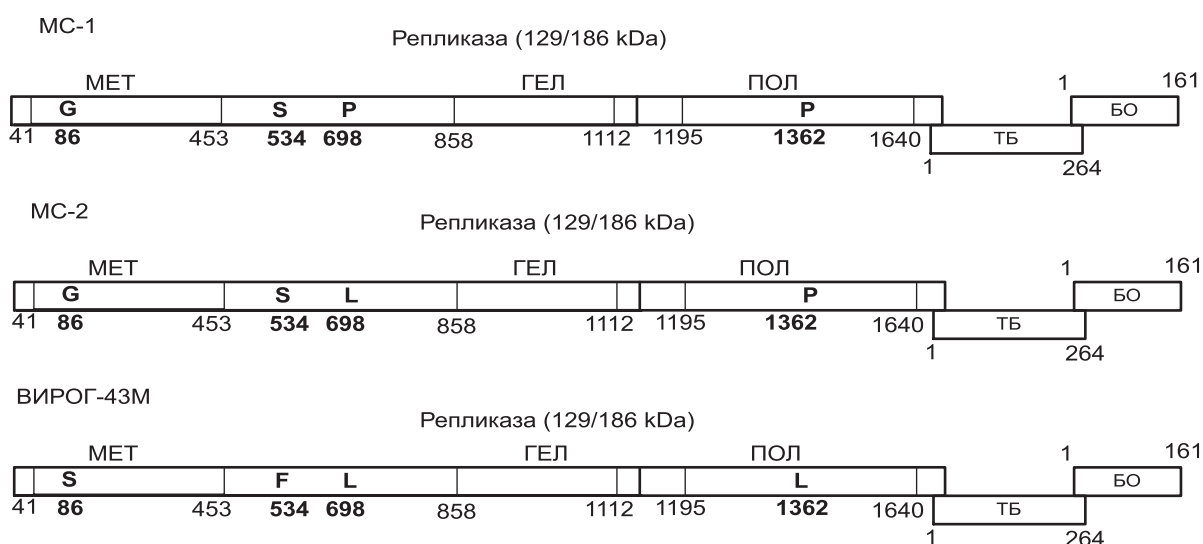
два греческих штамма из арбуза (GR-3, GR-5) и, с другой стороны, также 100 %-я гомология объединяет большинство дальневосточных штаммов. Все дальневосточные изоляты имеют 100 %-е соответствие консенсусной последовательности. Они наиболее многочисленны и отличаются от европейских по одной аминокислоте. Аминокислотные замены, нетипичные для этих двух подгрупп, найдены у южнокорейского и пакистанского изолятов и у одного изолята из Греции. У греческого штамма GR-7 найдена замена Arg → Val в положении 13. Южно-корейский штамм CGMMV-Y имеет одну неконсервативную замену Ala-2 → Thr-2 и одну консервативную – Ala-124 → Val-124. У пакистанского штамма CGMMV-PAK есть аминокислотная замена в положении 108 (Ser-108 → Thr-108), которая является консервативной. Очевидно, каждая группа имеет своего предка.

Было также проведено множественное выравнивание по аминокислотному составу транспортного белка наших штаммов с известными представителями ВЗКМО. Оказалось, что наиболее близкими были также штаммы из Греции: CGR, WGR (99 % гомологии), выделенные из арбуза. Были определены мутации, характерные для наших изолятов: Gly-229 → Val-229, Leu-243 → Ser-243, Thr-264 → Ala-264. Причем мутации в положении 229 и 243

присутствуют и у греческих штаммов, т. е. на основании данных этого анализа можно также отнести наши штаммы к группе европейских ВЗКМО. Мутация в положении 264 является специфичной для нашего штамма.

Поскольку были определены первичные нуклеотидные последовательности и вакцинного, и патогенного штаммов, можно было установить характерные мутации и предположить, какие из них являются основными при аттенуации. Было выяснено, что все мутации, приводящие к заменам аминокислот, находятся в белке репликазы (рис. 5). Для патогенного штамма MC-1 по сравнению с вакцинным характерны 4 замены, одна из которых расположена в метилтрансферазном домене белка репликазы (Gly-86 → Ser-86), две – в неконсервативной области (НКО) между метилтрансферазным и геликазным доменами (Ser-534 → Phe-534; Pro-698 → Leu-698), а последняя (Pro-1362 → Leu-1362) – в полимеразном домене. При сравнении второго патогенного штамма MC-2 с вакцинным выяснилось, что присутствуют все те же замены, кроме Pro-698 → Leu-698.

В настоящее время среди группы тобамовирусов выявлено несколько вакцинных штаммов (Nishigushi *et al.*, 1985; Holt *et al.*, 1990; Lewandowski *et al.*, 1993; Hagiwara *et al.*, 2002). При сравнении первичной структуры геномов патогенных и апатогенных штаммов то-



**Рис. 5.** Схема расположения аминокислотных замен в геноме патогенных штаммов MC-1, MC-2 по сравнению с вакцинным ВИРОГ-43М.

На рисунке указаны границы кодирующих областей и доменов. ТБ – транспортный белок, БО – белок оболочки; MET – метилтрансферазный домен, ГЕЛ – геликазный, ПОЛ – полимеразный.

бамовирусов выявлена общая закономерность: аттенуацию обуславливают аминокислотные замены в белке репликазы. Хотя все они, в зависимости от изолята, находятся в разных положениях, но основной вклад вносят именно те замены, которые локализованы в НКО белка репликазы. Поэтому можно предположить, что за ослабление штамма ВИРОГ-43М отвечают также замены в НКО, причем критической в аттенуации является Ser-534 → Phe-534, а мутация Pro-698 → Leu-698 не важна, так как оба штамма обладают одинаковой степенью патогенности, но присутствует она только у штамма МС-1.

Было показано, что именно мутации в НКО обуславливают снижение супрессорной активности вируса по отношению к механизму интерференции РНК, отвечающей за устойчивость растений к РНК-содержащим вирусам, посттранскрипционному замолчанию генов и созреванию миРНК. Очевидно, что дальнейшее исследование данной области позволит получать вакцинные штаммы не только с помощью селекции, но и путем сайт-направленного мутагенеза, что даст возможность создавать улучшенные вакцины на основе любых представителей тобамовирусов.

**Генетическая инженерия и индуцированный иммунитет.** Н.И. Вавилов, отмечая в своей работе неидентичность приобретенного противовирусного иммунитета у растений и животных, не исключал возможности существования у них каких-либо общих элементов в процессах, приводящих к формированию индуцированного иммунитета (Вавилов, 1935). И в настоящее время, несмотря на установленные принципиальные различия систем иммунитета у растений и животных, исследователи пытаются использовать ряд генов – компонентов неспецифической иммунной системы животных для получения вирусоустойчивых растений. Довольно длительное время у растений велись поиски аналогов интерферон-индуцируемой системы защиты. Интерферон (белок семейства цитокинов высших позвоночных) индуцирует в клетке животных ряд антивирусных процессов. Основываясь на данных о способности интерферона человека подавлять репродукцию фитовирусов (тобамов-, поти-, потекс- и карлавирусов) на 70–90 % при экзогенной обработке

растений (Огарков и др., 1987), нами была предпринята попытка использовать собственно интерферон для создания генноинженерной вирусоустойчивости. Были созданы трансгенные растения табака с рекомбинантным геном  $\alpha$ -интерферона человека (Смирнов и др., 1990, 1993), показавшие уменьшение числа и размера некрозов при заражении их вирусом табачной мозаики. Позднее и в других лабораториях также были получены растения табака, картофеля, клевера с генами  $\alpha$ - и  $\beta$ -интерферонов (Крашенинникова и др., 1997; Леонова, 1997), с разной степенью повышения устойчивости. О полной вирусоустойчивости не сообщалось ни в одном случае, и механизм воздействия интерферона на патогенный процесс в растении остается пока неизвестным.

Поиск источников генов-индукторов универсальной устойчивости привел нас к идее использования генов, кодирующих неспецифическую для растений РНК с протяженным двуцепочечным участком. В 1980-х гг. прошлого века в поле научного интереса исследователей иммунитета растений попала двунитевая РНК. Было показано, что двунитевая РНК, в том числе и синтетическая (поли-І), может участвовать в формировании устойчивости растений к вирусам. Нам представлялось интересным исследовать влияние эндогенно синтезируемой в растении протяженной двунитевой РНК, не имеющей гомологии с геномом растения и геномом вируса, на устойчивость растений к вирусам. В качестве трансгенной кодирующей последовательности, экспрессирующей днРНК, был использован фрагмент гена устойчивости к тетрациклину бактериального происхождения. В лаборатории были получены трансгенные растения табака и пшеницы, экспрессирующие двунитевую РНК размером в 350 п.н., у трансгенного табака было выявлено повышение уровня устойчивости к ВТМ (Смирнов и др., 1993; Пухальский и др., 1996; Коростылева и др., 2004). Следует отметить, что в момент создания этих растений еще не было известно о ключевой роли двунитевой РНК в процессах РНК-интерференции (PTGS), одного из важнейших механизмов защиты растений от вирусной инфекции. Предполагается, что наблюдавшееся у данных растений повышение устойчивости, несмотря на отсутствие гомологии экспресси-

руемой днРНК с геном вируса, может быть обусловлено частичной активацией факторов РНК-интерференции экспрессируемой РНК конститутивно, до контакта растения с вирусом.

Таким образом, проведенные и проводящиеся нами исследования естественного и индуцированного иммунитета полностью подтвердили правильность и перспективность исследований по проблеме генетики иммунитета, о которых с гениальным предвидением писал Н.И. Вавилов.

### Литература

- Бадаева Е.Д., Прокофьева З.Д., Билинская Е.Н. и др. Цитогенетический анализ устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе гибридов, полученных от скрещивания мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L., AABBGG) с пшеницами группы *Timopheevi* (A<sup>1</sup>A<sup>1</sup>GG) // Генетика. 2000. Т. 36. № 12. С. 1663–1673.
- Вавилов Н.И. Очерк современного состояния учения об иммунитете хлебных злаков к грибным заболеваниям // Тр. селек. станции при МСХИ. 1913. Вып. 1. С. 113–158.
- Вавилов Н.И. Иммуниет растений к инфекционным заболеваниям // Изв. Петровской с.-х. академии. 1918. Вып. 1/4. 240 с.
- Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям // Теоретические основы селекции: В 3 т. / Под ред. Н.И. Вавилова. М.; Л.: ГИЗ с.-х. совх. и колх. лит.-ры, 1935. Т. 1. Общая селекция растений. С. 893–990.
- Вавилов Н.И. Иммуниет растений к вирусным заболеваниям // Тр. Всесоюз. совещания по изучению ультрамикробов и фильтрующих вирусов (14–18 декабря 1935 г.). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 139–156.
- Ван дер Планк Я.Е. Болезни растений. М.: Колос, 1966. 353 с.
- Дьяков Ю.Т. Типы устойчивости растений и их практическое использование // Типы устойчивости к болезням (Матер. науч. семинара). СПб., 2003. С. 5–9.
- Извекова Л.И., Андреева Э.Н., Вострова Н.Г. и др. Штаммы вирусов для вакцинации растений // Фундаментальные науки – народному хозяйству. М.: Наука, 1990. С. 288–290.
- Коростылева Т.В., Одинцова Т.И., Козловская Г.В., Пухальский В.А. Исследование белков листьев трансгенных растений табака, экспрессирующих двунитевую РНК, при вирусной инфекции // Генетика. 2004. Т. 40. № 4. С. 531–537.
- Крашенинникова Л.В., Бабоша А.В., Хромова Л.М., Мусин С.М. Исследование вирусоустойчивости трансгенных растений картофеля *in vitro*, несущих ген человеческого интерферона или последовательность, кодирующую двунитевую РНК // Тез. докл. VII междунар. конф. «Биология клеток растений *in vitro*, биотехнология и сохранение генофонда». Москва, 1997. С. 274–275.
- Леонова Н.С. Изучение резистентности к вирусной инфекции растений картофеля, несущих ген бета-интерферона человека // Тез. докл. VII междунар. конф. «Биология клеток растений *in vitro*, биотехнология и сохранение генофонда». Москва, 1997. С. 278–279.
- Огарков В.И., Атабеков И.Г., Каплан И.Б. и др. Влияние интерферона человека на репродукцию фито- и микровирусов // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987. № 3. С. 341–345.
- Одинцова Т.И., Андреева Э.Н., Пухальский В.А. и др. Структурный анализ белка оболочки вируса зеленой крапчатой мозаики огурца // Биохимия. 2000. Т. 65 (5). С. 672–679.
- Одинцова Т.И., Турищева М.П., Андреева Э.Н., Пухальский В.А. Структурно-функциональные изменения в хлоропластах томатов с разными генами устойчивости к вирусу табачной мозаики при заражении вирусом // Генетика. 1996. Т. 32. № 11. С. 1545–1552.
- Пухальский В.А., Смирнов С.П., Коростылева Т.В. и др. Генетическая трансформация *Triticum aestivum* L. с использованием *Agrobacterium tumefaciens* // Генетика. 1996. Т. 32. № 11. С. 1696–1500.
- Смирнов С.П., Крашенинникова Л.В., Пухальский В.А. Эффект синтеза молекул двунитевой РНК в трансгенных растениях табака на устойчивость к вирусу табачной мозаики // Докл. РАН. 1993. Т. 331. № 2. С. 241–245.
- Смирнов С.П., Теверовская Э.Х., Крашенинникова Л.В., Пухальский В.А. Создание экспрессионного интегративного вектора и его использование для введения в растения гена рекомбинантного альфа-интерферона человека // Генетика. 1990. Т. 26. № 12. С. 2111–2121.
- Снегирева П.Б., Истомина Е.А., Шиян А.Н. Единственная реверсия в гене белков репликазы аттенуированного томатного штамма V-69 вируса табачной мозаики вызывает усиление патогенности вируса // Генетика. 2005. Т. 41. № 1. С. 40–47.
- Сухов К.С., Подъяпольская Т.С., Извекова Л.И. Иммунизация растений против патогенного действия вирусов. М.: Наука, 1979.
- Сухов К.С., Подъяпольская Т.С., Извекова Л.И. и др. Вакцинный штамм вируса табачной мозаики V-69: получение, свойства и практическое применение // Докл. АН СССР. 1982. № 1. С. 113–125.
- Hagiwara K., Ichiki T.U., Ogawa Y. *et al.* A single

- amino acid substitution in 126kDa protein of Pepper mild mottle mosaic virus associates with symptom attenuation in pepper; the complete nucleotide sequence of an attenuated strain, C1421 // Arch. Virol. 2002. V. 147. № 4. P. 833–840.
- Holt C.A., Hodgson R.A., Coker F.A. *et al.* Characterization of the masked strain of tobacco mosaic virus: identification of the region responsible for symptom attenuation by analysis of an infectious cDNA clone // Mol. Plant Microbe Interact. 1990. V. 3(6). P. 417–23.
- Lewandowski D.J., Dawson W.O. A single amino acid in tobacco mosaic virus replicase prevents symptom production // Mol. Plant Microbe Interact. 1993. V. 6. P. 157–160.
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat rusts: An atlas of Resistance Genes. CSIRO. Australia. 1995. 200 p.
- McIntosh R.A., Devos K.M., Dubcovsky J.V. *et al.* Catalogue of gene symbols for wheat: 2007 Supplement // Annu. Wheat Newslet. 2007. V. 53. P. 159–180.
- Motoyoshi F., Oshima N. Expression of genetically controlled resistance to tobacco mosaic virus infection in isolated tomato leaf mesophyll protoplasts // J. Gen. Virol. 1977. V. 34. P. 499–506.
- Nishigushi M., Kikuchi S., Kiho Y. *et al.* Molecular basis of plant viral virulence; the complete nucleotide sequence of an attenuated strain of tobacco mosaic virus // Nucl. Acids Res. 1985. V. 13 (5). P. 5585–5590.
- Watanabe Y., Kishibayashi N., Motoyoshi F., Okada Y. Characterization of Tml gene action on replication of common isolates and a resistance-breaking isolate of TMV // Virology. 1987. V. 161. P. 527–532.

## THE PROBLEMS OF NATURAL AND INDUCED IMMUNITY IN PLANTS

**V.A. Pukhalskij, T.I. Odintsova, L.I. Izvekova, E.N. Andreeva, T.I. Korostyleva,  
E.A. Istomina, A.A. Slavokhotova, A.N. Shiyan, G.V. Kozlovskaya, L.A. Obolenkova,  
E.D. Badaeva, E.N. Bilinskaya**

Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Moscow, e-mail: pukhalsk@vigg.ru

### Summary

The review focuses on the results of our studies on natural and induced immunity in plants. In tomato plants carrying the *Tm* genes, specific proteins induced upon TMV infection were identified, which may be used as resistance markers during breeding. The presence of the tolerance and resistance genes in tomato plants positively affects the transcription of chloroplast genes during viral infection. The data on chromosome substitutions during incongruent hybridization in wheat resulting in the production of plants resistant to brown rust and powdery mildew are presented. By RAPD analysis a polymorphic DNA fragment associated with brown rust resistance, was revealed and used for the synthesis of the SCAR-primer. The data on amino acid sequences of 13 novel defensins from *T. kiharae* seeds and their antimicrobial properties are presented. The induced immunity in plants was studied by analyzing plant response to immunization with antiviral vaccines developed in the laboratory: TMV V-69 and VIROG-43 (CGMMV strain). Molecular-genetic characterization of these vaccines was performed. The research on the use of genetic engineering for the enhancement of antiviral immunity in plants is also described.

## ОТДАЛЕННЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ КАК ИСТОЧНИК РАСШИРЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ КУКУРУЗЫ

В.А. Соколов, Т.К. Тараканова, Э.А. Абдырахманова

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: sokolov@bionet.nsc.ru

Несмотря на впечатляющие успехи генетической инженерии по созданию трансгенных растений, отдаленная гибридизация остается важнейшим и пока незаменимым методом получения селекционного материала. Это объясняется тем, что большая часть селекционно важных признаков имеют полигенный контроль и не могут быть перенесены путем трансформации.

В статье излагаются результаты передачи признака апомиктического размножения кукурузе (*Zea mays* L.) от ее дикого сородича – гамаграсса (*Tripsacum dactyloides* L.). К настоящему моменту получены линии гибридов, размножающиеся бесполосеменным способом и несущие 9 добавленных хромосом гамаграсса. Представлены экспериментальные доказательства того, что это минимальное число хромосом дикого родителя, необходимое для поддержания апомиктического воспроизводства у гибридов.

Потребности человека в пище на 99 % процентов удовлетворяются за счет использования 24 видов злаков, в основном, риса, пшеницы и кукурузы. По демографическим прогнозам население земли к 2050 г. должно составить 10 миллиардов. В таком случае исходя из минимального обеспечения человека пищей, равного 1–1,5 кг в сутки, рост урожая должен составлять 1,5 % в год. Совершенно очевидно, что прирост такого объема на уже освоенных площадях невозможен и потребуются их расширение. Поскольку разработка лесных угодий может привести к экологической катастрофе, то придется вводить в сельскохозяйственный оборот не использовавшиеся ранее земли с высоким содержанием вредных для растений факторов. Это потребует использования новых генотипических резервов в селекции на устойчивые урожаи при выращивании растений в таких условиях. Дикие сородичи обладают практически неисчерпаемым источником полезных признаков для селекционного совершенствования культурных растений. В связи с этим отдаленная гибридизация была и остается наиболее надежным инструментом в такой работе.

Другой причиной, по которой отдаленная гибридизация необходима в селекции, является преодоление эффекта «бутылочного горлышка», заключающегося в значительном снижении ге-

нетического разнообразия в ходе длительного искусственного отбора перспективных форм, адаптированных к достаточно узкому набору факторов определенной зоны. Таким образом, современные сорта являются продуктом многократного дрейфа генов с чрезвычайно узким генетическим разнообразием. Их гибридизация с дикими сородичами или генетически отдаленными представителями того же вида (расами) позволяет расширить изменчивость и соответственно норму реакции, а иногда получить непредсказуемые селекционные усовершенствования (чему есть практические примеры у томатов, пшеницы).

