

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. *ομολογειν*), 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

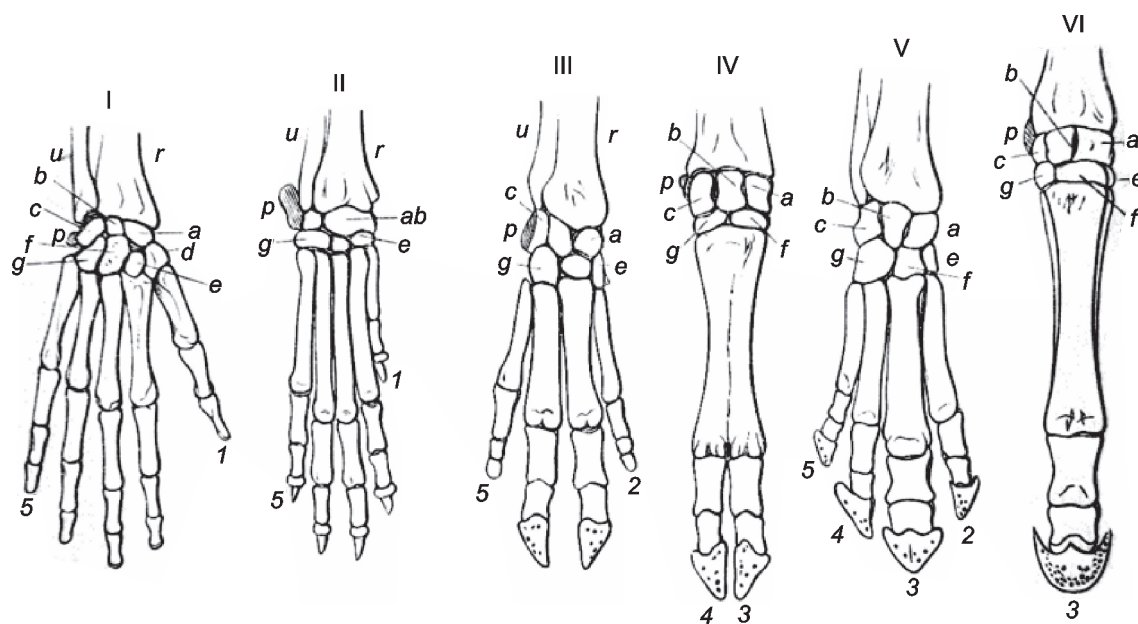


Рис. 1. Схема строения скелета кисти с указанием гомологичных костей (из: Gegenbaur, 1870).

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 деревьев (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 *плезiomорфных*. 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. Филипченко попытался 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 (Филипченко, 1924, 1978).

На основании новых фактов изменчивости, собранных главным образом на культурных растениях и близких к ним диким 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].
 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.
- Grehan 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: Victorial 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 gärt-
nerischen Kulturpflanzen // Festschr. Österr.
Gartenbaugesellsch. Wien. 1907.

THE CONCEPT OF BIOLOGICAL HOMOLOGY: 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.