



Évolution

Le dossier Vavilov

Michèle Debrenne ^a, Françoise Debrenne ^{b,*}

^a Université d'État de Novossibirsk, 8, rue Terechkova, 630090 Novossibirsk, Russie

^b Muséum national d'histoire naturelle, 13, rue du Long-Foin, 91700 Sainte-Geneviève-des-Bois, France

Reçu le 16 mai 2003 ; révisé et accepté le 9 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Gould a ravivé la mémoire de N.I. Vavilov, victime de Lyssenko, connu en Occident comme martyr du stalinisme mais dont l'œuvre scientifique est ignorée. Savant de premier plan, il a lancé des programmes de recherche appliquée (phytogéographie, répertoire mondial des ressources végétales, collection unique et encore intacte de germoplasmes) et élaboré son œuvre théorique sur les bases de la sélection artificielle et des rapports immunitaires plante-parasite, le conduisant à formuler sa Loi des séries homologues dans la variabilité héréditaire et des centres d'origine des espèces. Il reconnaît le rôle essentiel de la sélection naturelle darwinienne, mais conçoit que les changements évolutifs peuvent être canalisés par voies prédéterminées et non aléatoires et admet les contraintes internes de l'hérédité. Son héritage est perpétué dans ses Instituts. Ses théories, longtemps tenues à l'écart en Occident, sont maintenant confirmées par la génétique moléculaire et la systématique. S.J. Gould (études sur le gastropode *Cerion*) est le premier à réhabiliter sa mémoire et à reconnaître la balance entre les contraintes externes et internes de l'évolution. **Pour citer cet article : M. Debrenne, F. Debrenne, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Vavilov's dossier. Gould revived the memory of N.I. Vavilov, a victim of the Stalinian system and misjudged among occidental evolutionists. His contribution is impressive in applied research (phytogeography, his list of world-wide plant resources, a unique collection of germplasms intact and always available) as well as in theoretical research work on artificial selection, immunity relationships between parasite and plant, the bases of his Law of homologous series in hereditary variations, and centers of origin of cultivated plants. Darwinian concept of natural selection were essential for him, but he considered that the evolutionary changes were not only produced by random variations, but by preset channels, recognising the internal constraints of heredity. His heritage has always been maintained in his Institutes. His Evolutionary theories are now confirmed by molecular genetics and systematics. S.J. Gould was the first to revive Vavilov's memory and scientific importance. During his studies on the gastropod *Cerion* Gould recognised the balance between external and internal constraints in Evolution. **To cite this article: M. Debrenne, F. Debrenne, C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : debrenne@club-internet.fr (F. Debrenne).

Mots clés : séries homologues ; variabilité ; centres d'origine ; dispersion ; théories darwinistes ; évolution

Keywords: homologous series; origin centers; dispersion; Darwinian theories; evolution

Abridged English version

Gould has given several hundred essays to Natural History; most of these were later edited in books, with original and attractive titles, that draw the attention of general readers as well as professional scientists. Gould was not only concerned with his own scientific field, although it extended to most collateral disciplines, but also with Philosophy, History of Sciences and Human behaviour. Personally, as well as in his written works, he has always fought against racism, apartheid, persecutions for political or religious 'incorrect' opinions. One of the injustice he wanted to redress was to take Vavilov out of oblivion. In Western countries, Vavilov is mainly known as a victim of the Stalinian system, the unsuccessful adversary of Mitchourine and Lyssenko. After the first translation of the *Origin of Species* by Timirjasev (1908) until the middle of the 1920s, Darwin's theories were relatively well accepted by intellectuals in Tsarist Russia and later in the Soviet Union.. The 'Russian Darwinism' was interpreted in terms of struggle and selection, ideas which had played a non negligible part in the development of materialism, atheism and socialism [1]. The post-revolution 'intelligentsia' accepted the dynamic of 'natural selection'. Seizing the opportunity of a re-issue in 1929 Menzbir added four articles on the cultural reconstruction. This dogmatic, simplified Darwinism was imposed as authentic Darwin's doctrine. The main protagonist, Lyssenko, was thought to be a promising scientist, a Russian orthodox Darwinian and a Mitchourinian geneticist, following the Lamarckian theory of inheritance of acquired characteristics. His adversary, Vavilov, was considered as an old fashioned 'bourgeois scientist', a Mendelian geneticist, anti-Russian, anti-progressist. As all ideological deviation was sanctioned, consequently, any progress on biological sciences in the URSS was avoided for decades. Lyssenko was largely responsible of this situation and of the tragic end of his adversary. In 1940, during a scientific expedition in the Carpathes, Vavilov was arrested and judged to be a spy. He received a sentence of death, finally commuted to imprisonment. He died