Дикие сородичи могут быть источником не только признаков, увеличивающих адаптивность к биотическим и абиотическим факторам среды, но и таких, которые принципиально изменяют жизненно важные системы развития растений, что, в свою очередь, может радикально изменить селекционные технологии. К таковым можно отнести изменение системы размножения у культурных растений с половой на бесполосеменную – апомиксис (Kindiger, Sokolov, 1997).

В конце XX в. наиболее сенсационным научным событием, несомненно, было клонирование овцы. Это и понятно, так как сразу же явно и неявно этот результат примерялся

к человеку, а его потенциальные последствия будоражат общество до настоящего времени. Возможно, поэтому информация об «апомиктической революции» и ее перспективах оказалась незамеченной в России. Приведем заголовки лишь некоторых статей: «Apomixis: A social revolution for agriculture?» (Biotechnology and Development Monitor, # 19, June 1994); «The Asexual Revolution» (Science, V. 274, 1996); «Revolutionizing Hybrid Corn Production» (Agricultural Research, December, 1998). В обсуждении проблемы освоения генетически регулируемого апомиксиса термин «революция» используется как научными, так и популярными изданиями, т. е. широко признается глубина преобразования агротехнологий с помощью данного способа размножения растений.

Поскольку апомиксис – это специфический способ размножения, позволяющий получать абсолютные генетические копии материнских растений, остановимся на сравнительном анализе полового и апомиктического типов размножения, чтобы понять, в чем их принципиальная разница и значение для селекции. Половой способ размножения растений связан с циклическим чередованием спорофитной и гаметофитной фаз. Спорофит – это обычная наблюдаемая нами форма растений, несущая двойной набор хромосом ( $2n$ ). Гаметофитная фаза ограничена половыми продуктами, весьма коротка и характеризуется гаплоидным набором хромосом ( $n$ ). Чередование гаплоидной и диплоидной фаз в жизненном цикле растений играет важную роль в формировании изменчивости. Последнее достигается благодаря рекомбинации в мейозе (вероятностный механизм расхождения хромосом и механизм кроссинговера) и гибридизации при половом процессе. Если в дикой природе такая изменчивость необходима для поддержания устойчивости и приспособляемости вида, то у культивируемых человеком сортов она часто нежелательна, так как разрушает ценные длительно формируемые при искусственном отборе комбинации генов. Поэтому в отдельных случаях существует необходимость уйти от полового процесса и получать потомство с материнским генотипом для поддержания уникальных комбинаций генов, что возможно через бесполое размножение – апомиксис. При этом типе

размножения зародыш развивается партеногенетически из неоплодотворенной яйцеклетки, имеющей диплоидный набор хромосом. Таким образом, осуществляется передача полного материнского генотипа следующему поколению, т. е. его клонирование. Отсюда можно заключить, что бесполое размножение позволяет поддерживать генетически однородные растения через семенную фазу неограниченно долго. Следовательно, если растения с половым типом размножения превратить в размножающиеся апомиктически, то мы революционизируем селекционные технологии. Так, например, во всем мире гетерозисные гибриды становятся все более важными в сельскохозяйственном производстве. Однако массовое получение гибридов экономически оправдано только для культур, у которых от одного акта опыления получают не менее 500 семян. По этим причинам гетерозис успешно реализован на практике лишь у нескольких культур. Основные же хлебные злаки, несмотря на их исключительную экономическую значимость, остались за чертой гибридной селекции, а решение этой проблемы позволило бы увеличить их урожайность на 15–30 % на уже освоенных площадях. Поэтому закрепление комбинаций генов, контролирующих хозяйственно важные признаки, – весьма насущная проблема. Для этого необходимо создать гибриды, передающие потомкам абсолютные копии материнского набора генов – *perpetuum hybrid*.

Многие дикие растения от природы апомиктичны (одуванчик, ястребинка), однако среди культурных видов имеются лишь единичные виды кормовых трав. Возникает вопрос: если апомикты столь замечательны, почему они оказались вне практического использования? Ответ прост: именно отсутствие необходимой для селекции вариативности не позволяло отбирать среди них ценные варианты. Еще на заре domestikации растений человек работал с материалом, который позволял объединять и сортировать необходимые признаки, используя половое размножение. Апомиксис как раз исключает эту возможность. В свое время отсутствие расщепления в опытах на апомиктической ястребинке заставило Г. Менделя усомниться во всеобщем характере принципов, открытых им

на горохе. По этой же причине только в самое последнее время удалось улучшить апомиктичные кормовые травы. Создание апомиктичных сортов наиболее распространенных агрокультур существенно изменит систему организации сельского хозяйства. В противоположность сегодняшним гибридным технологиям мы будем клонировать гетерозисные растения, кроме того, откроется путь к освоению межвидовых и межродовых гибридов.

Первый в мире проект по созданию апомиктического сорта кукурузы был объявлен и начат в СССР в 1958 г. Его автором был профессор Д.Ф. Петров, создавший для решения этой проблемы лабораторию в Институте цитологии и генетики СО АН СССР (Петров, 1957). Идея же закрепления гетерозиса через апомиктическое размножение принадлежит М.С. Навашину и Г.Д. Карпеченко, с которыми Д.Ф. Петров работал перед второй мировой войной в знаменитом ВИР. Лаборатория Д.Ф. Петрова занялась созданием апомиктической кукурузы, для чего использовали несколько подходов. Один из них оказался весьма продуктивным и позже нашел применение в США, Франции и Мексике. В этом исследовании передачу

кукурузе (*Zea mays* L. – Zm) апомиктического способа ре-продукции осуществляли от ее дикого сородича гамаграсса (*Tripsacum dactyloides* L. – Td) путем гибридизации (рис. 1). Д.Ф. Петров предполагал, что контроль бесполосеменного размножения у гамаграсса осуществляется двумя генами, один из которых контролирует апомейоз (нередукцию), другой – партеногенез. Отсюда можно заключить, что для получения апомиктической кукурузы ей необходимо передать от дикого сородича максимум две хромосомы, несущие эти гены. При этом предполагали, что присутствие небольшого количества генетического материала от дикого родича не окажет влияния на фенотип и хозяйственно полезные признаки кукурузы. На основе таких допущений и была начата программа скрещиваний кукурузы с гамаграссом. В качестве родительских форм были выбраны их тетраплоидные линии ( $Zm - 2n = 4x = 40$ ;  $Td - 2n = 4x = 72$ ). В момент начала работ никто не знал, будет ли проявляться апомиксис у гибридов первого поколения. В ходе работы выяснилось, что признак бесполосеменного размножения доминантен и наблюдается у получаемых гибридов  $F_1$  ( $20Zm + 36Td$ ). Так



Рис. 1. Гамаграсс (*Tripsacum dactyloides* L.).

как созданные апомиктичные гибриды имели 36 хромосом гамаграсса и были далеки по хозяйственным признакам от кукурузы, то встала проблема редукции части генетического материала дикого родителя, не имеющей отношения к контролю признака апомиксиса. Это возможно, поскольку апомикты иногда дают половое потомство ( $V_{II}$ -гибриды), чему предшествуют: 1) нормальное протекание мейоза; 2) оплодотворение яйцеклетки. В этом случае у 56-хромосомных гибридов формируется зародышевый мешок, ядра которого имеют по 28 хромосом. При опылении диплоидной кукурузой они дадут потомство с 38 хромосомами ( $20Zm + 18Td$ ). В случае закладки апомейотических зародышевых мешков гибриды могут давать половое потомство, но уже называемое  $V_{III}$ -гибридами. В этом случае нередуцированная яйцеклетка теряет способность к партеногенезу и в результате ее оплодотворения число хромосом в зиготе увеличивается на число хромосом спермия. Используя такие подходы, мы создали серию апомиктичных гибридных линий, имеющих разное число (от 2 до 6) полных геномов кукурузы ( $x = 10$ ) и 18 хромосом гамаграсса (Соколов и др., 1998а). Но они в силу большого количества генетического материала от дикого родителя уступали кукурузе в урожайности, что исключало перспективу их хозяйственного использования. Однако, исходя из знаний генетики кукурузы, мы могли надеяться на быструю «эволюцию» гибридов.

Вскоре нам удалось выявить несколько 39-хромосомных апомиктичных гибридов ( $30Zm + 9Td$ ), которые получили так же, как и ранее выделенные 38-хромосомные ( $20Zm + 18Td$ ), благодаря редкому половому размножению –  $V_{II}$ -гибридизации (Соколов и др., 1998б). Примечательно, что все независимо полученные 39-хромосомные линии имели идентичные наборы из 9 хромосом гамаграсса! В последующих исследованиях было установлено, что эти 9 хромосом являются минимально необходимыми для поддержания апомиксиса, и потеря любой приводит к половому размножению. Отсюда следовало: 1) признак апомиксиса имеет сложный генетический контроль, и для его стабильного проявления необходимо 9 определенных хромосом дикого родителя; 2) в дальнейшем работу по созданию апомик-

тичной кукурузы надо строить с учетом этого обстоятельства. Реальность второго вывода наших исследований, казалось, осложняла достижение цели – получение апомиктичной кукурузы, – так как присутствие 9 хромосом гамаграсса должно было существенно влиять на хозяйственно важные признаки гибрида. Действительно, некоторые из них, прежде всего вес одной зерновки ( $\sim 0,06$  г), был гораздо ближе к таковому у гамаграсса ( $\sim 0,03$  г), чем у кукурузы ( $\sim 0,22$  г). Кроме того, избыточная кустистость также была нежелательна для коммерческого использования (Sokolov, Khatypova, 2000). Для успешной работы по совершенствованию апомиктичных гибридов было необходимо более глубокое понимание характера наследования признака апомиксиса. Но как провести генетический эксперимент с материалом, у которого отсутствует половое размножение, невозможна гибридизация и расщепление признаков в потомстве? Эту проблему можно обойти, так как у апомиктичного гамаграсса, как и у растений с половым типом размножения, при формировании мужских половых продуктов происходит мейоз, а вместе с ним и расщепление признаков. Скрестив несколько десятков растений диплоидной кукурузы с гамаграссом, мы получили 46-хромосомные гибриды ( $10Zm + 36Td$ ), которые для анализа наследования апомиксиса были опылены пылью культурного родителя. Результаты этого исследования выявили независимую передачу двух компонентов апомиксиса (нередукция, партеногенез) у гамаграсса. Кроме того, на основании этого и других экспериментов был сделан вывод о моногенном контроле сохранения диплоидного материнского числа хромосом при созревании яйцеклетки и полигенном контроле способности ее к развитию без оплодотворения. Таким образом, наши исследования продвинули представления о генетической природе апомиксиса у гамаграсса и его проявления у гибридов с кукурузой, так как до этого многие исследователи считали контроль апомиксиса моногенным. Следовательно, программа работы по совершенствованию линий с добавлением 9 хромосом гамаграсса, сформулированная нами, является верной, а работы по генно-инженерному пути создания апомиктов, начатые в некоторых лабораториях мира, не имеют четких перспектив. Прежде

всего, неясно, имеются ли «специальные» гены апомиксиса, или бесполое размножение определяется изменениями в проявлении генов, контролирующих половой процесс у растений. Кроме того, мы не знаем, сколько этих генов и как организована их работа, а значит непонятно, как их переносить и т. д. К тому же мировая общественность негативно относится к геномодифицированным продуктам. Наши апомиктичные кукурузно-трипсакунные гибриды были получены с помощью классического метода отдаленной гибридизации растений.

Американские генетики к середине 1990-х гг. показали, что культурная и дикая кукуруза отличаются единичными генами, контролирующими развитие (по разным оценкам от 3 до 5). Поэтому при индуцировании и отборе мутантов можно будет достаточно просто усилить ценные признаки у апомиктичных гибридов. Используя гамма-лучи в качестве мутагена, мы получили «кукурузоподобные» 58-хромосомные гибриды (40Zm + 18Td), весьма близкие по габитусу к культурному родителю. Эти растения имели один стебель, как и кукуруза, а неселектированные 58-хромосомные формы – 7–11 стеблей, кроме того, у них было 12–14 рядов в початке, а у исходных – только 8–10. К сожалению, обработанные гамма-лучами растения проявляли признак апомиксиса нестабильно, но после этого наблюдения стало очевидным, что совершенствование агрономических признаков у гибридов мутационным путем возможно.

Понимая, что апомиктичные кукурузно-трипсакунные гибриды должны будут конкурировать за рынок с гибридной кукурузой, мы провели сравнительный анализ признаков, по которым наблюдается их превосходство. К таковым необходимо отнести: 1) урожай зеленой массы, ее высокую фуражную ценность и содержание протеина; 2) содержание переваримых компонентов; 3) содержание полиненасыщенных жирных кислот в семенах; 4) толерантность к неблагоприятным почвенным и климатическим условиям. Эти несомненные преимущества позволили бы уже в настоящее время успешно бороться за коммерческое использование гибридов в качестве фуражной культуры, но их полная мужская стерильность пока остается преградой на этом пути. С целью получения у них потомства

(для формирования эндосперма необходимо опыление) приходится высевать в качестве опылителя кукурузу как правило в 4–5 сроков, с недельным интервалом между ними, что не сложно делать в полевом опыте, но совершенно нетехнологично в производстве. Поэтому выяснение механизмов мужской стерильности у апомиктичных кукурузно-трипсакунных гибридов является приоритетной задачей на ближайшее время. Подобная проблема у этих гибридов была и с женской фертильностью. Первоначально выделенные 39- и 49-хромосомные линии (рис. 2) имели фертильность не более 5 % на початок. Нам удалось выяснить, что в значительной степени такая низкая завязываемость связана с особенностями роста пыльцевых трубок при опылении. Подбором опылителей удалось добиться 50 % фертильности, что с учетом многопочатковости гибридов делает их вполне конкурентоспособными с кукурузой по продуктивности. Вместе с тем в ближайшее время мы надеемся выяснить и устранить другие причины, снижающие женскую фертильность апомиктов. Как показал предварительный анализ, один из главных факторов, обуславливающих ее, – импринтинг. Это специфическое химическое и пространственное маркирование ДНК в хромосомах при формировании генеративных клеток, определяющее активность действия некоторых генов в развитии. При этом женские и мужские гаметы импринтируются по-разному и, соответственно, их гены вносят разный вклад в проявление признаков, в частности, число делений оплодотворенной центральной клетки зародышевого мешка, дающей эндосперм (что определяет его размер). Импринтированные гены, пришедшие от матери, подавляют, а от отца, напротив, стимулируют рост эндосперма в зерновке. Для нормального развития эндосперма у большинства покрытосеменных растений, размножающихся половым путем, необходимо соотношение женских и мужских хромосом в нем 2 : 1 соответственно. При ином соотношении он у злаков не развивается, что приводит к абортивности зародыша. Важно отметить, что это правило, являющееся абсолютным для кукурузы, не работает строго у апомиктичного гамаграсса, т. е. у последнего соотношение может отклоняться от 2 : 1, од-

нако для развития эндосперма оплодотворение центральной клетки зародышевого мешка остается необходимым. У кукурузы импринтируемые гены, действие которых в сильной степени сказывается на развитии эндосперма и его размере (следовательно, и на урожае), локализованы в основном в хромосомах 4, 5 и 10. Особенно значительным эффектом на величину эндосперма обладает хромосома 5. Поэтому созданная нами линия с дополнительной хромосомой 5 кукурузы дает вес зерновок в два раза больший, чем 38-хромосомные (Sokolov, Khatypova, 2000).

Кроме передачи апомиктического способа размножения гибриды кукурузы с гамаграссом несут другие ценные с селекционной точки зрения признаки. Прежде всего, необходимо отметить наличие у них аэренхимы, что позволяет полученным гибридам переносить затопление и произрастать на переувлажненных почвах (Agricultural Research, 1997). Они унаследовали

от дикого родителя устойчивость к различным видам засоления и высоким концентрациям токсичных ионов, таким, как бор, алюминий и другие. В добавление к вышеперечисленным формам устойчивости к абиотическим факторам среды эти гибриды устойчивы к целому ряду инфекционных болезней вирусной и грибковой природы, а также к насекомым-вредителям. Особую ценность им придает устойчивость к европейскому корнееду.

Итак, в результате нашей работы показан сложный характер генетического контроля апомиктического развития, вскрыты механизмы женской стерильности бесполосеменных гибридов и показаны пути ее преодоления, изучены генетические механизмы импринтинга и пути повышения продуктивности апомиктических гибридов с использованием этого эффекта. Получен патент США «Апомиктическая Кукуруза» № 5, 710, 367, зарегистрированный и в ряде других стран. Но самое главное, создана огромная



Рис. 2. Апомиктический кукурузно-трипсакумный гибрид (30Zm + 9Td).

коллекция апомиктичных линий, которая может быть использована в качестве исходного материала как в исследованиях различных аспектов апомиктического развития, так и в работе по созданию коммерческих сортов и передаче кукурузе устойчивости к широкому спектру биотических и абиотических факторов. В настоящий момент очень принципиально стоит вопрос, кто первым в мире создаст апомиктичное культурное растение и реализует коммерческий сорт с использованием этого типа размножения. Очень хотелось бы, чтобы Россия стала родиной новой «зеленой революции». Но в любом случае, где бы ни реализовали производство бесполосеменных растений, человечество получит новые возможности в производстве столь необходимых пищевых продуктов и должно с благодарностью помнить российских ученых, посеявших идею о них.

### Литература

- Петров Д.Ф. Значение апомиксиса для закрепления гетерозиса // Докл. АН СССР. 1957. Т. 112. С. 954–957.
- Соколов В.А., Киндигер Б., Хатыпова И.В. Изучение апомиктичных кукурузно-трипсакумных гибридов // Генетика. 1998а. Т. 34. № 4. С. 492–498.
- Соколов В.А., Киндигер Б., Хатыпова И.В. 39-хромосомные кукурузно-трипсакумные апомиктически размножающиеся гибриды // Генетика. 1998б. Т. 34. № 4. С. 499–506.
- Agricultural Research, USDA. 1997, August. Aerenchyma. P. 4–8.
- Kindiger B., Sokolov V.A. Progress in development of apomictic maize // Trends Agron. 1997. V. 1. P. 76–94.
- Sokolov V.A., Khatypova I.V. The development of apo-mictic maize: update, problems and perspective // Genetika (Yugoslavia). 2000. V. 32. № 3. P. 331–353.

## DISTANT HYBRIDIZATION AS METHOD FOR INCREASING CORN ECOLOGICAL TOLERANCE

V.A. Sokolov, T.K. Tarakanova, E.A. Abdyrahmanova

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: sokolov@bionet.nsc.ru

### Summary

A great number of transgenic plants were developed using genetic engineering methods, but distant crossings (distant hybridization) are still very important for the aims of selection. This may be explained by a complex nature of the majority of agricultural traits. Thus, it is impossible to transfer one character as a single locus. The results of development of apomictic hybrids between corn and gamagrass (a wild relative of corn) are offered. It has been experimentally proved that at least 9 chromosomes of gamagrass should be present in the hybrid form to provide in it reproduction by apomixis.

## ДЕЙСТВИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА У КРОЛИКОВ И НОРОК В НАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Р.М. Нигматуллин

Казанский научный центр РАН, Казань, Россия

Плодовитость сельскохозяйственных животных, особенно кроликов и пушных зверей, как основной селекционный признак всегда находилась под пристальным вниманием селекционеров, поскольку имеет низкую наследуемость и селекция по ней малоэффективна. Вместе с тем многоплодие имеет достаточно большую изменчивость. Сложилось мнение, что естественный отбор в условиях целенаправленной работы с популяцией имеет незначительную долю влияния. Однако наблюдения Д. Лэка (1957) за гибелью птиц в ранние и поздние периоды онтогенеза показали, что она происходит в соответствии со стабилизирующей формой естественного отбора. Наибольшей жизнеспособностью отличаются особи, происходящие из кладок средней величины. Разделяя мнение Д. Лэка и комментируя результаты исследований, Э. Майр (1968) отмечает, что оптимальное число яиц в кладке регулируется отбором с обоих концов, слишком большой выводок невыгоден, потому что птенец получает мало пищи, слишком маленький невыгоден, так как не обеспечивает поддержание численности популяции.

В.И. Евсиков с соавторами (1972), изучавшие характер регуляции плодовитости у млекопитающих, придерживаются той же точки зрения: «В настоящее время не подлежит сомнению, что плодовитость млекопитающих относится к числу признаков, в сильной степени испытывших на себе действие стабилизирующей функции отбора».

Исследования Р.М. Нигматуллина и Ю.Т. Артемьева (1972, 2002), выполненные на кроликах и зверях в натальный период, показывают, что высказанные предположения не имеют всеобщего значения и нуждаются в дальнейшем уточнении и корректировке.

### Материал и методика

Исследования проведены на кроликах и пушных зверях. У кроликов шести пород (370080 взрослых самок и 42538 голов молодняка) в зверосовхозах «Берсутский», «Бирюлинский», «Кошаковский» и «Луч» Республики Татарстан изучена плодовитость крольчих. Учет проводили по количеству рожденных живых и мертвых крольчат. Для выявления критериев отбора показатели всех пород объединены в две группы. Первая группа охватывала период, включающий данные о крольчатах, рожденных в феврале–мае при средней температуре воздуха  $-7^{\circ}\text{C}$ , вторая – период, включающий данные о крольчатах, рожденных в июне–сентябре, т. е. когда животные получали зеленые корма и их рацион был полноценным. Кролики всех пород содержались в шедрах.

Аналогичное исследование проведено на американских норках двух цветовых форм – стандартных коричневых и американских паломино, разводимых в зверосовхозах «Бирюлинский», «Кошаковский» и «Матюшинский» Республики Татарстан. Использованы материалы племенного учета за 6 лет, подопытное поголовье насчитывало 145952 щенка и 21790 самок. Анализ осуществляли с использованием графического метода. При построении кривых пунктиром обозначали распределение самок по плодовитости, а сплошной линией – распределение новорожденных животных. Количество живых и мертвых крольчат или щенков в пределах каждого класса принимали за 100 %, от этого значения вычисляли долю мертворожденных. Рассчитанная величина, соответствующая элиминации, вычерчивалась в виде отдельной кривой.

## Результаты исследования

Сопоставление полигонов плодовитости крольчих с кривыми распределения их потомков показало, что у всех пород наблюдается аналогичное смещение вершины и обоих скачков вправо, в сторону максимального значения признака по отношению к распределению их матерей. Это сопровождается уменьшением в популяции доли малопродуктивных и увеличением доли многоплодных потомков.

У кроликов породы советская шиншилла величина элиминации равномерно увеличивалась влево и вправо от вершины кривой распределения самок. Это дало основание считать, что здесь проявляется типичная стабилизирующая форма естественного отбора. У кроликов породы венский голубой наблюдается постепенное возрастание элиминации от вершины распределения к периферии. При этом в левой части распределения интенсивность элиминации несколько выше, чем в правой. Это связано с тем, что стабилизирующая форма сочетается с ведущей формой отбора, способствуя накоплению в популяции многоплодных особей.

У кроликов пород серый великан и серебристая (рис. 1) также заметно постепенное увеличение элиминации от вершины кривой к периферии, но в правой части она более выражена.

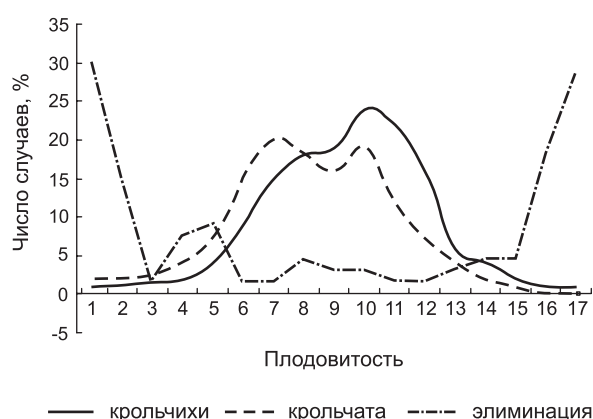
Наибольшим выживанием характеризовались особи из помётов средней величины, а минимальным – потомки самых многоплодных

крольчих. В этом случае действует не только стабилизирующий отбор, но в какой-то степени и его ведущая форма, направленная на уменьшение плодовитости.

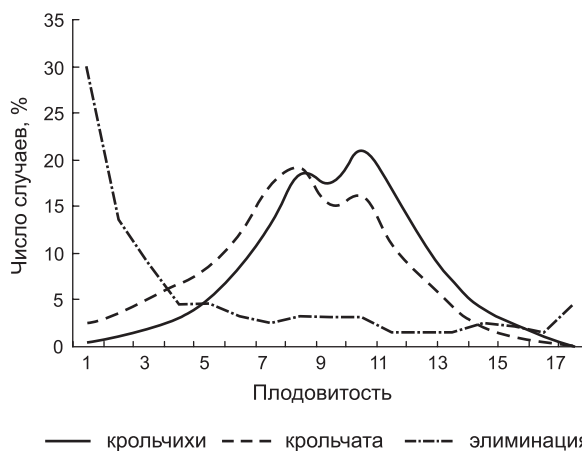
У кроликов породы белый великан (рис. 2) вправо от середины распределения элиминация практически не увеличивается. Крольчата из средних и максимальных по величине помётов обладают одинаково высокой жизнеспособностью. Однако влево от средней части распределения элиминация возрастает и достигает своего максимального значения при наибольшей плодовитости, что свидетельствует о наличии хорошо выраженной ведущей формы отбора. Признаков сочетания ее со стабилизирующей формой не обнаружено. Отбор направлен не на ограничение или уменьшение плодовитости, а на ее увеличение.

У кроликов породы черно-бурый (рис. 3) наблюдается аналогичная картина, только вправо от середины распределения происходит некоторое увеличение элиминации. Следовательно, естественный отбор в натальный период по отношению к плодовитости может выступать не только в виде стабилизирующей, но и в виде ведущей формы.

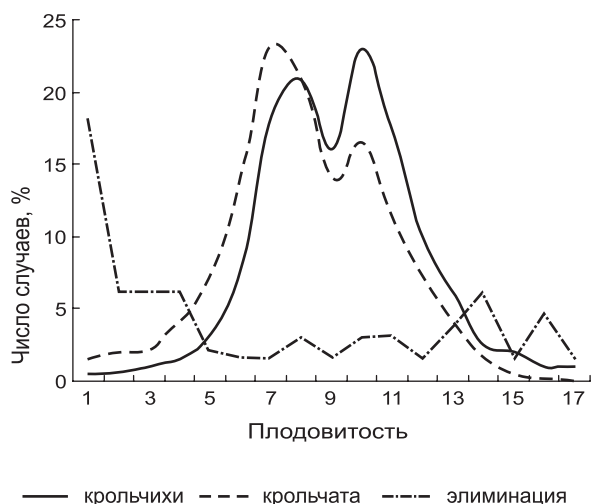
Изучение взаимосвязи форм отбора с факторами внешней среды показало, что кривые изменения доли мертворожденных крольчат в различные периоды года относительно неизменны и практически совпадают. Следовательно, кривые гибели крольчат напрямую не зависят от сезона года.



**Рис. 1.** Сочетание стабилизирующей и ведущей форм отбора, направленного на уменьшение плодовитости кроликов пород серебристый и серый великан.



**Рис. 2.** Ведущая форма отбора, направленного на увеличение плодовитости у кроликов породы белый великан.

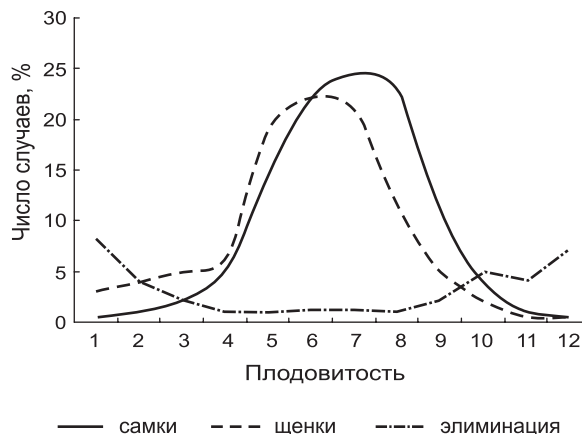


**Рис. 3.** Ведущая форма отбора, направленного на увеличение плодовитости в сочетании со слабо выраженным стабилизирующим отбором у кроликов породы черно-бурая.

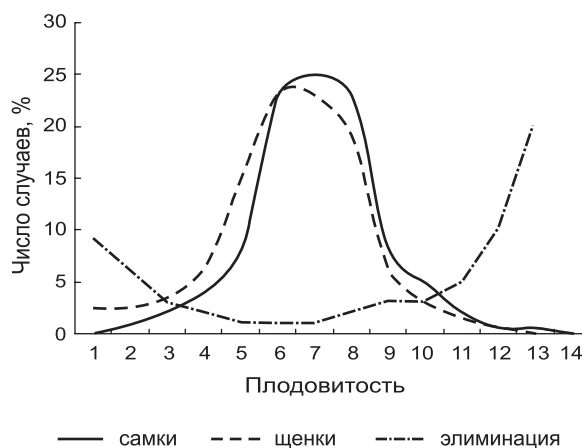
Можно предположить, что элиминация обусловлена наследственными факторами. В пользу этого говорит факт преимущественной гибели крольчат в минимальных пометах. При действии неблагоприятных факторов среды, вероятно, наблюдалась бы повышенная гибель в максимальных пометах, поскольку они требуют наибольшего напряжения организма крольчих. Можно также предположить, что гибель крольчат связана с наличием у них летальных генов.

У стандартных норков коричневой окраски в зверосовхозах «Бирюлинский» и «Матюшинский» ( $n = 46128$  щенков) величина элиминации относительно закономерно увеличивается влево и вправо от вершины кривой распределения самок (рис. 4). Это дает основание считать, что в данном случае мы имеем типичную стабилизирующую форму естественного отбора.

В зверосовхозе «Кошаковский» у стандартных коричневых норков ( $n = 23079$  щенков) наблюдаются несколько другие тенденции. В начале от вершины периферии распределения наблюдается постепенное возрастание элиминации, но затем на левом конце кривой величина элиминации оказывается вдвое больше, чем на правом (рис. 5). Эту разницу едва ли можно считать случайной, если учесть, что число данных относительно велико – в первом классе 72 щенка, а в последнем – 84. Если подсчитать средний процент гибели потомков на один класс по обе



**Рис. 4.** Стабилизирующая форма естественного отбора у американских норков стандартной коричневой окраски.

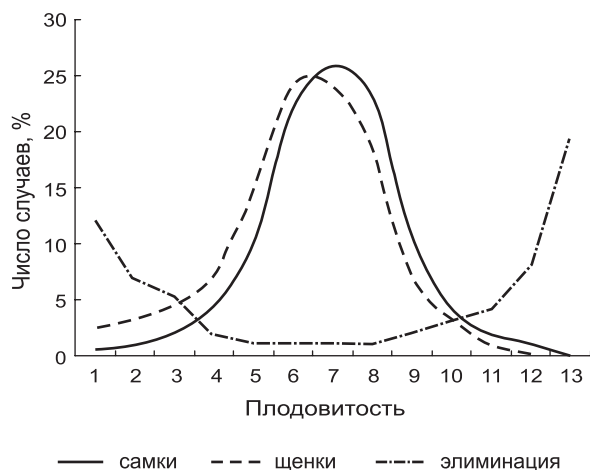


**Рис. 5.** Сочетание стабилизирующей и ведущей форм отбора, направленного на увеличение плодовитости у стандартных коричневых норков.

стороны от вершины распределения самок, то слева он равен 12,6, а справа – 8,0.

Таким образом, в левой части распределения интенсивность элиминации несколько выше, чем в правой. Видимо, здесь стабилизирующая форма сочетается с ведущей формой отбора, способствующей накоплению в популяции многоплодных особей.

У норков американское паломино ( $n = 76744$  щенков) в зверосовхозах «Бирюлинский» и «Кошаковский» получены результаты, совпадающие с выводами Д. Лэка (1957). От вершины к периферии происходит постепенное увеличение элиминации, более выраженное в правой части (рис. 6). Наибольшей степенью выживания от-



**Рис. 6.** Сочетание стабилизирующей и ведущей форм отбора, направленного на уменьшение плодовитости у норок американское паломино.

личаются особи из пометов средней величины, а минимальным — потомки самых плодовитых родителей. Видимо, и в этом случае нельзя говорить о наличии только стабилизирующей формы отбора. Вместе с ней в какой-то степени действует и ведущая форма, направленная на уменьшение плодовитости.

Анализ всех представленных диаграмм показывает, что во всех случаях распределение потомков по плодовитости кривая смещается вправо в сторону максимального значения признака по отношению к распределению их матерей. Это сопровождается уменьшением доли малоплодных и увеличением доли многоплодных потомков в популяции, что свидетельствует о наличии тенденции увеличения плодовитости от поколения к поколению (Шмальгаузен, 1940).

Поскольку плодовитость популяции обычно относительно постоянна, вполне логично предположить наличие механизмов, удерживающих ее на стабильном уровне. Одним из них, как принято считать, является естественный отбор (Лэк, 1957; Майр, 1968; Евсиков и др., 1972). Попытка выяснить характер его действия показала, что из трех вариантов только в одном случае отбор был направлен на уменьшение плодовитости. При этом ведущая форма отбора сочеталась со стабилизирующей. В одном случае в чистом виде наблюдался стабилизирующий отбор, который не мог препятствовать увеличению плодовитости от поколения к поколению. В другом случае

наблюдалось сочетание стабилизирующей и ведущей форм, при котором происходило преимущественное устранение особей из левой части распределения. Следовательно, и в этом случае отбор не ограничивал возможное увеличение плодовитости, а, напротив, в какой-то степени способствовал ему.

Таким образом, естественный отбор в натальный период по отношению к плодовитости может выступать не только в виде стабилизирующей, но и в виде ведущей формы. При этом он в состоянии либо ограничивать возможное возрастание плодовитости от поколения к поколению или, напротив, способствовать ему.

В условиях domestikации естественный отбор теоретически должен выступать в качестве фактора, стремящегося вернуть популяцию к исходному первоначальному состоянию (Шмальгаузен, 1940). В настоящее время в звероводческих хозяйствах Республики Татарстан средняя плодовитость норок разных генотипов близка к 4. Эта плодовитость клеточных норок постоянно поддерживается искусственным отбором. При этом естественный отбор теоретически должен бы быть противодействием искусственному отбору, т. е. понижать плодовитость. У норок эта особенность выражена слабо (второй случай), хотя противоположная направленность естественного отбора наблюдалась только в одном случае (третий).

Можно предположить, что причины отбора в натальный период связаны не столько со средовыми, сколько с наследственными факторами. В пользу этого говорит еще и другой факт: преимущественная гибель щенков в минимальных пометах. При действии неблагоприятных условий среды и нарушениях физиологических функций организма, вероятно, наблюдалась бы повышенная гибель в максимальных пометах, поскольку большое количество щенков требует наибольшего напряжения организма самки. Поэтому можно утверждать, что гибель была связана с особенностями генотипов самих щенков норок и, скорее всего, с наличием у них летальных генов.

## Литература

Евсиков В.И., Осетрова Т.Д., Беляев Д.К. Генетика плодовитости животных. Сообщение 4. Эмбрио-

- нальная смертность мышей линий BALB, C57Bl и их реципрокных гибридов // Генетика. 1972. Т. 8. № 2. С. 55–66.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит., 1957.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
- Нигматуллин Р.М., Артемьев Ю.Т. Об изучении направления отбора по полигонам плодовитости у млекопитающих // Журн. общ. биологии. 1972. Т. XXXIII. В. 6. С. 758–763.
- Нигматуллин Р.М. Формы естественного отбора у кроликов в натальный период // Матер. Всерос. науч.-производственной конф. по актуальным проблемам ветеринарии и зоотехнии. Казань, 2002. С. 320–323.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.

## THE EFFECT OF NATURAL SELECTION ON THE NATAL PERIOD IN RABBITS AND MINKS

R.M. Nigmatullin

Kazan Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Kazan, Russia

### Summary

The effect of natural selection on the natal period was studied on rabbits of six breeds and minks of two color forms. The graphic method was used in the research. The dashed line designated fertility curves, and continuous one – the distribution of the newborns. The percent of stillborns against total number of the newborns was represented on the diagram as arrows. In rabbits of all breeds, a reduction in the share of low-productive litters in the population and an increase in the percent of high-productive ones was observed on the plot. In fur animals, only one variant out of three courses of selection was directed towards the reduction in litter size. It has been established that natural selection in the natal period for litter size can be both stabilizing and conductive. Thus we can both put a limit or increase the litter size.

## ИНДУКЦИЯ ТРАНСПОЗИЦИЙ МОБИЛЬНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В ГЕНОМЕ *DROSOPHILA MELANOGASTER* РАЗЛИЧНЫМИ СТРЕССОВЫМИ ФАКТОРАМИ

Л.А. Васильева<sup>1,2</sup>, О.В. Выхристюк<sup>1</sup>, О.В. Антоненко<sup>1</sup>, И.К. Захаров<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: ratner@bionet.nsc.ru;

<sup>2</sup> Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

Проанализированы скорости индукции транспозиций мобильных генетических элементов (МГЭ) в изогенных линиях *Drosophila melanogaster* после обработки самцов стрессовыми факторами: тепловой шок (ЛТШ), тяжелый температурный шок (ТТШ), пары этанола,  $\gamma$ -облучение. Исследован процесс изогенизации как фактор, активирующий транспозиции МГЭ. Показано, что стресс способен увеличивать скорость транспозиций МГЭ на 1–2 порядка величин по сравнению со спонтанным уровнем индукции. Так, наша максимальная экспериментальная оценка спонтанной скорости индукции транспозиций составляет  $3,8 \cdot 10^{-4}$ – $1,8 \cdot 10^{-3}$ , тогда как шоковый температурный стресс увеличивает скорость индукции транспозиций до  $1,1 \cdot 10^{-1}$  на сайт, на геном, за поколение. Пары этанола (1,5–3,0 мин) увеличивают скорость транспозиций до  $6,9 \cdot 10^{-2}$ ,  $\gamma$ -облучение – до  $1,9 \cdot 10^{-2}$ . Однако самым мощным индуктором транспозиций оказался процесс изогенизации ( $\lambda = 3,1 \cdot 10^{-1}$ – $3,8 \cdot 10^{-1}$ ) на сайт, на геном, за поколение. Таким образом, экспериментально показано, что любой из проанализированных стрессовых факторов является индуктором транспозиций мобильных генетических элементов. Увеличение скоростей индукции транспозиций МГЭ при стрессовых воздействиях способствует созданию в линиях (популяциях) дополнительного генетического разнообразия, что может иметь большое значение для выживания популяций, попадающих в новые экологические условия, а также для селекции и эволюции.

### Введение

Мобильные генетические элементы (МГЭ) представляют собой подвижную часть эукариотического генома. У *Drosophila melanogaster* и *Arabidopsis* они занимают около 28 % ядерного генома и принадлежат примерно к 50 семействам (Finnegan, 1992; Mobile DNA ..., 2002; Biemont, Vieira, 2005). Транспозиции МГЭ являются формой их автономного самовоспроизведения, регулируемого в пределах клетки различными механизмами обратной связи. Экспериментальные оценки скоростей спонтанных транспозиций различных МГЭ *D. melanogaster* колеблются в интервале  $10^{-3}$ – $10^{-5}$  событий на сайт, на спермий, за поколение (Engels, 1989; Narada *et al.*, 1990).

В настоящее время имеется достаточно большое количество исследований, в которых продемонстрирован феномен индукции транспозиций

и эксцизий МГЭ различными внешними и физиологическими факторами, среди которых основную роль играют тепловой и холодовой шок,  $\gamma$ -облучение, инбридинг, изогенизация и селекция. Д.Дж. Стренд и Дж.Ф. МакДональд (Strand, McDonald, 1985) продемонстрировали индукцию транскрипции ретротранспозона *copia* (первый необходимый этап ретротранспозиции) тепловым шоком у дрозофилы. Н. Юнакович с соавторами (Junakovic *et al.*, 1986) методом блот-гибридизации по Саузерну обнаружили индукцию транспозиций и эксцизий ретротранспозонов 297, *mdg2*, *B104*, *mdg1* и *copia* при воздействии на самцов дрозофилы тепловым шоком. Л.А. Васильева с соавторами (Vasilyeva *et al.*, 1988, Ratner *et al.*, 1992; Васильева и др., 1995) обнаружили последствия транспозиций и эксцизий ретротранспозонов *mdg1*, *mdg2*, *copia*, а также *I* и *jockey* в гетерогенной линии дрозофил, подвергнутой ступенчатому

температурному воздействию в чувствительные периоды развития куколок. Позже этими же авторами был доказан феномен индукции транспозиций МГЭ *mdg2* и *B104* в нескольких изогенных линиях (Ратнер, Васильева, 1992а, б; Аникеева и др., 1994; Забанов и др., 1994) и изучены закономерности индукции. Позднее было установлено явление индукции транспозиций МГЭ *mdg2* в изогенной линии дрозофил  $\gamma$ -облучением (Забанов и др., 1995).

Наиболее изученным вариантом индукции транспозиций генетическими факторами являются дисгенные скрещивания в системах дисгенеза Р-М (Engels, 1989), I-R (Bucheton, 1990), H-E (Blackman, Gelbart, 1989). Кроме того, обнаружена генетическая нестабильность, ведущая к «транспозиционным взрывам» в отдельных клетках гаметного пути дрозофилы (Герасимова, 1990); вспышки транспозиций, сопровождающие перевод клеток тканей в клеточную структуру (Di Franco *et al.*, 1992). В ряде случаев показано, что частоты транспозиций и эксцизий возрастают при инбридинге, аутбридинге и особенно – при изогенизации линий. Так, С. Бьемон с соавторами (Biemont *et al.*, 1987; 1990) обнаружили «взрывы» транспозиций МГЭ *copia* и *P*-элемента в некоторых высокоинбредных линиях дрозофил. С. Ди Франко с соавторами (Di Franco, 1993) обнаружили избыточную гетерозиготность МГЭ *copia*, *gypsy*, *jockey* и *I* в инбредных линиях, объяснив этот факт возможной индукцией транспозиций мобильных элементов. Е.Г. Пасюкова с соавторами (Pasyukova *et al.*, 1988) и Л.З. Кайданов с соавторами (Kaidanov *et al.*, 1991) обнаружили индуцирующее влияние на транспозиции МГЭ инбридинга. В.А. Ратнер и Л.А. Васильева (Ратнер, Васильева, 1996) обнаружили весьма высокую индукцию транспозиций и эксцизий *mdg2* при изогенизации гетерогенных линий по трем большим хромосомам с помощью балансерной линии. Д.П. Фурман и Т.А. Бухарина (1996а, б) выявили у дрозофилы сильную индукцию транспозиций при повторной изогенизации по хромосомам 2 и 3. На линиях, длительное время селективируемых на изменение одной из компонент приспособленности дрозофил, это явление было также обнаружено Л.З. Кайдановым с соавторами (1994) для МГЭ *hobo*.

Таким образом, с одной стороны, феномен индукции транспозиций обнаружен, подтвержден на различных линиях дрозофилы и с различными МГЭ. Однако, с другой стороны, в некоторых исследованиях не выявлено увеличения скоростей индукции транспозиций при шоковом воздействии на самцов дрозофилы. Прежде всего, на наш взгляд, это связано с тем, что индукция транспозиций найдена исследователями не в каждой из анализируемых линий, не с каждым МГЭ и не для каждой обработанной особи (Biemont *et al.*, 1987; Arnault, Biemont, 1989; Arnault *et al.*, 1991; Biemont, 1993; Arnault, Dufournel, 1994; Guerreiro, Biemont, 1995).

Поэтому нам представляется актуальным считать полученные нами материалы обширных исследований по индукции транспозиций мобильных генетических элементов различными внешними стрессовыми факторами, такими, как температурный шок, пары этанола,  $\gamma$ -облучение, и физиологическими стрессовыми факторами (аутбридинг, инбридинг и процесс изогенизации в целом).

### Материалы и методы

В качестве объекта исследования использована гетерогенная лабораторная линия (*ri*<sup>C</sup>) *Drosophila melanogaster*, несущая мутацию *radius incompletus*, *ri*; 3-46,8сМ и несколько изогенных линий, выведенных из линии *ri*<sup>C</sup> с помощью балансерной линии *M5;Cy Pm;D Sb* (Ратнер, Васильева, 1996). Самцов из изогенных линий *Drosophila melanogaster* подвергали различным стрессовым воздействиям.

**1. Легкий тепловой шок (ЛТШ)** – однократное воздействие на самцов  $t = 37^\circ\text{C}$  в течение 1 часа.

**2. Тяжелый температурный шок (ТТШ)** – воздействие на самцов  $t = 37^\circ\text{C}$  в течение 1 часа, затем  $t = 4^\circ\text{C}$  в течение 1 часа. Процедуру повторяли трехкратно.

**3. Пары этанола** – самцов помещали в колбу, в которую подавали пары этанола в течение 1,5; 2 и 3 минут.

**4.  $\gamma$ -облучение** – самцов подвергали облучению дозами 3 Гр (2 час. 30 мин 120 Р/ч), 8 Гр (3 час. 20 мин, 230 Р/ч) и 30 Гр (4 час. 18 мин, 300 Р/ч). Облучение проводили на  $\gamma$ -установке «Кобальт-60».

**Изогенизацию** осуществляли путем перевода особей из контрольной гетерогенной линии *ri<sup>C</sup>* на изогенную основу с помощью предварительно выведенной нами балансерной линии *M5;Cy Pm;D Sb*, обладающей запирателями кроссинговера по трем большим хромосомам. В конечном итоге особи изогенной линии обладали удвоенным гаплоидным набором 3 больших хромосом, т. е. были полностью гомозиготны. Изогенизация сопровождалась контролем рисунка МГЭ *mdg2* на основных этапах этого процесса (аутбридинг и инбридинг). Первоначально было проанализировано 10 изогенных линий и в последующем было выведено еще 8 изогенных линий и проведен дополнительный анализ суммарно по 18 изогенным линиям.

**Выявление термочувствительных стадий сперматогенеза** осуществляли путем обработки самцов шоковой температурой на стадии митотических делений, роста сперматоцитов, стадии мейотических делений и стадии спермиогенеза.

Во всех случаях обработанных самцов скрещивали с необработанными виргинными самками той же изогенной линии и у потомков  $F_1$  анализировали рисунок МГЭ.

**Основными методами исследования паттернов** (рисунков) МГЭ являлись гибридизация *in situ* зондов, содержащих фрагменты ДНК МГЭ *mdg1* и *mdg2*. Фрагменты были встроены в вектор и мечены радиоактивной меткой ( $H^3$ -Т), и использован метод флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH).

**Скорость индукции** транспозиций МГЭ оценивали по формуле:

$$\lambda = \frac{\Delta n \times m}{n \times (m - n)},$$

где  $\lambda$  – скорость индукции транспозиций МГЭ на сайт, на геном, за поколение;  $\Delta n$  – среднее число возникших *de novo* транспозиций на выборку;  $n$  – число сайтов с копиями МГЭ в исходной изогенной линии до обработки;  $m$  – общее число позиций конкретного МГЭ в геномах всех линий: в гетерогенной линии *ri<sup>C</sup>* и в 18 изогенных линиях, выведенных из *ri<sup>C</sup>*. Так, минимальное число сайтов, в которых были обнаружены нами копии МГЭ *mdg2*, равное 86, а для *mdg1* – 84. Всего в экспериментах было проанализировано 975 давленных препаратов

слонных желез *Drosophila melanogaster*, из них 739 препаратов после стрессовой обработки и 236 препаратов контроля.

## Результаты и обсуждение

Общие итоги воспроизведения феномена индукции транспозиций МГЭ различными стрессовыми факторами представлены в табл. 1. Скорости индукции транспозиций были оценены в интервале значений при различных **стрессовых температурных воздействиях** от  $3,4 \cdot 10^{-2}$  до  $1,1 \cdot 10^{-1}$  на сайт, на геном, за поколение против  $3,3 \cdot 10^{-4}$ – $1,8 \cdot 10^{-3}$  спонтанных скоростей транспозиций в контрольных выборках. Как видно, такие значения скоростей транспозиций МГЭ в опытных выборках намного выше контрольных спонтанных транспозиций. Более того, следует заметить, что контрольные (спонтанные) оценки завышены вследствие того, что принимается предположение о возможности возникновения хотя бы одной транспозиции, несмотря на то, что в исходных выборках изогенных линий спонтанных транспозиций не обнаружено. Воздействие на самцов дрозофилы жестким температурным шоком увеличивает скорость транспозиций суммарно по двум экспериментам не менее чем на 2 порядка величин по сравнению с контролем и достигает 0,11 событий на сайт исходной изогенной линии, на спермий, за поколение. Это огромная величина, сравнимая только со скоростью транспозиций *P*-элемента при дисгенном скрещивании типа  $\text{♀M} \times \text{♂P}$ .

Таким образом, феномен индукции транспозиций при помощи жесткого температурного шока в изогенной линии дрозофил можно считать доказанным. Кроме того, были исследованы **стадии сперматогенеза у самцов** на предмет выявления наиболее «чувствительной» стадии к температурному воздействию (табл. 2). Из данных, представленных в табл. 2, видно, что как при тепловом, так и при холодном шоке все стадии сперматогенеза практически в равной степени «чувствительны» к шоковому температурному воздействию. Эти данные являются серьезным подтверждением того, что шоковая температура является фактором, активирующим транспозиции МГЭ.

**Пары этанола** индуцируют транспозиции МГЭ со скоростями, сопоставимыми с воз-

Таблица 1

Сводная таблица оценки скоростей индукции транспозиций МГЭ *mdg2*  
в контрольных линиях *Drosophila melanogaster* и после стрессового воздействия

| Изогенные линии       | Вариант                  | Число слюнных желез | <i>n</i> | $\Delta n$ | $\lambda$ – скорость транспозиций |
|-----------------------|--------------------------|---------------------|----------|------------|-----------------------------------|
| № 51                  | Без обработки (контроль) | 27                  | < 1      | < 0,037    | < $1,8 \cdot 10^{-3}$             |
|                       | ТТШ (1)                  | 54                  | 38       | 0,75       | $3,8 \cdot 10^{-2}$               |
|                       | ТТШ (2)                  | 85                  | 193      | 2,27       | $1,1 \cdot 10^{-1}$               |
|                       | Пары этанола:            |                     |          |            |                                   |
|                       | 1,5 мин.                 | 21                  | 8        | 0,38       | $3,7 \cdot 10^{-2}$               |
|                       | 2,0 мин.                 | 13                  | 12       | 0,92       | $6,9 \cdot 10^{-2}$               |
|                       | 3,0 мин.                 | 19                  | 10       | 0,53       | $6,2 \cdot 10^{-2}$               |
| № 49                  | Без обработки (контроль) | 167                 | < 1      | < 0,006    | < $3,3 \cdot 10^{-4}$             |
|                       | ЛТШ                      | 49                  | 30       | 0,61       | $3,4 \cdot 10^{-2}$               |
|                       | ТТШ                      | 312                 | 408      | 1,31       | $7,2 \cdot 10^{-2}$               |
|                       | $\gamma$ -облучение:     |                     |          |            |                                   |
|                       | 3 Гр                     | 42                  | 3        | 0,071      | $0,4 \cdot 10^{-2}$               |
|                       | 8 Гр                     | 52                  | 10       | 0,192      | $1,1 \cdot 10^{-2}$               |
|                       | 30 Гр                    | 44                  | 15       | 0,340      | $1,9 \cdot 10^{-2}$               |
| 10<br>изогенных линий | Контроль, $ri^C$         | 42                  | < 1      | < 0,024    | < $1,3 \cdot 10^{-3}$             |
|                       | 10                       | 10                  | 63       | 6,3        | $3,1 \cdot 10^{-1}$               |
| 18<br>изогенных линий | 18                       | 18                  | 138      | 7,67       | $3,8 \cdot 10^{-1}$               |

Примечание. ЛТШ – легкий температурный шок, ТТШ – тяжелый температурный шок; *n* – число новых позиций МГЭ на выборку;  $\Delta n$  – среднее число транспозиций МГЭ на один сайт, на геном, за поколение.

Таблица 2

Скорости индуцированных транспозиций *mdg1* после теплового (ТШ) и холодowego (ХШ) воздействия на разные стадии сперматогенеза у самцов *D. melanogaster*

| Скорости индукции   | Митотические деления  | Рост сперматоцитов  | Мейотические деления | Спермиогенез        |
|---------------------|-----------------------|---------------------|----------------------|---------------------|
| ТШ                  |                       |                     |                      |                     |
| $\Delta n$          | 1,4                   | 1,25                | 2,4                  | 1,8                 |
| $\lambda$           | $1,0 \cdot 10^{-1}$   | $8,9 \cdot 10^{-2}$ | $1,7 \cdot 10^{-1}$  | $1,3 \cdot 10^{-1}$ |
| ХШ                  |                       |                     |                      |                     |
| $\Delta n$          | 1,3                   | 1,6                 | 2,3                  | 1,4                 |
| $\lambda$           | $8,9 \cdot 10^{-2}$   | $1,1 \cdot 10^{-1}$ | $1,6 \cdot 10^{-1}$  | $9,6 \cdot 10^{-2}$ |
| Контроль, $\lambda$ | < $7,8 \cdot 10^{-3}$ |                     |                      |                     |

Примечание.  $\Delta n$  – среднее число транспозиций на сайт, на спермий, за поколение;  $\lambda$  – скорость индуцированных транспозиций, на сайт, на геном, за поколение.

действием температурным шоком, увеличивая скорость транспозиций до  $6,9 \cdot 10^{-2}$  на сайт, на геном, за поколение. Этот факт позволяет предположить, что в основе индукции транспозиций парами этанола лежат механизмы, сходные по своему действию с таковыми и при температурных воздействиях. Вероятнее всего, у дрозофилы существует общая система генерализованного ответа на стрессовые воздействия. Таким образом, этанол наряду с другими внешними стрессовыми факторами является достаточно сильным индуктором транспозиций МГЭ у дрозофилы.

**γ-облучение** является мощным мутагеном, вносящим существенный вклад в индуцированную изменчивость генов. В данном случае использованы различные дозы облучения самцов дрозофилы. Показано, что уровень индукции транспозиций γ-облучением является величиной, сопоставимой с индукцией того же МГЭ жестким температурным шоком. Кроме того, показано, что скорость индуцированных транспозиций нарастает с увеличением дозы облучения с  $0,4 \cdot 10^{-2}$  при дозе 3 Гр до  $1,9 \cdot 10^{-2}$  при дозе 30 Гр на сайт, на геном, за поколение, что на порядок величин выше спонтанного уровня транспозиций. Не исключено, что это аргумент в пользу представления о том, что главный механизм мутагенного действия γ-облучения тоже связан с инсерциями копий МГЭ. Однако индукция γ-облучением, вероятнее всего, не имеет отношения к системе ответа генома на температурный шок, а скорее, зависит от возникновения двуцепочечных разрывов ДНК и их «залечивания» копиями ретротранспозонов путем повышения точной репарации (Ивашенко и др., 1990; Dusaу *et al.*, 2000).

**Изогенизация** представляет собой многоэтапную процедуру: скрещивание особей из балансерной линии с особями из исходной гетерогенной линии *ri<sup>C</sup>* (аутбридинг); беккроссирование; отбор особей, содержащих удвоенный гаплоидный набор хромосом от особи из гетерогенной линии *ri<sup>C</sup>* (инбридинг). При пересчете среднего числа событий на изогенную линию получаем, что по 18 изогенным линиям в сумме по всем этапам изогенизации среднее число событий равно 7,7. Причем для аутбридинга это значение равно 3,8, для инбридинга 2,4. Кроме того, обнаружен весьма важный факт:

**балансерные хромосомы *M5;CyPm;D Sb*, считающиеся классическими облигатными запирателями кроссинговера, таковыми не являются.** И на другой генетической системе это явление было обнаружено также Д.П. Фурман и Т.А. Бухариной (1996а, б). Среднее число событий, приходящихся на двойной рекомбинационный перенос, равно 1,5. Иначе говоря, рекомбинационный перенос из балансерной линии (что не является процессом индукции транспозиций) составляет 20 % событий. Аутбридинг и инбридинг в сумме составляют 80 % индуцированных транспозиций МГЭ. Отметим, что примерно такие же события наблюдались и при анализе по 10 изогенным линиям: скорость транспозиций составляет  $3,1 \cdot 10^{-1}$ . При анализе 18 изогенных линий это значение практически не изменилось и составило  $3,8 \cdot 10^{-1}$  на сайт, на геном, за поколение.

Таким образом, феномен индукции транспозиций в ходе изогенизации тоже можно считать доказанным. Факторами, вызывающими транспозиции, прежде всего, следует считать аутбридинг, а затем инбридинг. Эти факторы, как и дисгенное скрещивание типа ( $\varphi M \times \sigma P$ ), являются внутренними физиологическими факторами. Двойной рекомбинационный перенос выступает в роли сопутствующего фактора при изогенизации. Сходные результаты были получены по транспозициям МГЭ *hobo* в генеративных клетках (Кайданов и др., 1994), а также по транспозициям этого элемента в соматических клетках дрозофилы (Коваленко и др., 2006).

Следует отметить, что индукция транспозиций МГЭ сопровождалась возникновением новой генетической изменчивости по полигенам, контролирующим экспрессию олигогенной мутации *radius incompletus*. Доказательством того, что транспозиции МГЭ являются источником дополнительного генетического разнообразия, служит успешный «генетический тренд» при разнонаправленной селекции по количественному признаку в изогенных линиях, предварительно подвергнутых шоковой температурной обработке (Ратнер, Васильева, 1992а; Васильева и др., 1998, 2007; Васильева, 2005; Антоненко, Васильева, 2006). Селекция по количественному признаку была эффективной и после обработки самцов дрозофилы γ-облучением, и это неудивительно, поскольку

γ-облучение всегда считалось жестким мутагеном. Однако выявление сопровождающих γ-облучение транспозиций МГЭ может означать, что мутагенность γ-облучения частично или полностью реализуется через индукцию транспозиций МГЭ. Оказалось также, что и пары этанола являются активатором транспозиций МГЭ, и обнаружение этого факта является важным аргументом при объяснении причин возникновения различных патологий у детей родителей, злоупотребляющих алкоголем.

Температурные шоковые воздействия всегда считались немутагенными. Однако наличие эффективного отклика количественного признака на отбор в изогенной линии после тяжелого температурного шока (ТТШ) говорит о том, что ТТШ индуцирует генетическую изменчивость полигенов (Nuzhdin, Mackay, 1995; Васильева и др., 1998; Mackay, 2002). В данном случае отклик на отбор в гомозиготной изогенной линии можно объяснить только индукцией транспозиций МГЭ, которые изменяют активность полигенов, контролируемых селективируемый признак. Модифицирующее влияние МГЭ на полигены, т. е. изменение их экспрессии, может быть причиной отклика на отбор количественного признака в изогенных линиях. В принципе аллели полигенов могут вносить положительный и отрицательный вклад в признак или быть нейтральными, т. е. по-разному откликаться на отбор в каждом из направлений селекции. Модифицирующий эффект должен проявляться только у отбираемых аллелей полигенов, т. е. по результату эквивалентно специфической локализации тех МГЭ, которые усиливают действие полигенов в направлении вектора отбора количественного признака.

Сравнительный анализ спектров транспозиций различными факторами – легким и тяжелым температурным шоком, γ-облучением, парами этанола и изогенизацией – выявляет их существенное сходство. В большинстве случаев оно касается участия сайтов, в которые чаще всего индуцируются МГЭ. Этот факт может означать, что существует некий молекулярный механизм, общий для разных индуцирующих факторов, который обеспечивает выбор сайтов-мишеней, доступных для внедрения МГЭ инсерций. В нашей системе исследований все транспозиции происходят в герминальных клетках самцов,

т. е. определяющую роль должны играть особенности упаковки хроматина в этих клетках. Так же важна структура самих сайтов-мишеней, где фермент интегразы (транспозазы) локализует инсерции (Sandmeyer *et al.*, 1990; Van Luenen, Plasterk, 1994). Согласно молекулярно-генетическим данным сайты-мишени ретротранспозонов содержат ТА-богатые последовательности, узнаваемые интегразой (Craigie, 1990; Sandmeyer *et al.*, 1990; Van Luenen, Plasterk, 1994). Так, у дрозофилы МГЭ 297 имеет сайт-мишень ТАТАТА, 17.6-АТАТ, *gypsy*-ТАСА, а МГЭ Tc1 нематоды имеет консенсус GAG/TA/GTAT/CG/CT. Р-элемент дрозофилы имеет консенсус сайтов-мишеней GGCCAGAC, узнаваемый транспозазой. Предполагается, что сайты-мишени, в которых чаще, чем в других сайтах, происходит встраивание МГЭ, имеют повышенную специфичность к белковому комплексу интеграции (Craigie, 1990).

Другая сторона проблемы – существенное возрастание скорости транспозиций при индукции. Это свойство, вероятнее всего, определяется регуляторной природой самих МГЭ, их способностью к мобилизации и репликации под воздействием внешних и физиологических факторов, воспринимаемых как сигналы. В центре внимания оказывается молекулярная система ответа генома на тепловой шок (Ratner, Vasilyeva, 1989). Предполагается, что эта система ответственна за индукцию транспозиций. Для этого необходимо, чтобы последовательности ДНК МГЭ содержали сайты рецепции регуляторного белка теплового шока (HSF). Такие сайты присутствуют в регуляторных зонах всех индуцируемых геномов системы теплового шока (Morimoto, 1993). Действительно, компьютерный поиск мотивов HSE и других сайтов ответа на тепловой шок в последовательностях ДНК ретротранспозона *Dm412* и у других мобильных элементов показал, что такие мотивы там есть, и они способны обеспечить подчинение инициации транскрипции МГЭ сигналу теплового шока (Ратнер, Амикишиев, 1996).

Однако система теплового шока не является узкоспециализированной. Известно, что это генерализованная система толерантности клеток к внешним и физиологическим стрессам (Lindquist, Craig, 1988). Она чувствительна к самым разнообразным стрессовым факторам:

ядам, детергентам, ионам тяжелых металлов, химическим веществам, этанолу, гипоксии, появлению дефектных белков при вирусном заражении и др. (McDonald, 1989; Ратнер, Васильева, 19926; Lindquist, Craig, 1998;). Поэтому следует ожидать, что индукция транспозиций может быть вызвана многими другими стрессовыми факторами. Действительно, П.Г. Георгиевым с соавторами (Набировкин и др., 1989, Georgiev *et al.*, 1990; Георгиев, 1991) было показано, что инсерционный мутагенез в отдельных майор-генах дрозофилы может быть индуцирован действием теплового шока, митомицином С и заражением онковирусами.

Hsp-белки в клетке выполняют роль «шаперонов», т. е. способствуют правильному сворачиванию и стабилизации других глобулярных белков (Craig, 1993; Hendrick, Hartl, 1993; Morimoto, 1993), в том числе устраняют дестабилизирующие последствия различных стрессовых воздействий на структуру белков. Субстратами для Hsp-белков являются белки с нарушенной конформацией, а сигналом синтеза Hsp-белков – их высокая концентрация в клетке (Ananthan *et al.*, 1986). Фактически система теплового шока откликается на любой стрессовый фактор, увеличивающий концентрацию глобулярных белков в клетке. Эта же гипотеза способна объяснить роль инбридинга, аутбридинга и изогенизации. Глубокий инбридинг должен сопровождаться гомозиготизацией и резким ростом концентрации всяких дефектных белков и в этой связи – резким падением жизнеспособности и включением системы ответа на температурный шок. Изогенизация фактически представляет собой комбинацию аутбридинга (скрещивание с балансерной линией) и последующего инбридинга, завершающегося в течение 2–3 поколений. В этих условиях концентрация дефектных белков резко возрастает. Если эти белки несовместимы с жизнеспособностью, то наступает инбредное вырождение. Такое явление действительно наблюдается при изогенизации.

Открытие стрессовой индукции транспозиций МГЭ дает новые возможности для понимания процесса эволюции популяций. Критические стрессовые условия существования популяций часто сопряжены с прохождением через стадию «бутылочного горлышка», которое может быть связано либо с массовым

вымиранием особей, либо с заселением новых экологических ниш по принципу «основателя». Стрессовые условия могут пережить те особи, у которых произошли генетические изменения в системе приспособленности, вызванные вспышкой индуцированных транспозиций МГЭ.

Таким образом, отклик генома на стрессовые воздействия, по-видимому, носит повсеместный характер. В таком случае систему разнообразных паттернов МГЭ можно рассматривать как универсальную геномную систему «мягкой» модификации полигенного контроля любых количественных признаков и в том числе признаков приспособленности (Maskau, 2002). Эта система столь же реальна и универсальна, как система SOS-репарации, гормонального контроля и др. Следовательно, МГЭ непосредственно участвуют в экспрессии и изменчивости признаков, селекции и эволюции. Наличие таких систем позволяет популяциям выживать в резко измененных условиях среды, а также они важны в селекции популяций и эволюции видов.

Работа поддержана грантом Президиума РАН «Динамика генофондов и биоразнообразие» № 11.4.1, грантом РФФИ № 06-04-48116.

## Литература

- Аникеева Н.В., Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Влияние теплового шока на транспозиции МГЭ *Dm412* в трех изогенных линиях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1994. Т. 30. № 2. С. 212–217.
- Антоненко О.В., Васильева Л.А. Изменение рисунка локализации МГЭ *mdg1* и *mdg2* при разнонаправленной селекции по количественному признаку в изогенной линии *Drosophila melanogaster* // Докл. РАН. 2006. Т. 406. № 2. С. 129–133.
- Васильева Л.А. Изменение системы жилкования крыла *Drosophila melanogaster* под воздействием температурного шока и селекции // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66. № 1. С. 68–74.
- Васильева Л.А., Антоненко О.В., Выхристюк О.В. Отклик геномного рисунка МГЭ412 на отбор по количественному признаку у *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 5. С. 341–349.
- Васильева Л.А., Юнакович Н., Ратнер В.А., Забанов С.А. Анализ изменений локализации МГЭ дрозофилы после селекции и температурного воздействия методом блот-гибридизации по Саузерну // Генетика. 1995. Т. 31. № 3. С. 333–341.

- Васильева Л.А., Бубенищикова Е.В., Захаренко Л.П., Ратнер В.А. Популяционная динамика отклика геномного паттерна МГЭ *Dm412* дрозофилы на отбор по количественному признаку // Генетика. 1998. Т. 34. № 7. С. 929–940.
- Георгиев П.Г. Роль мобильных генетических элементов в мутагенезе, индуцированном химическими и физиологическими агентами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 16 с.
- Герасимова Т.И. Транспозиционные взрывы, транспозиционная память и их возможное эволюционное значение // Молекулярные механизмы генетических процессов / Ред. А.А. Созинов, Н.Г. Шуппе. М.: Наука, 1990. С. 99–109.
- Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Множественная индукция транспозиций МГЭ *B104* тяжелым тепловым шоком у дрозофилы // Генетика. 1994. Т. 30. № 2. С. 218–224.
- Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Индукция транспозиций МГЭ *Dm412*  $\gamma$ -облучением в изогенной линии *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1995. Т. 31. № 6. С. 798–803.
- Иващенко Н.И., Гришаева Т.М., Богданов Ю.Ф. Влияние гамма-облучения на гониальные клетки *Drosophila melanogaster* в разных условиях гибридного дисгенеза // Генетика. 1990. Т. 26. № 11. С. 1969–1979.
- Кайданов Л.З., Мыльников С.В., Иовлева О.В., Галкин А.П. Направленный характер генетических изменений при длительном отборе линий *Drosophila melanogaster* по адаптивно важным признакам // Генетика. 1994. Т. 30. № 8. С. 1085–1096.
- Коваленко Л.В., Захаренко Л.П., Волошина М.А. и др. Поведение транспозонов *hobo* и *P* в нестабильной линии *Drosophila melanogaster* и ее производных после скрещиваний с лабораторной линией // Генетика. 2006. Т. 42. № 2. С. 748–756.
- Набирочкин С.В., Георгиева С.Г., Георгиев П.Г. и др. Инсерционные мутации, индуцированные в ген *yellow* *Drosophila melanogaster* микроинъекцией ДНК онкогенных вирусов в полярную плазму ранних эмбрионов // Докл. АН СССР. 1989. Т. 306. С. 1473–1475.
- Ратнер В.А., Амикишиев В.Г. Анализ мотивов функциональных сайтов МДГ-2 в обеспечении его возможных молекулярных функций // Генетика. 1996. Т. 32. № 7. С. 902–913.
- Ратнер В.А., Васильева Л.А. Мобильные генетические элементы (МГЭ) и количественные признаки у дрозофилы: факты и гипотезы // Генетика. 1992а. Т. 28. № 11. С. 15–27.
- Ратнер В.А., Васильева Л.А. Роль мобильных генетических элементов (МГЭ) в микроэволюции // Генетика. 1992б. Т. 28. № 12. С. 5–17.
- Ратнер В.А., Васильева Л.А. Индукция транспозиций и эксцизий мобильных генетических элементов у дрозофилы в процессе изогенизации // Генетика. 1996. Т. 32. № 7. С. 933–944.
- Фурман Д.П., Бухарина Т.А. Мобильные элементы генома дрозофилы как маркеры кроссинговера при изогенизирующих скрещиваниях с балансерной линией // Генетика. 1996а. Т. 32. № 9. С. 1291–1294.
- Фурман Д.П., Бухарина Т.А. Увеличение частоты перемещений *copia*-подобных элементов в процессе получения изогенных линий // Докл. РАН. 1996б. Т. 348. С. 711–715.
- Ananthan J., Goldberg A.L., Voelmy R. Abnormal proteins serve as eukaryotic stress signals and trigger activation of heat shock genes // Science. 1986. V. 232. P. 522–524.
- Arnault C., Biemont C. Heat shock do not mobilize mobile element in genomes of *Drosophila melanogaster* // J. Mol. Evol. 1989. V. 28. P. 388–390.
- Arnault C., Dufournel I. Genome and stress: reactions against aggressions, behavior of transposable elements // Genetica (Ned.). 1994. V. 93. P. 149–160.
- Arnault C., Heizmann A., Loevenbrck C., Biemont C. Environmental stress and mobilization of transposable elements in inbred lines of *Drosophila melanogaster* // Mutant. Res. 1991. V. 248. P. 51–60.
- Biemont C. Population genetics of transposable elements: a *Drosophila* point of view // Transposable Elements and Evolution / Eds J.F. McDonald. Dordrecht (Ned.): Kluwer Acad. Publs, 1993. P. 74–91.
- Biemont C., Aouar A., Arnault C. Genome reshuffling of the copia element in an inbred line of *Drosophila melanogaster* // Nature. 1987. V. 329. P. 742–744.
- Biemont C., Arnault C., Heizmann A., Ronssrray S. Massive changes in genomic location of *P* elements in an inbred line of *Drosophila melanogaster* // Naturwissenschaften. 1990. Bd. 77. S. 485–488.
- Biemont C., Vieira C. What transposable elements tell us about genome organization and evolution: the case of *Drosophila* // Cytogenet. Genome Res. 2005. V. 110. P. 25–34.
- Blackman R.K., Gelbart W.M. The transposable element *hobo* of *Drosophila melanogaster* // Mobile DNA / Eds D.E. Berg, M.A. Howe. Washington: Amer. Soc. Microbiol., 1989. P. 523–529.
- Bucheton A. I transposable elements and I-R hybrid disgenesis in *Drosophila* // Trends in Genet. 1990. V. 6. № 1. P. 16–21.
- Craig E.A. Chaperons: helpers along the pathways to protein folding // Science. 1993. V. 260. P. 1902–1903.
- Craigie R. Hotspots and warm spots: integration of retroelements // Trends in Genetics. 1990. V. 6. № 6. P. 187–190.
- Di Franco C., Pisano C., Fourcade-Peronnet F. et al. Evidence for *de novo* rearrangements of *Drosophila*

- transposable* elements induced by the passage to the cell culture // *Genetica* (Ned). 1992. V. 87. P. 65–72.
- Di Franco C., Galuppi D., Junakovic N. Genomic distribution of transposable elements among individuals of an inbred *Drosophila* lines // *Transposable Elements and Evolution* / Eds J.F. McDonald. Dordrecht (Ned.): Kluwer Acad. Pabls., 1993. P. 95–105.
- Ducau J., Bregliano J.-C., de La Roche Saint-Andre C. Gamma-irradiation stimulates homology-directed DNA double-strand break repair in *Drosophila* embryo // *Mutat. Res.* 2000. V. 460. № 1. P. 69–80.
- Engels W.R. *P*-elements in *Drosophila melanogaster* // *Mobile DNA* / Eds D.E. Berg, M.M. Howe. Washington: Amer. Soc. Microbiol., 1989. P. 437–484.
- Finnegan D.J. Transposable Elements // *The Genome of Drosophila melanogaster* / Eds D.L. Lindsley, G. Zimm. San Diego: Acad. Press, 1992. P. 1096–1107.
- Georgiev P.G., Korochkina S.F., Georgieva S.G., Gerasimova T.J. Mitomycin C induces genomic rearrangements involving transposable elements in *Drosophila melanogaster* // *Mol. Gen. Genet.* 1990. V. 220. P. 229–233.
- Guerreiro M.P.G., Biemont C. Changes in the chromosomal insertion pattern of the *copia* element during the process of making chromosomes homozygous in *Drosophila melanogaster* // *Mol. Gen. Genet.* 1995. V. 246. P. 206–211.
- Harada K., Yukushiro K., Mukai T. Transposition rates of mobile genetic elements in *Drosophila melanogaster* // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1990. V. 87. P. 3248–3252.
- Hendrick J.P., Hartl F.-U. Molecular chaperon functions of heat shock proteins // *Annu. Rev. Biochem.* 1993. V. 62. P. 349–384.
- Junakovic N., Di Franco C., Barsanti P., Palumbo G. Transpositions of *copia*-like elements can be induced by heat shock // *J. Mol. Evol.* 1986. V. 24. P. 89–93.
- Kaidanov L.Z., Bolshakov V.N., Tzzygvintzev P.N., Gvozdev V.A. The sources of genetic variability in highly inbred long-term selected strains of *Drosophila melanogaster* // *Genetica* (Ned.). 1991. V. 85. P. 73–78.
- Lindquist S., Craig E.A. The heat-shock proteins // *Annu. Rev. Genet.* 1988. V. 22. P. 631–677.
- McDonald J.F. The potential evolutionary significance of retroviral-like transposable elements in peripheral populations // *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations* / Ed. A. Fontdevila. Berlin e.a.: Springer-Verlag, 1989. P. 190–205.
- Mackay T.F.C. The nature of quantitative genetic variation for *Drosophila* longevity // *Mech. Ageing Dev.* 2002. V. 123. P. 95–104.
- Mobile DNA II // Eds N.L. Craig, R. Craigie, M. Gellert, A.M. Lambowitz. Washington: Amer. Soc. Microbiol., 2002. 1254 p.
- Morimoto R.T. Cells in stress: transcriptional activation of heat shock genes // *Science.* 1993. V. 259. P. 1409–1410.
- Nuzhdin S.V., Mackay T.F.C. The genomic rate of transposable element movement in *Drosophila melanogaster* // *Mol. Biol. Evol.* 1995. V. 21. P. 180–181.
- Pasyukova E.G., Belyaeva E.Sp., Ilyinskaya L.E., Gvozdev V.A. Outcross-dependent transpositions of *copia*-like mobile genetic elements in chromosomes of an inbred *Drosophila melanogaster* stock // *Mol. Gen. Genet.* 1988. V. 212. P. 281–286.
- Ratner V.A., Vasilyeva L.A. Mobile genetic elements and quantitative characters in *Drosophila*: fast heritable changes under temperature treatment // *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations* / Ed. A. Fontdevila. Berlin e.a.: Springer-Verlag, 1989. P. 165–189.
- Ratner V.A., Zabanov S.A., Kolesnikova O.V., Vasilyeva L.A. Induction of mobile genetic element *Dm412* transpositions in *Drosophila* genome by heat-shock treatment // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1992. V. 89. P. 5650–5654.
- Sandmeyer S.B., Hansen L.J., Chalker D.L. Integration specificity of retrotransposons and retroviruses // *Annu. Rev. Genet.* 1990. V. 24. P. 491–518.
- Strand D.J., McDonald J.F. *Copia* is transcriptionally responsive to environmental stress // *Nucl. Acids Res.* 1985. V. 13. P. 4401–4410.
- Van Luenen H.G.A.M., Plasterk R.H.A. Target site choice of related transposable elements *Tc1* and *Tc3* of *Coenorhabditis elegans* // *Nucl. Acids. Res.* 1994. V. 22. P. 265–297.
- Vasilyeva L.A., Zabanov S.A., Ratner V.A. *et al.* Expression of the quantitative character *radius incompletus*: temperature effects, and localization of mobile genetic element // *Sel. Evol.* 1988. V. 20. № 2. P. 159–180.

## INDUCTION OF MOBILE GENETIC ELEMENTS TRANSPOSITIONS IN *DROSOPHILA MELANOGASTER* GENOME BY DIFFERENT STRESS FACTORS

L.A. Vasilyeva, O.V. Antonenko, O.V. Vikhristyuk, I.K. Zakharov

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: ratner@bionet.nsc.ru  
Novosibirsk State University

### Summary

The induction rates of the mobile genetic elements (TE) on the isogenic lines of *Drosophila melanogaster* after the male treatment by stress factors: temperature shock (TS), hard temperature shock (HTS), ethanol vapor,  $\gamma$ -irradiation have been analyzed. Besides, the process of isogenation as a TE transposition activating factor has been investigated. It was shown that the stress is able to increase the TE transposition rate by 1–2 orders of magnitude in comparison with the spontaneous induction level. Thus, our maximum experimental estimation of the spontaneous induction rate of transpositions is  $3,8 \cdot 10^{-4}$ – $1,8 \cdot 10^{-3}$ , whereas the shock temperature stress increases the induction rate of transpositions up to  $1,1 \cdot 10^{-1}$  in site, per genome, for generation. The ethanol vapor (1,5–3,0 min) increases the rate of induction up to  $6,9 \cdot 10^{-2}$ ,  $\gamma$ -irradiation – up to  $1,9 \cdot 10^{-2}$ . However, the isogenation process proved to be the most powerful ( $\lambda = 3,1 \cdot 10^{-1}$ – $3,8 \cdot 10^{-1}$ ) in site, per genome, for generation inductor for transpositions. Thus it has been found experimentally that any one of the stress factors being analyzed is the inductor for transpositions of mobile genetic elements. The increase of induction rates of TE transpositions under stress factors provides the creation of additional genetic variety in the lines (populations) that can be important for the population surviving under the new ecological conditions and for selection and evolution as well.

**МИР ЭВОЛЮЦИОНИСТА ДЖУЛИАНА ХАКСЛИ**  
**(о книге: Я.М. Галл. Джулиан Сорелл Хаксли. 1887–1975.**  
**СПб.: Наука, 2004. 294 с.)**

Научные монографии в современной биологии подобны картинам с выцветающими красками. Они неумолимо блекнут вскоре после выхода под напором новых фактов быстротекущей жизни. Это сравнение мудреца-цитолога В.Я. Александрова в меньшей степени относится к книгам по истории науки. Здесь ситуация зачастую обратная. Историк науки подобен археологу. Он обращается к истокам и расчищает под наслоениями последующих знаний то, что было забыто, неправильно истолковано или стало научной мифологией.

Этим замечанием я хочу предварить свои впечатления о первой научной биографии выдающегося английского биолога, крупнейшего эволюциониста XX в. и организатора науки Джулиана Хаксли (1878–1975). Он руководил зоологическими кафедрами университетов Оксфорда и Лондона, был секретарем Лондонского зоологического и президентом Евгенического общества, стоял у истоков обществ по поведению животных, изучению эволюции, возглавлял Ассоциацию научных работников Великобритании. Хаксли проводил исследования в разных областях биологии: генетике, эмбриологии, динамике развития, орнитологии, поведении животных. Он в гораздо большей степени, чем другие биологи, способствовал синтезу разных направлений генетики, теории эволюции и систематики. Хаксли – автор многих научных и научно-популярных книг, по которым учились и приобщались к биологии во всем мире. Он проводил исследования и читал лекции в разных странах Европы, в США и Канаде. Он создавал музеи и заповедники в Африке. Наконец Дж. Хаксли известен как социальный мыслитель, культуролог, радетель науки и крупный государственный деятель, первый президент ЮНЕСКО.

Написать научную биографию, объемлющую все творчество ученого такого ранга – дерз-

венная и трудная задача. Ее достойно выполнил известный историк биологии Яков Михайлович Галл. Недаром его книга выходит и в Англии. Галл – признанный исследователь эволюционизма и популяционной биологии, лучший в России знаток истории дарвинизма. Несколько лет назад он подготовил новое академическое издание «Происхождения видов». Известны его историко-научные монографии о творчестве биологов-эволюционистов Г.Ф. Гаузе, В.Н. Сукачева.

При написании книги о Дж. Хаксли Я.М. Галл использовал многие архивные материалы, работал в центрах по истории науки Англии, Франции и США, общался с членами семьи Хаксли.

Джулиан Хаксли принадлежит к старинному роду, давшему Великобритании немало выдающихся деятелей (Галл, 2001). В семье и окружении Хаксли несомненно произошло накопление генов и традиций, сопутствующих рождению и становлению талантов. Аура деда, Томаса Хаксли, соратника Дарвина и страстного проповедника его учения, всегда сопровождала творчество Дж. Хаксли. Его родной брат Олдос Хаксли – всемирно известный писатель, автор знаменитой антиутопии 1930-х гг. «Этот дивный новый мир» и необычного эссе – исследования «Двери восприятия» (1954), которое возбудило научный интерес к изучению измененных состояний сознания под действием психотропных средств. Другой (сводный) брат – Эндрю Хаксли – стал лауреатом Нобелевской премии по физиологии. Таланты, подобно кристаллам, зарождаются и растут в среде, где один крупный талант служит «затравкой» для становления других.

Притягательность самого Дж. Хаксли как ученого и ментора была связана с поразительной широтой его биологических познаний, даром эволюционного фокусирования всех экспериментов и ярким концептуальным мышлением. С его именем связаны такие важные в биологии

и теории эволюции понятия, как артефакт, аллометрический рост, стасигенез, грады и клады, клинальная изменчивость, ритуализация. Хаксли был близок девиз: ничто человеческое мне не чуждо. «Словно какой-то демон владел мной, непрерывно направляя мою активность в разные стороны и не давая возможности кончить начатое: и это нетерпение, боюсь, вызывало раздражение у тех моих коллег, которые были склонны к систематическому подходу», – признавался он в мемуарах. Хаксли проявлял глубокий интерес к философии, истории культуры, психологии. С большим удовольствием он перечитывал Гомера и Горация на греческом и латыни. Добавим сюда общительность, культуру диалога и тонкое чувство юмора.

В 1912 г. в возрасте 25 лет Дж. Хаксли был приглашен в США, для того чтобы создать отделение биологии в Райс-университете в Хьюстоне. Для совместных исследований по генетике он приглашает молодого генетика Германа Меллера, который в 1945 г. получит Нобелевскую премию за открытие радиационного мутагенеза. Преподавая затем биологию в Оксфорде, Хаксли организует кружок из способных студентов (Г. де Бир, Ч. Элтон, А. Харди, Е. Форд, П. Медавар), все они стали впоследствии известными биологами и членами Королевского общества, а Питер Медавар получил Нобелевскую премию за исследования по иммуногенетике. В 1920-е гг. к Хаксли приезжает на стажировку из Австрии Конрад Лоренц, сооснователь этологии и также будущий лауреат Нобелевской премии.

Хотя Дж. Хаксли в Райс-университете был предоставлен карт-бланш, он, однако, вскоре почувствовал дискомфорт из-за прагматической системы образования, сложившейся в большинстве американских колледжей. Там считали «голые факты, даже достаточно тривиальные, более важными, нежели критический анализ проблемы». Хаксли, кроме того, становилось неуютно из-за отсутствия в Хьюстоне аристократического окружения, к чему он привык с детства. Любопытно, что сходный дискомфорт испытал оказавшийся в США в 1920-е гг. основатель строительной механики С.П. Тимошенко. Он столкнулся с тем, что студентов не учили получать решение задач в алгебраической форме, а его исследования в области сопротивления материалов считали

«ненужными измышлениями теоретиков, оторванными от практических приложений». В итоге начавшаяся вторая мировая война показала «всю отсталость Америки в деле организации инженерного образования», – писал Тимошенко. Лишь после войны правительство США стало усиленно поддерживать теоретические исследования в области технических наук (Российская научная эмиграция, 2001). Хотя Хаксли был в США всего три года, Райс-университет гордится его пребыванием там и хранит весь научный архив. В 1987 г. в 100-летний юбилей Хаксли университет провел международный симпозиум и издал его интересные материалы (Huxley, 1992b).

Дж. Хаксли, отмечает Я.М. Галл, был свойственен традиционный британский стиль теоретизирования в области глобальных проблем, «восходящий к естественной теологии», метафизические размышления над упорядоченной организацией природы и мира живых существ, чему самого Ч. Дарвина учил в Кембридже теолог У. Пэйли. Его книга «Естественная теология», вспоминая Дарвина, доставляла ему такое же эстетическое удовольствие, как и геометрия Евклида.

Хаксли описывает минуты экстатического слияния с Природой в период обучения в Итон-колледже: «Я смотрел на звезды и чувствовал какую-то сопричастность их безмерности. Радость наполняла мое сердце подобно откровению, убеждая, что красота природы как-то важна и для меня, и для мира... Особо ценными были минуты, когда я ощущал мистическое единение с Природой.... Меня постигало странное космическое видение, будто я способен заглянуть в центр земли и вобрать в себя ее содержимое, со всеми растениями и животными... В эти мгновения я словно растворялся во вселенной» (по: Huxley, 1970, Р. 55). Описание Хаксли поразительным образом напоминает откровения пушкинского пророка: «И внял я неба содроганье / И горный ангелов полет / И гад морских подземный ход / И дольней лозы прозябанье». Или известные строки Тютчева: «Не то, что мните вы, Природа / Не слепок, не бездушный лик / В ней есть душа, в ней есть свобода / в ней есть любовь, в ней есть язык». Свое преклонение перед естественной теологией природы Хаксли возвысил до проповеди

новой религии под названием «Эволюционный гуманизм», где место Творца занимает Эволюция.

Неиссякаемый натуралистический интерес и космическое мироощущение сопровождали Хаксли в его путешествиях по шести континентам. Два примера. Он живописует, как в 1930 г. был пленен красотой Большого Каньона в Колорадо, путешествуя на лошади вдоль глубокого обрыва, где желтые, красные, коричневые или цвета охры скалы свидетельствовали о миллионах лет осадочного процесса. Вид этого гигантского явления природы потряс его: нужно было время, чтобы воспринять реальность этой изумительной многокрасочной красоты, образованной зонами прошлых эпох. В конце 1965 г. в возрасте 78 лет Хаксли принимает приглашение института Вейцмана в Реховоте и совершает поездку в Израиль, в пустыню Негев, к Мертвому морю и «магическому оазису» Эйв-Геди. К благоговению перед ландшафтами и экосистемой Мертвого моря у натуралиста Хаксли, прекрасного знатока Библии, добавляется и сопричастность истории. Он карабкается по скалам к источнику, который низвергается почти вертикально с высоты 500 футов, где библейский царь Давид скрывался от преследований Саула. Здесь и повсюду Хаксли овладевает «оккультная мистика природы».

Свое последнее путешествие он совершил в 1971 г. уже в возрасте 84 лет в Африку, в Танзанийский Национальный парк, где хотел ознакомиться с работами молодых зоологов из знаменитого исследовательского центра в Серенгети по изучению миграций и брачного поведения животных. С помощью радиоворотника зоологи установили, что у львов брачный период происходит дважды в год и длится три дня, причем звери спариваются каждые 12 минут. Озадачившись вопросом, как животные переносят такую 3-дневную оргию, Хаксли приводит ответ: «Лев ходит взад и вперед полный одержимости, а львица кажется совсем безразличной; но зато потом, когда все кончено, она перекачивается на спину с экзотической улыбкой на морде» (Huxley, 1973, Р. 234). Тонкий юмор «без звериной серьезности» пронизывает все воспоминания Хаксли.

Влияние Хаксли на эволюционную биологию XX в. было глубоким и многосторонним.

Биолог-синтетист (термин Я.М. Галла) сумел свести воедино арсенал фактов и концепций в области изучения эволюции, накопленный в последарвиновское время вплоть до 1940-х гг., и опубликовать в 1942 г. знаменитую сводку «Эволюция: современный синтез» (Huxley, 1964). В 1940-м г., когда уже разгоралось пламя второй мировой войны, Дж. Хаксли удалось собрать плеяду блестящих эволюционных биологов (23 автора из пяти стран) в один международный коллектив и выпустить коллективную монографию «Новая систематика» (New Systematics). Уместно напомнить мнение патриарха современной ботаники академика А.Л. Тахтаджяна, что систематика есть «фундамент биологии, ее начало и конец... Без систематики мы никогда не поймем жизнь в ее изумительном многообразии». В круг авторов Хаксли привлек Н.В. Тимофеева-Ресовского, работавшего в то время в Германии, и Н.И. Вавилова с его, пожалуй, последней перед арестом и гибелью статьей «Новая систематика культурных растений».

По свидетельству А.Л. Тахтаджяна (редактора монографии Я.М. Галла), труд Хаксли по эволюции в 1948 г. был переведен на русский язык, рукопись под редакцией проф. В.В. Алпатова была сдана в издательство, но грянула погромная сессия ВАСХНИЛ – и все пропало. Это вдвойне горестно, ибо в этой сводке, как в никакой другой, широко цитируются работы российских биологов-эволюционистов: В. Алпатова, Л. Берга, Н. Вавилова, Г. Гаузе, Г. Дементьева, Н. Калабухова, А. Коротнева (статьи на немецком 1905–1912 г по байкальской фауне), С. Метальникова, А. Промптова, И. Рубцова, Е. Синской, В. Сукачева, Н. Тимофеева-Ресовского, А.Формозова, Б. Шванвича), и многие статьи по эволюционной генетике, среди их авторов Р.Л. Берг, С. Гершензон, Н. Дубинин, А. Зуйтин, Н. Ильин и Е. Ильина, Г. Карпеченко, А. Малиновский, Н. Соколов, Г. Тиняков и другие.

Обычно начало синтеза генетики и дарвинизма связывают с выходом в 1937 г. книги Ф.Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов». Однако теперь, после историко-научного анализа Галла, становится ясен приоритет Дж. Хаксли. Еще в 1936 г. он представил Британской ассоциации содействия науки специальный адрес под названием «Естест-

венный отбор и эволюционный прогресс». В сжатой форме в нем были рассмотрены самые важные на тот период проблемы эволюционной биологии. Адрес 1936 г. – предтеча знаменитой сводки 1942 г. «Ни одна их публикаций по эволюционной теории, вышедших в 30–40-х годах, не может сравниться со статьей Хаксли ... Из всех создателей эволюционного синтеза лишь Хаксли в адресе 1936 г. ушел от исключительно трансмиссивной (моргановской) традиции в генетике, которая доминировала в трудах Майра, Добржанского, Симпсона и Стеббинса», – заключает Галл.

Действительно, если в центре внимания большинства авторов была связь эволюции и генетики популяций, то Хаксли анализировал триаду «генетика–индивидуальное развитие – эволюция». В этом смысле и его Адрес, и книга 1942 г. предвосхитили современный этап теории эволюции, который ныне сокращенно именуют «Evo-Devo», или эволюционная биология развития. Пожалуй, только Р. Гольдшмит может в этом смысле сравниться с Хаксли. Недаром этих двух авторов связывала длительная переписка и параллелизм в подходах к описанию эволюции (Голубовский, Галл, 2003). Однако, если Гольдшмит в своей книге «Материальные основы эволюции» (1940) провел радикальные различия между микро- и макроэволюцией и акцентировал свое несогласие с неodarвинизмом, то Хаксли был склонен обсуждать и анализировать множественность путей эволюции и видообразования в дарвиновской парадигме.

В очерке-предисловии ко второму изданию своей книги Дж. Хаксли отмечал, что факты широкого распространения параллелизма и конвергенции вносят существенные изменения в теорию и практику систематики. Многие таксоны, писал Хаксли, могут быть одновременно и *клады* – филогенетические линии единого эволюционного ствола и *грады* – ансамбли форм, достигшие независимо и конвергентно сходного уровня организации (Huxley, 1964, Р. 22). Н. Воронцов (1999, С. 583) особо отметил большую важность для систематики введенного Хаксли подразделения на *клады* и *грады*. Ибо из-за неравномерности темпа эволюции и широкого распространения парафилии многие так называемые «естественные группы» на самом деле оказываются не ветвями единого ствола

(кладами), а уровнями (градами) – костистые рыбы, амфибии, рептилии, млекопитающие. И не исключено, что восхождение до уровня человека происходило независимо в разных ветвях.

Любопытный парадокс: после выхода книг Хаксли его слава как эволюциониста и теоретика биологии затмила результаты его ранних экспериментальных исследований, которые он вел в разных областях и которые всегда сопровождались концептуальными новациями. Многие из того, что впервые исследовал Хаксли, стало классикой современной биологии. Говорят, что когда работа становится классической, имя автора уже не цитируют. Так, уже трудно представить себе биологию без концепции и формулы аллометрического роста – детища Хаксли, результата его разносторонних опытных изысканий. Историко-научный анализ Галла раскрывает сложный генезис этой концепции, шлифовку смысла и терминологии, а также его важную роль в теории развития и эволюции.

Я уверен, что до монографии Я.М. Галла большинство биологов в России вряд ли представляло себе весь спектр экспериментально-теоретических исследований Дж. Хаксли, детально проанализированный историком и представленный в конце книги хронологическим списком его работ. Любопытно проследить за тематикой публикаций Хаксли по годам. К примеру, 1923-й г.: две статьи по экспериментальной эмбриологии (метаморфоз у амфибий), две – по ритуалу ухаживания у птиц, две – по генетике рачка-бокоплава и одна научно-популярная книга по биологии! 1927-й г. – 4 статьи по изучению относительных скоростей роста, исследования по влиянию температуры на скорость развития, статья о генах скорости развития у рачка-бокоплава и социо-философская книга «Религия без откровения». 1938-й г. – три концептуальные статьи по теории эволюции (введение понятия «клины» в систематику, о географической изоляции и видообразовании, о теории полового отбора), проблемный доклад на 8-м Орнитологическом конгрессе об окраске у птиц; серия научно-популярных книг «Наука о жизни» совместно с писателем Гербертом Уэллсом и его сыном.

Орнитология была его первой любовью, Хаксли остался ей верен на всю жизнь. В статье

1914 г. Хаксли приводит классический анализ ритуала ухаживания и любовных игр у большой поганки – вида водоплавающих птиц, у которых отсутствуют резкие внешние половые различия. Это, кстати, единственный образ из его исследований, который он любовно приводит в воспоминаниях. Хаксли обнаружил, что ритуальные игры между полами продолжают и после спаривания, преобразуясь в символы желания держаться парами. Ученый применяет к анализу поведения животных в естественной среде их обитания антропоморфные термины: *ритуал, смещенное поведение, символ, воодушевление, радостные эмоции*. Эта смелая концептуальная новация вошла в основание этологии – зарождающейся науки об эволюционном поведении животных.

Пионерские исследования Дж. Хаксли, по ретроспективной оценке К. Лоренца, позволили понять, как свойственные всем животным импульсы внутри- и межвидовой спонтанной агрессии погашаются, входят в безопасное русло и преобразуются в чисто символические церемонии, которые сплывают двух или большее число собратьев по виду. Назвав безо всяких кавычек этот процесс *ритуализацией*, Хаксли, согласно Лоренцу, «без колебаний отождествил культурно-исторические процессы, ведущие к возникновению человеческих ритуалов, с эволюционными процессами, породившими столь удивительные церемонии у животных. Если бы привычное не закреплялось и не становилось самостоятельным, если бы оно не возвышалось до священной самоцели, не было бы ни достоверного сообщения, ни надежного взаимопонимания» (Лоренц, 1998).

Историк науки Я.М. Галл склонен считать, что вряд ли какая-либо работа прошлого века по поведению животных в природе может сравниться со статьей Дж. Хаксли 1914 г. «по ее значению для биологии, социологии и психологии». Спустя полвека после этой классической статьи Британское Королевское общество организовало в 1965 г. конференцию по ритуализации поведения животных и человека. В ее труды, изданные под эгидой и с предисловием Хаксли, наряду с исследованиями этологов вошли статьи о ритуалах в танцах, драме и разговорной речи, в системе образования, в международных отношениях и религии.

В творчестве Хаксли гармонично сочетались натуралист и экспериментатор. После орнитологии и этологии его опытные устремления касались, прежде всего, экспериментальной эмбриологии и эволюционной биологии развития. Он проводил эти исследования на морских биостанциях в Неаполе (Италия) и Вудс Холле (Массачусетс, США). В зависимости от задачи Хаксли свободно выбирал объекты: дедифференцировка и регенерация у губок и асцидий, эффекты голодания и действия ядов на онтогенез гидроидов, действие температуры на ход развития у амфибий, проявление генов, влияющих на скорость развития у рачка-бокоплава, аллометрический рост мандибул у жука-олени и рост клешней у зеленого краба.

Галл акцентирует методологию Хаксли-биолога, который считал необходимым изучать любой биологический факт, любую особенность строения организма одновременно в трех взаимодополнимых аспектах. Во-первых, как орган устроен и как происходит тот или иной процесс. Во-вторых, адаптивно-функциональный аспект: функциональная роль данного органа или процесса на уровне организма или вида. В-третьих, исторический аспект, возникновение в ходе эволюции, видовое разнообразие, сравнительно-эволюционный анализ. К примеру, при изучении органа слуха можно анализировать архитектуру слуховых косточек в среднем ухе, передающих вибрацию барабанной перепонки к внутриушной жидкости. Далее следует изучать, как осуществляется функция слуха. Наконец, можно исследовать эволюционное происхождение этого органа, возникающего из внутренних участков верхней и нижней челюстей и гиоида (подъязычной кости). К этим трем ипостасям биологического факта последовательно Хаксли этолог Нико Тинберген добавил аспект онтогенеза. Такова специфика биологии по сравнению с другими науками и изучением других эволюционирующих систем (планетарных, химических, геологических).

Я.М. Галл подробно анализирует, какое большое значение в биологии развития и теории эволюции сыграли пионерские исследования Гольдшмита и Хаксли, впервые изучивших действие генов, влияющих на скорость роста. В формуле аллометрии Хаксли сопоставлялись не размеры, а относительные скорости роста

разных органов. Эти работы во многом сформировали положение, что каждый ген должен действовать в ходе развития в определенное время, в определенном месте и надлежащим образом. Таков был ясный вывод Хаксли в сводке 1942 г. о том, что: «... большинство генов влияет на скорость, время наступления, продолжительность и тип развития, создавая основу эволюционной изменчивости в каждом из этих направлений» (Huxley, 1964, P. 555).

В 1920 г. Хаксли провел вызвавшие большой ажиотаж в газетах опыты по метаморфозу амфибий. Он обнаружил, что добавление экстракта щитовидной железы быка аксолотлю – водной личинке мексиканского вида саламандры – возобновляет метаморфоз, животное преобразуется во взрослую сухопутную форму. В опытах Хаксли новым было то, что гормональный фактор, индуцирующий метаморфоз у амфибий, не был видоспецифичен, более того, он был взят из эволюционно далекой группы. Хаксли, отмечает Галл, инициировал целую программу исследований по регуляции блоков развития и роли неотении в эволюции. Неотения, или задержка общего развития на ювенильной стадии при нормальном темпе развития органов размножения, оказалась широко распространена в эволюции самых разных групп животных и растений.

Сохранение ювенильных признаков предковых форм (фетализация) в ходе взросления весьма характерно и для эволюции человека. У детенышей обезьян нет волос на теле, отсюда метафора: человек – голая обезьяна. Гимен, или девственная плева, – признак, наблюдаемый в эмбриогенезе половой системы ряда млекопитающих. Удлинение эмбриогенеза и замедление взросления, полагал Хаксли, были решающими факторами антропогенеза, что давало возможность длительного обучения и психосоциальной или культурной эволюции. Здесь можно вспомнить замечание Эйнштейна, что своим открытиям он обязан сохранению детской способности удивляться и задавать простые вопросы.

За последнее десятилетие произошел взрыв работ в области биологии развития, которая получила название «эпигенетика». Эта ветвь в середине 1990-х гг. образовалась при слиянии двух полунезависимых потоков исследований.

В каждом из них семантика термина различалась (Голубовский, Чураев, 1997). И в этой связи недавно было обращено внимание (Haig, 2004) на полувекковой давности пророческую заметку Хаксли (1956). Прилагательное «эпигенетический» давно бытовало в биологии при обсуждении дилеммы «преформация – эпигенез». Но термин «эпигенетика» ввел в начале 1940-х гг. известный эмбриогенетик К. Уоддингтон для изучения всех каузальных процессов, которые ведут от генотипа к фенотипу. Этот концепт он развил в сводке «Принципы эмбриологии», вышедшей в 1956 г. Хаксли не только первым оценил важность нового термина, но и прямо назвал свою рецензию «Эпигенетика» (Huxley, 1956), сожалея, что сам Уоддингтон не решился так назвать свою книгу. Иногда удачный термин, по Хаксли, подобен знамени, под которым сразу собирается новое научное движение, как это произошло в случае терминов «генетика» и «ген» в начале XX в.

В своей заметке полвека назад Хаксли пророчески определил наиболее важные аспекты эпигенетики: изучение механизмов клеточной судьбы и переключения наследственных программ, изучение регенерации как сугубо телеологического феномена, изучение клеточной дедифференцировки и ракового роста, анализ запрограммированной в онтогенезе гибели клеток. Кстати, последнее направление получило взрывное развитие с начала 1990-х гг. как раз изобретением нового термина «апоптоз» (греч. «листопад») – в полном соответствии с историко-научным выводом Хаксли. Жаль, что важная заметка Хаксли осталась незамеченной и не включена в список его работ, приведенный в монографии.

Одним из направлений творческой активности эволюциониста Хаксли была евгеника. В книге обстоятельно анализируется динамика евгенических взглядов Дж. Хаксли. Галл не уходит от острых углов и сложностей в обсуждении этой проблемы. Напротив, именно эта сложность привлекает его как историка науки. Ибо «на примере одного ученого можно видеть взаимодействие таких совершенно различных и порой несовместимых идей, как индивидуализм, коллективизм, социальное планирование, либеральная политика, теория эволюции и генетика» (Галл, 2004, С. 241). В 1920-е гг., заме-

чает историк, Евгеническое общество Англии представляло собой «великолепное собрание», на заседаниях которого шли дискуссии между естествоиспытателями, социологами, экономистами, реформаторами. Хаксли стал активным деятелем общества в период, когда четвертый сын Дарвина, Леонард, был его президентом (1911–1928). С 1959 по 1962 гг. Хаксли сам был избран президентом этого общества. Он заражал всех своим энтузиазмом и романтическим соблазном возможности улучшения человечества. С разрывом в 25 лет он прочел две программные Гальтоновские лекции – в 1936 г. и в 1962 г. Вторая лекция вошла в сборник его статей «Эволюционный гуманизм», вышедший в 1964 г. и переизданный в 1992 г. в серии «Great Minds», или «Великие мыслители» (Huxley, 1992).

В 1920-е гг. увлечение евгеникой и соблазн быстрых социальных решений были подобны духовной эпидемии. Ей оказались подвержены многие замечательные генетики: Н.К. Кольцов, Ю.А. Филипченко, друг Хаксли Г. Меллер. Разочарование в этом воплощено в блистательной метафоре М. Булгакова в «Собачьем сердце». Профессор Преображенский горестно восклицает: «... Я заботился о другом, о евгенике, об улучшении человеческой породы... Вот что получается, когда исследователи вместо того чтобы идти ощупью и параллельно с природой, форсируют вопрос... На, получай Шарикова и ешь его с кашей... Зачем надо искусственно фабриковать Спиноз, когда любая баба может родить его когда угодно». Позитивная евгеника («фабрикация Спиноз») – непредсказуемый и опасный соблазн. Однако следует ясно сознавать, что одно из основных положений негативной евгеники – необходимость мутационной защиты генофонда – сыграло решающую роль в запрещении на мировом уровне атмосферных ядерных испытаний. Главным доводом стал принятый в рамках ООН в конце 1950-х гг. тезис, который сформулировал коллега и единомышленник Хаксли, открыватель радиационного мутагенеза Г. Меллер: наследственное вещество человечества есть его самое ценное и невозполнимое достояние.

Евгенический подход Хаксли был основан на знании эволюции, на желании следовать ее принципам, т. е. идти «параллельно с природой». Его лекция 1962 г. так и называлась

«Евгеника в эволюционной перспективе». В системе воззрений Хаксли эволюции человека отводилось особое место. Во вдохновенной статье «Возникновение дарвинизма» (Huxley, 1992a, Р. 9–34) Хаксли назвал недостатком концепции Дарвина непризнание им «радикальных различий» между человеком и животными и глубокого несходства в характере их эволюции. Хотя Дарвин считал человека высшим достижением эволюции, он не делал резких отличий между ним и высшими приматами, сводя все к постепенному отбору. Это в свое время вызвало справедливые возражения А. Уоллеса, соавтора теории естественного отбора.

Эволюцию в самом общем виде Хаксли определяет как «естественный процесс необратимых изменений, который создает новации, разнообразие и усложнение организации». Вслед за космической (неорганической) эволюцией он выделяет биологическую, а затем *психосоциальную* эволюцию, свойственную только человеку. Он даже вводит специальный термин «психическая энергия», или психэргия (*psychergy*), для основного движущего фактора человеческой эволюции. Если биологическая эволюция основана на самовоспроизведении наследственного вещества, то эволюция человека основана на самовоспроизведении и передаче достижений разума («self-reproducing mind»). Этот оригинальный концепт Хаксли развил затем зоолог и популяризатор Р. Докинс (R. Dawkins), введя понятие «мим» по аналогии с понятием «ген». Мим – это любой элемент человеческой культуры, любой стереотип поведения, который передается в ряду поколений.

Хаксли считал названия двух основных книг Дарвина неудачными. Вместо «Происхождение видов» и «Происхождение человека», по его мнению, лучше были бы названия «Эволюция организмов» и «Восхождение человека» (Huxley, 1992, Р. 27). Эволюция – это прогрессивное восхождение к ее психосоциальному этапу, к человеку – таково было общее видение Хаксли. Многие крупные эволюционисты резко оппонировали (и оппонировуют!) этому представлению, называя понятие «прогресс» темным и запутанным. К. Бэрлоу собрал специальное интересное сопоставление дебатов по этому поводу (Barlow, 1995). Вот, к примеру, страстное, как всегда, оппонирующее мнение

С. Гулда: «Прогресс – это вредная, укорененная в культуре, непроверяемая, не операциональная и запутанная идея, которую следует заменить, если мы хотим что-либо понять в истории». С этой страстной инвективой вряд ли можно согласиться.

Дж. Хаксли относил к эволюционному прогрессу такого рода улучшения организации, которые «позволяют или облегчают возможность последующих улучшений» (non-restrictive improvement, permitting further improvement) (Huxley, 1953). А. Тахтаджян развил этот тезис в рамках более общих представлений о принципах организации и трансформации сложных систем. Системный прогресс – это возникновение структурных и функциональных изменений, которые ведут к усовершенствованию всей системы. Бесспорными случаями эволюционного системного прогресса можно считать происхождение эукариотической клетки, возникновение полового процесса, многоклеточности, фотосинтеза, центральной нервной системы, развитие коры больших полушарий мозга. А в рамках психосоциальной эволюции – открытие огня, возникновение языка, изобретение колеса, земледелия, технологические и информационные новшества, от письменности до мировой интернетной сети (Тахтаджян, 1998, С. 98).

Дж. Хаксли нашел своего эволюционного единомышленника в работах католического мыслителя и антрополога Т. де Шардена, который в 1925 г. предложил концепцию «ноосферы». Они были лично знакомы. Атеист Хаксли подготовил английское издание посмертной книги Т. де Шардена «Феномен человека». Хаксли испытывал, как совершенно точно замечает Галл, «буквально мистическое отношение к его трудам». Удивительно бережно и трепетно шаг за шагом он постигает и комментирует ход мысли Шардена, вплоть до того момента, где концепты атеиста и католического мыслителя расходятся. Т. де Шарден рассматривал восхождение к человеку как закономерный, поступательный ход эволюции в направлении усложнения организации, ускорения темпа и развития психики или «гоминизации». В человеке эволюция «осознает себя», создавая сферу разума (ноосфера) и восходя в будущем к некоей гиперперсональной точке Омега – слияние с Творцом или Христом. Этот финал смущал ате-

иста Хаксли и оставался ему неясным. Но оба мыслителя были согласны в главном: человек – единственный вид, который вышел за рамки биологической эволюции.

На основе этой эволюционной перспективы Хаксли подходил и к евгенике. Он видел в ней «не только науку о сохранении человека, но и науку о сохранении человечества в единстве с биосферой, – пишет Я.М. Галл. Историк справедливо называет Хаксли «Мальтусом XX века» за его эволюционное обоснование необходимости контроля над рождаемостью и глобальной популяционной политики. Сейчас нередка метафора, что Земля подобна космическому кораблю с ограниченными ресурсами и численностью экипажа. Для всех видов численность регулируется биологическими и ресурсными ограничениями. Человек вышел за пределы этих ограничений (constraints). И его будущее стало туманно и апокалиптически. Ни о каком единстве человека с природой, ни о каком раскрытии человеческих способностей не может идти речь в перенаселенном космическом корабле Земля.

Еще в 1920-е гг. подобные взгляды считались кощунством, и Хаксли получил порицание за их публичное высказывание в передачах британского радиовещания. Однако ученому было свойственно качество пророка: бесстрашие в поисках истины, в ее проповеди и отстаивании. Став Генеральным директором ЮНЕСКО, он расширил идею планирования семьи до прикладного воплощения. В лекции 1962 г. Хаксли напоминал, как на протяжении его жизни изменилась ситуация в этой области. Активистка контроля над рождаемостью М. Сэнджер оказалась в 1917 г. в тюрьме. Но уже в конце 1920-х гг. она возглавила американскую Лигу контроля над рождаемостью, а в 1961 г. была признана одной из самых выдающихся женщин США. В середине XX в. контроль над рождаемостью стал важным аспектом социальной, экономической и культурной политики разных стран и ООН. Здесь возникают трудные дилеммы. Стремительный рост народонаселения Африки и Азии сводит на нет все меры экономической помощи их населению. Получается, что при отсутствии контроля над рождаемостью снижение детской смертности за счет экономической помощи и современной медицины усложняет проблему. Хаксли полагал возможным оказывать помощь

афро-азиатским странам только при условии введения ими контроля над рождаемостью.

По своим взглядам на общественную историю Дж. Хаксли был социалист, сторонник планирования и активной роли государства в регуляции экономики, науки и культуры. Его, как и многих английских интеллектуалов, в 1920–1930-е гг. привлекал в этом отношении рекламируемый опыт советского социализма. Он дважды приглашался с визитом в СССР – в 1931 и в 1945 гг. на торжества по случаю 220-летия Академии наук СССР. Первую поездку организовал Н. Бухарин, приславший специально за Дж. Хаксли и группой других ученых пароход. Поддержка науки государством произвела на Хаксли сильное впечатление, и он в написанной по возвращении книге отмечал, что Советская Россия на самом деле имеет ряд преимуществ перед другими странами, и неплохо этим странам кое-чему у нее поучиться (Галл, 2001).

Вместе с тем, как иронически замечает Галл, «усилия властей СССР по пропаганде достижений советской науки и советского строя не знали границ. Желаемый эффект, по крайней мере для внутренней пропаганды, был получен: западные ученые стали говорить примерно то, что от них ожидалось». В этом смысле характерен эпизод с Б. Шоу, активным членом Фабианского общества пропаганды мирного перехода к социализму. Шоу в его 75-летний юбилей в 1931 г. (одновременно с Хаксли) устроили потемкинскую поездку по СССР, скрывая голод и ужасы коллективизации. Вернувшись, драматург стал в серии радиолекций в Англии и США активно защищать и прославлять коллективизацию как «очевидец» ее успехов.

Дж. Хаксли все же сохранил критический настрой. В 1945 г., приехав на торжества АН СССР, он добивался беседы с Т. Лысенко, стремясь лично оппонировать «биологическому вздору» этого фанатика и «Саванаролы от науки». Хаксли удалось попасть на публичную лекцию Лысенко, где тот объяснял свою теорию оплодотворения и расщепление 3 : 1 как «отрыжку» рецессивных форм. Хаксли вспоминает, не называя имени, что на эту лекцию им дали «хорошего переводчика женщину-биолога». Теперь мы знаем, что ею оказалась генетик Раиса Львовна Берг, оставившая красочное

воспоминание об этом эпизоде. «Я очутилась в свите Гексли... Гексли и Эшби пригласили меня на лекцию Лысенко, специально организованную по случаю торжеств... Лысенко показывал снопы и говорил хриплым лающим голосом... Отлично помню вопросы, которые ему задал Гексли, и ответы Лысенко. Один из вопросов гласил: “Если нет генов, как объяснить расщепление?”. “Это объяснить трудно, но можно”, – сказал Лысенко. – Нужно знать мою теорию оплодотворения... После доклада два немолодых джентльмена, два сдержанных англичанина сперва в замешательстве посмотрели друг на друга, вскинули руки на плечи друг друга и захохотали.» (Берг, 1983, С. 101–103). Впоследствии Хаксли опубликовал заметку в журнале «Nature», где признал, что наука в СССР перестает быть областью международного сотрудничества, свободного поиска истины, так как она подчинена идеологии и поддерживается коммунистической системой.

В 1930 г. журнал «Spectator» провел опрос с просьбой назвать пять лучших умов Великобритании. Дж. Хаксли оказался в этом конкурсе на 16-м месте, Э. Резерфорд на 24-м, а Б. Рассел – на 25-м. Теперь, благодаря труду и монографии Я.М. Галла, мы можем составить полное представление о творческом пути и об эволюционном мире одного из самых замечательных биологов, деятелей науки и интеллектуалов XX в. С сожалением отмечу недостаток в книге такого ранга, вышедшей в академическом издательстве, – отсутствие предметного и именного указателей, а также некоторые курьезные опечатки («темные «аллели», вместо «аллеи» и др.).

## Литература

- Берг Р.Л. Суховой. Воспоминания генетика. N.Y.: Chalidze Publications. 1983. 335 с.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс, 1999.
- Галл Я.М. Джулиан Хаксли: творческий образ и эволюционная биология // Информ. вестник ВОГиС. 2001. № 17. С. 15–21.
- Галл Я.М. Джулиан Сорелл Хаксли 1887–1975 / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб: Наука, 2004. 294 с.
- Голубовский М.Д., Галл Я.М. Гольдшмит и Дж. Хаксли. Творческие параллели // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64. № 6. С. 510–518.

- Голубовский М. Д., Чураев Р.Н. Динамическая наследственность и эпигены // Природа. 1997. № 4. С. 16–25.
- Лоренц К. Обратная сторона зеркала. М.: Республика, 1998. 493 с.
- Российская научная эмиграция. Двадцать портретов. М., 2001. С. 112–127.
- Тахтаджян А.Л. Principia tektologia. Принципы организации и трансформации сложных систем: Эволюционный подход. С.-Петербург, 1998. 114 с.
- Barlow C. Evolution Extended. Biological Debates on the Meaning of Life. Cambridge Mass: MIT Press., 1995.
- Haig D. The (Dual) origin of Epigenetics // Cold. Spring Harbour Symp. Quant. Biol. VLXIX . 2004. P. 1–4.
- Huxley J. Evolution in Action. London: Chatto and Windus, 1953.
- Huxley J. Epigenetics // Nature. 1956. V. 177. P. 807–880.
- Huxley J. Evolution. The Modern Synthesis. Second ed. N.Y.: John Wiley and sons, 1964. (With new introduction by the author).
- Huxley J. Memoires. V. I. N.Y.: Harper and Row, Publishers, 1970. V. I. 296 p.
- Huxley J. Memoires. V. II. London: Allen and Unwin Ltd., 1973. 270 p.
- Huxley J. Evolutionary Humanism. N.Y.: Prometheus Books, 1992a.
- Huxley J. Biologist and Statement of Science. Houston. Rice Univ. Press, 1992b.

**М.Д. Голубовский**

СПб филиал Института истории естествознания  
и техники РАН, С.-Петербург

## 80 ЛЕТ ИЗВЕСТНОМУ ГЕНЕТИКУ ПШЕНИЦЫ КРУПНОВУ ВАСИЛИЮ АНАНЬЕВИЧУ

3 августа 2007 г. исполнилось 80 лет выдающемуся генетику пшеницы Крупнову Василию Ананьевичу. Он родился в с. Большая Таволожка Пугачевского района Саратовской области. Свою трудовую деятельность он начал в 1945 г. после окончания сельскохозяйственного техникума участковым агрономом МТС в Саратовской области и с тех пор вся его деятельность тесно связана с сельским хозяйством. С 1960 г. и по настоящее время работает в ГНУ «Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Россельхозакадемии» (г. Саратов). Был заместителем директора по научной работе, заведующим лабораторией генетики и цитологии, а в настоящее время занимает должность главного научного сотрудника института. Василию Ананьевичу принадлежит заслуга в возрождении исследований по генетике растений в НИИСХ Юго-Востока, которые были прерваны в 1937 г. Он основал уникальную научную школу по генетике пшеницы, которая плодотворно сочетает генетические исследования, широко известные в стране и за рубежом, с решением практических задач селекции.

Широкую известность получили работы коллектива отдела генетики и цитологии, возглавляемого В.А. Крупновым, по действию генов фертильности у пшеницы при ГМС и ЦМС, по созданию наборов модельных почти изогенных линий пшеницы и на их основе изучению агрономической роли генов, детерминирующих такие признаки, как выполненность соломины, опушение листа (у твердой пшеницы), остистость колоса, окраска зерна и колосковых чешуй, содержание в зерне белка, реакция на фотопериод, высота растений, устойчивость к вредителям и возбудителям заболеваний. Совместно с сотрудниками отдела генетики Василий Ананьевич перенес в генофонд саратовских сортов мягкой пшеницы ценные гены от различных видов пырея, эгилопса, ржи и

других сородичей. Это позволило поднять на новый уровень селекцию пшеницы на продуктивность и качество зерна, устойчивость к листовой ржавчине, мучнистой росе, вирусам, жаре, засухе. Исследования В.А. Крупнова и его коллег были признаны не только в России, но и за рубежом. Василий Ананьевич лично побывал во многих научных центрах мира (Сирия, Франция, Канада, Япония и др.), наладив там деловые и дружеские контакты со знаменитыми селекционерами и генетиками, а главное – изучил мировые приоритеты в генетической и селекционной работе. Благодаря этим связям



В.А. Крупнов, Л.И. Лайкова, Ю.В. Лобачев. Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова.

отдел генетики и цитологии обменивается не только новейшей информацией, но и генетическим материалом.

Василий Ананьевич – профессор кафедры биотехнологии, генетики и селекции Саратовского государственного аграрного университета им. Н.И. Вавилова. В 1997 г. он был удостоен звания «Соросовский профессор». В течение ряда лет был экспертом ВАК. В.А. Крупнов подготовил 35 кандидатов наук, из которых 7 стали докторами наук и основали свои научные школы. Успешно ведут селекцию растений в Самарском НИИСХ доктор наук А.А. Вьюшков, на Ершовской станции орошаемого земледелия – кандидат наук А.И. Пархоменко, на Краснокутской селекционной станции – доктор наук Н.И. Германцева (по нуту) и кандидат наук Л.А. Германцев (по пшенице), в ГНУ НИИСХ Юго-Востока – доктора наук С.Н. Сибикеев (зав. отделом генетики и цитологии), А.И. Прянишников (зам. директора ГНУ НИИСХ Юго-Востока), кандидат наук Р.Г. Сайфуллин (зав. лабораторией селекции и семеноводства яровой мягкой пшеницы). Возглавляют кафедры и готовят научные кадры доктора наук: профессора В.Ю. Горбунова в Башкирском университете и Ю.В. Лобачев – в Саратовском СГАУ. Широко известны в нашей стране и за рубежом работы по генетическим ресурсам доктора наук С.П. Мартынова, работающего во ВНИИ растениеводства.

В.А. Крупнов – член ВОГиС со дня основания общества. Многие годы руководил Волжским отделением ВОГиС, состоял членом президиума и центрального совета

ВОГиС, руководил генетическим семинаром в г. Саратове.

В.А. Крупнов – соавтор свыше 260 отечественных и зарубежных публикаций. Основной принцип в его работе – это сочетание теоретических исследований с проверкой их на практике. Благодаря этому подходу под его руководством отдел генетики и цитологии ГНУ НИИСХ Юго-Востока создал ряд ценных и сильных сортов яровой мягкой пшеницы, среди которых Л503, Л505, Белянка, Добрыня, Фаворит и другие, которые занесены в Госреестр селекционных достижений РФ для использования в Нижневолжском, Средневолжском, Уральском и других регионах. Эти сорта обладают высоким качеством зерна, устойчивостью к комплексу болезней и пользуются спросом у хлеборобов. Многие из экспериментальных линий пшеницы, созданных отделом генетики и цитологии, вошли в родословные районированных сортов, выведенных в других селекционных учреждениях страны, среди них Волгоуральская, Самсар, Альбидум 31, Прохоровка и др. Посевные площади под сортами, созданными в отделе генетики и цитологии под руководством В.А. Крупнова, составили свыше 1,2 млн гектаров. За свою плодотворную деятельность Василий Ананьевич награжден орденом Почета, медалью «Ветеран труда», Золотой медалью имени Н.И. Вавилова, бронзовой медалью ВДНХ СССР, ему присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки РФ».

Желаем юбиляру крепкого здоровья, долгих лет творческой работы и дальнейших успехов.

**С.Н. Сибикеев, С.А. Воронина, А.Е. Дружин, Т.Д. Голубева, Т.В. Калинцева**  
Отдел генетики и цитологии ГНУ НИИСХ Юго-Востока, Саратов

## ЧТЕНИЯ, ПОСВЯЩЕННЫЕ ПАМЯТИ В.И. КОРОГОДИНА И В.А. ШЕВЧЕНКО

28 мая 2007 г. в Москве в Институте биохимической физики им. Н.М. Эмануэля РАН состоялись первые чтения, посвященные памяти двух крупных российских ученых: В.И. Корогодина и В.А. Шевченко. Организаторами чтений выступили: кафедра генетики МГУ, Медицинский радиологический научный центр РАМН, Научное общество «Биосфера и человечество» им. Н.В. Тимофеева-Ресовского, Научный совет по проблемам радиобиологии РАН, Объединенный институт ядерных исследований, ФГУП Государственный НИИ генетики и селекции промышленных микроорганизмов, Всероссийский НИИ сельскохозяйственной радиологии и агроэкологии РАСХН.

Доктор биологических наук, профессор Владимир Иванович Корогодина (1929–2005 гг.) был учеником Н.В. Тимофеева-Ресовского и посвятил свою жизнь исследованиям восстановления клеток от повреждений, мутационному процессу, количественной радиобиологии, анаэробному гликолизу и терапии рака, роли генома в эволюции, радиологической емкости экосистем и информатике, расшифровке феномена жизни. В.И. Корогодину принадлежит открытие восстановления клеток от летальных повреждений, вызываемых ионизирующими излучениями. Результаты его исследований опубликованы в 250 научных работах (в том числе 8 монографиях). В.И. Корогодина был действительным членом РАЕН, членом Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова, членом Российского радиобиологического общества, одним из учредителей и активным членом Научного общества «Биосфера и человечество» им. Н.В. Тимофеева-Ресовского.

Исследования доктора биологических наук, профессора Владимира Андреевича Шевченко (1936–2005 гг.) были направлены на изучение генетических эффектов при воздействии иони-

зирующей радиации на флору, фауну и человека. Он описал динамику мутационных процессов в течение многих поколений, открыл феномен радиоадаптации популяций. Большое внимание в своих работах В.А. Шевченко уделял изучению генетических последствий воздействия ионизирующей радиации на человека в результате различных аварийных и чрезвычайных ситуаций (Чернобыльская авария, испытания ядерного оружия на Семипалатинском полигоне и др.). Результаты исследований В.А. Шевченко опубликованы в более чем 420 работах и 7 монографиях, на основании которых было получено 8 авторских свидетельств и патентов. В.А. Шевченко был членом-корреспондентом РАЕН, президентом Радиобиологического общества России, членом Ядерного общества России, членом Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова, председателем секции радиационной генетики Научного совета РАН по проблемам радиобиологии, членом редколлегии журнала «Радиационная биология. Радиоэкология», экспертом в области радиационной генетики в НКДАР ООН.

В.И. Корогодина и В.А. Шевченко внесли значительный вклад не только в российскую, но и в мировую науку, и в честь этих известных ученых Научным обществом «Биосфера и человечество» им. Н.В. Тимофеева-Ресовского были учреждены памятные медали: медаль «Феномен жизни» имени В.И. Корогодина для молодых ученых, работающих в области генетики, радиобиологии, радиоэкологии и теоретической биологии; медаль «За успехи в радиационной генетике» имени В.А. Шевченко для молодых ученых, работающих в области радиационной генетики, радиобиологии и радиоэкологии.

Было решено присуждать эти медали ежегодно на основании решения комиссии, формируемой научным обществом из авторитетных

отечественных и зарубежных ученых, по итогам открытого конкурса работ молодых ученых. Условием участия в конкурсе является наличие ученой степени кандидата наук, продолжение научной деятельности на протяжении трех лет после защиты диссертации на территории бывшего СССР, возраст соискателя ограничен 35 годами.

В 2007 г. на чтениях состоялось первое вручение медалей лауреатам, этому событию предшествовала научная часть заседания, которая включала лекции известных ученых и краткие выступления молодых ученых (лауреатов конкурса) о своих научных достижениях. Одновременно участники чтений могли ознакомиться со стендовыми докладами молодых ученых, участвующих в конкурсе. Всего на чтениях было представлено 17 докладов.

В числе известных ученых с докладом о генетических вопросах изучения и практического использования в медицине стволовых клеток выступил С.Л. Киселев (Институт общей генетики РАН); М. Дуранте (Университет Федерико Второго, Неаполь, Италия и НАСА, Хьюстон, США) осветил современные задачи, стоящие перед радиационной генетикой; Ю.Е. Дуброва из Университета Лейчестер (Великобритания) остановился на проблемах радиационно-индуцированной нестабильности генома у потомков облученных родителей; Р.М. Алексахин (Международный союз радиозэкологии и ВНИИ сельскохозяйственной радиологии и агроэкологии РАСХН, Обнинск) обобщил результаты исследований в решении современных проблем радиозэкологии.

Во второй части чтений с сообщениями выступили молодые ученые. Е.К. Хлесткина (Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск) в докладе остановилась на современных проблемах изучения структурной организации, эволюции и оценки генетического разнообразия злаковых растений. В ее исследованиях решается ряд важнейших фундаментальных и практических задач генетики злаковых растений – от составления насыщенных молекулярных геномных карт до изучения генетического разнообразия – на основе современных молекулярно-генетических подходов. Д.Г. Наумов (Институт генетики и селекции промышленных микроорганизмов, Москва) осветил

актуальные вопросы разработки иерархической классификации гликозил-гидролаз, основанной на гомологии аминокислотных последовательностей. Проведенные им исследования заложили основу для создания многоуровневой иерархической классификации гликозидаз и их гомологов, основанной на эволюционных связях между белками. Вместо двухуровневой классификации, принятой в настоящее время, он предложил четырехуровневую классификацию (подсемейство – семейство – клан – суперсемейство). А.А. Москалев (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) представил доклад о механизмах радиационно-индуцированного изменения продолжительности жизни *Drosophila melanogaster*. Он выявил изменение продолжительности жизни линий дрозофилы дикого и мутантного типов после воздействия малыми дозами облучения и индуктора апоптоза этопозида. Им было показано, что характер изменений зависит от эпигенотипа и генотипа использованных линий. Целенаправленный выбор мутантов позволил выявить роль отдельных генов и контролируемых ими механизмов (стабильность генома и апоптоз) в индуцированном изменении продолжительности жизни. Доклад А.В. Панова (ВНИИСХРАЭ, Обнинск) был посвящен методологическим и методическим аспектам применения защитных мероприятий по снижению доз облучения населения при реабилитации радиоактивно загрязненных территорий. В его сообщении были обоснованы оптимальные варианты реабилитационных мероприятий с учетом комплекса радиологических, экономических и социально-психологических критериев. И.А. Пашнина (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург) рассказала об адаптивных стратегиях грызунов разной экологической специализации в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа. Ею было показано, что у мышевидных грызунов, обитающих в эпицентре следа, выявлены многочисленные сдвиги в иммунной и кроветворной системах, а также увеличение частоты встречаемости клеток костного мозга с микроядрами и числа структурных аномалий лейкоцитов по сравнению с контрольными животными. В модельных экспериментах аналогичные нарушения регистрируются при значительно более высоких дозовых нагрузках.

Выявленное несоответствие позволило ей сделать вывод о накоплении генетического груза в ряду поколений грызунов.

В постерной сессии были изложены результаты исследований генетического контроля механизмов адаптации к стрессовым факторам у прокариот и экариот (Л.Н. Нефедова, МГУ). Д.М. Иванов (СПбГУ) представил доклад о морфологических аномалиях подберезовика разноцветного, вызванных накоплением  $^{137}\text{Cs}$ . Е.А. Модестова, Р.О. Черезов и О.Б. Симонова (Институт биологии гена РАН, Институт биологии развития им. Н.В. Кольцова РАН) изложили результаты исследований по изучению мутаций с экстремальным фенотипическим проявлением в гене *leg-arista-wing complex* и его инактивации при помощи химерного белка Р-Ph у дрозофилы. А.В. Еремеев (Красноярский госуниверситет) представил доклад о механизмах, контролирующих пролиферацию клеток печени, а Е.А. Лысенко (Институт физиологии растений РАН) – о влиянии хронического облучения на генетическую структуру природных популяций *Arabidopsis thaliana* L. Heynh. и *Centaurea scabiosa* L. О.А. Ковалева

(Институт рыбного хозяйства Украинской академии аграрных наук) рассказала о цитогенетических повреждениях у линейных мышей и их связи с возрастом, сезоном исследования и хроническим низкодозовым ионизирующим облучением. Н.А. Кобозева из того же института привела результаты работ по изучению цитогенетической изменчивости у крупного рогатого скота в связи с разными факторами отбора. Г.В. Филиппова (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск) показала роль экологических факторов в накоплении биологически активных веществ растениями Якутии, а Н.Н. Матвиенко (Институт рыбного хозяйства Украинской академии аграрных наук) представила ряд генетико-популяционных методов усовершенствования и использования генофонда сельскохозяйственных животных.

Большой личный вклад в организацию чтений внесла В.Л. Корогодина (Объединенный институт ядерных исследований, Дубна). Доклады молодых ученых показали их высокий уровень подготовки в области радиобиологии, генетики и радиоэкологии. Было принято решение сделать эти чтения традиционными.

**Р.М. Алексахин, А.В. Панов**

## **ЧТЕНИЯ И КОНКУРС МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ ПАМЯТИ В.И. КОРОГОДИНА И В.А. ШЕВЧЕНКО**

В 2005 г. ушли из жизни известные русские ученые В.И. Корогодина и В.А. Шевченко. Их исследования внесли основополагающий вклад в генетику, радиобиологию и радиоэкологию. Они имели учеников и последователей по всему миру.

Научное общество «Биосфера и человечество» им. Н.В. Тимофеева-Ресовского и другие научные организации организовали конкурс им. В.И. Корогодина и В.А. Шевченко для молодых ученых, продолжающих свою научную деятельность после защиты диссертации на родине. Лучшие из них заслужили отличные оценки международных экспертов. Их доклады были заслушаны на «Чтениях памяти В.И. Корогодина и В.А. Шевченко», которые состоялись 28 мая 2007 г. в Москве в Институте биохимической физики РАН. Тогда же состоялась церемония награждения конкурсантов. Молодые ученые были награждены медалями Научного общества «Биосфера и человечество» «Феномен жизни» им. В.И. Корогодина и «За успехи в радиационной генетике» им. В.А. Шевченко, грамотами Российской академии наук, Российской академии сельскохозяйственных наук, премиями, подписками на 2007 г на журналы «Генетика», «Информационный вестник ВОГиС», «Радиационная биология. Радиоэкология», «Агрохимический вестник».

### **ОРГАНИЗАТОРЫ ЧТЕНИЙ ПАМЯТИ В.И. КОРОГОДИНА И В.А. ШЕВЧЕНКО:**

- Научное общество «Биосфера и человечество» им. Н.В. Тимофеева-Ресовского;
- Научный совет по проблемам радиобиологии РАН;
- Медицинский радиологический научный центр РАМН;
- Объединенный институт ядерных исследований;
- Отделение биологических наук РАН;

- Всероссийский НИИ сельскохозяйственной радиологии и агроэкологии РАСХН;
- Кафедра генетики МГУ;
- ФГУП Государственный НИИ генетики и селекции промышленных микроорганизмов.

### **ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА ЧТЕНИЙ:**

- Научное общество «Биосфера и человечество» им. Н.В. Тимофеева-Ресовского;
- Медицинский радиологический научный центр РАМН;
- Научный совет по проблемам радиобиологии РАН;
- Объединенный институт ядерных исследований;
- Частные пожертвования.

### **ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА НАГРАЖДЕНИЯ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ:**

- Частные пожертвования итальянских, американских, российских ученых;
- Санкт-Петербургский монетный двор;
- Фонд им. Н.В. Тимофеева-Ресовского-Учителя на частные пожертвования;
- Научный совет по проблемам радиобиологии РАН;
- Издатели журналов «Генетика», «Информационный вестник ВОГиС», «Радиационная биология. Радиоэкология», «Агрохимический вестник».

### **НАГРАДЫ И ПРЕМИИ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ**

#### **Медаль «Феномен жизни» им. В.И. Корогодина и диплом**

- Елена Константиновна Хлесткина за исследования по теме «Изучение структурной ор-

ганизации, эволюции и оценка генетического разнообразия злаковых растений на основе использования различных методов геномной дактилоскопии».

- Даниил Геннадиевич Наумов за исследования по теме «Разработка иерархической классификации гликозил-гидролаз, основанной на гомологии аминокислотных последовательностей».
- Алексей Валерьевич Панов за исследования по теме «Оценка эффективности контрмер в сельских населенных пунктах, пострадавших от аварии на ЧАЭС, и разработка стратегии адресного внедрения защитных и реабилитационных мероприятий на радиоактивно загрязненных территориях».

**Медаль «За успехи в радиационной генетике» им. В.А. Шевченко и диплом**

- Алексей Александрович Москалев за исследования по теме «Радиационно-индуцированное изменение продолжительности жизни *Drosophila melanogaster*».
- Ирина Александровна Пашнина за исследования по теме «Адаптивная стратегия грызунов разной экологической специализации в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа)».

**Премии им. В.И. Корогодина  
и В.А. Шевченко**

А.А. Москалев, Россия (1000 евро); Е.К. Хлесткина, Россия (500 евро); Д.Г. Наумов, Россия (500 евро); А.В. Панов, Россия (500 евро); И.А. Пашнина, Россия (500 евро); И.О. Зацепин, Беларусь (100 евро); Т.Г. Шкаврова, Россия (100 евро).

**Годовая подписка на журналы:**

**«Радиационная биология. Радиоэкология»**  
Ергольская (Желнина) Наталия Владимировна (Россия); Ковалева Оксана Анатольевна (Украина); Филиппова Галина Валерьевна (Россия).

**«Информационный вестник ВОГиС»**  
Баймиев Алексей Ханифович (Россия); Модестова Елена Андреевна (Россия); Нефедова Лидия Николаевна (Россия).

**«Генетика»**  
Еремеев Артем Валерьевич (Россия); Кобозева Надежда Анатольевна (Украина).

**«Агрохимический вестник»**  
Иванов Дмитрий Михайлович (Россия); Матвиенко Наталия Николаевна (Украина); Панов Алексей Валерьевич (Россия).

**В.Л. Корогодина**  
ученый секретарь чтений

Отредактировано и подготовлено к печати  
в редакционно-издательском отделе ИЦиГ СО РАН

Редакторы: А.А. Ончукова, И.Ю. Ануфриева  
Дизайн: А.В. Харкевич  
Компьютерная графика: А.В. Харкевич, Т.Б. Коняхина  
Компьютерная верстка: Н.С. Глазкова

Подписано в печать 21.12.2007 г.  
Формат бумаги 60×84 1/8. Усл.-печ. л. 24,4. Уч.-изд. л. 25,8  
Тираж 400. Заказ 505.

Отпечатано в типографии ГУ «Издательство СО РАН»  
630090, Новосибирск, Морской проспект, 2