in jail on an unknown date (in 1942 or 1943). However, Vavilov was one of the most important scientists of the period between the two World Wars, a foremost geographer, botanist and geneticist. His works on agriculture and systematics of plants were recognised outside Soviet Union until his 'disgrace'. Vavilov's scientific contribution was impressive. His applied research dealt with phytogeography; he established a list of the plant resources of the world; he collected during his numerous foreign expeditions the most important collection of germplasms world-wide. These collections were deposited in his St-Petersburg Institute (VIR) and are intact until now, despite World-War II and the siege of Leningrad. In theoretical research he has laid the foundations of artificial selection and of co-evolution with his studies on the immunity relationships between parasite and plant. His three main works, the *Law of homologous series in hereditary variations*, the *theory of the Centres of Origin of Cultivated Plants* and his interpretation of the Linnean species as a system, are not anti-Darwinian as was thought by Lyssenko and other Russian supporters of the dogmatic Darwinism, as well as later by Western scientists, authors of the *Evolutionary Synthesis*. Yet Darwinian concept of natural selection was essential for Vavilov, as he considered that evolutionary changes were not only produced by random variations, but by preset channels, recognising the internal constraints of heredity. Vavilov recognised the essential part of the natural selection, but differed from the classical view of Darwinism in denying the creative force of the selection and the part played by random variations in evolutionary changes. On the contrary, he believed that variation is not hazardous but produced by channels pre-set in developmental program of organisms, so that evolution depends mainly on internal constraints.

Nowadays, Vavilov is principally known outside Russia, through his applied research carried on by scientists of the Institutes he recreated in Russia, and elsewhere through the world, and by exchange grants with foreign countries.

The phenomenon of parallel variability has been commonly used by Russian scientists since the middle

of the 1960s. They consider that the ‘law of homological variability’ has a universal significance which was neither understood by Vavilov’s contemporary colleagues or by the following generations of biologists. It was even ignored by the founders of the Synthetic Theory of Evolution as an anti-Darwinian model, despite Vavilov’s clearly expressed opinion that the law of homological variability can be applied only when the process of speciation corresponds to Darwinian principles. Now, recent data on molecular genetics confirm the validity and usefulness of the law of homologous series in these particular research fields. Its application to systematic classification, which was common at the beginning, is now less frequent, for example in some recent families of plants or some Cambrian fossils. Gould, according to his studies of the Gastropod *Cerion*, thought that the set of complex morphological characters of ribby versus mottled shells, with the co-ordinated appearance of the peculiar characters of each morphotype, could represent a pathway for an available variation, and correspond to homologous series of ribby and mottled shells in the different lineages defined by genital anatomy. Gould’s conclusion is that “*evolution is a balance between internal constraint and external pushing to determine whether or not and how and when, any particular channel of development will be entered*”. Natural selection does not always determine morphological evolution, but often directed organisms to a pre-determined path. Besides the recognised power of natural selection the law of homologous series and the other ‘laws of forms’ might be the base of a revised theory in which evolution would be combined with form, ecological principles and molecular data.

1. Introduction

Une des préoccupations majeures de S.J. Gould a été de ne pas séparer les recherches scientifiques de l’histoire des sciences, qu’il enseignait au même titre que la biologie et la géologie à l’Université Harvard. Il a consacré de nombreux articles aux personnages ayant compté à divers titres dans l’histoire de la science et celle des idées. Il a ravivé la mémoire de Buffon, Lavoisier, Lamarck dont il analyse et interprète les concepts novateurs dans le cadre politique et religieux de leur temps [19]. Dans tous ses essais sur l’histoire

des sciences et des scientifiques, Gould s’est efforcé de ne pas juger du passé et de ses éventuelles erreurs en fonction de nos attitudes et de la philosophie dominante actuelle.

Parmi tous ceux dont Gould a évoqué la vie personnelle et professionnelle et fait l’analyse critique de l’œuvre scientifique, il en est un qu’il a essayé de sortir d’un injuste oubli, en ouvrant dans son recueil *Quand les poules auront des dents* le dossier Vavilov [16]. Le monde intellectuel connaît ce savant comme rival de Lyssenko et martyr du système stalinien. Bien qu’il ait beaucoup voyagé et correspondu avec de nombreux collègues étrangers, l’étendue et l’importance de son œuvre scientifique et de ses théories ne furent pas largement divulguées et, pour ceux qui avaient pu les lire au moins dans la traduction de la première version dans *Journal of Genetics* et certains actes des Colloques auxquels il a participé, elles étaient considérées comme dépassées, avec un relent d’anti-darwinisme, car pour Vavilov la variation aléatoire n’était pas la force directrice de l’évolution. Gould note que, parmi tous les documents sur lesquels repose la « synthèse moderne », entre les années 1930 et 1950, il n’a trouvé que deux courts paragraphes qui faisaient allusion à Vavilov. Après sa réhabilitation en 1956, les rééditions de ses travaux (en russe) se succédèrent dès 1957. Lyssenko, régent de la biologie en ex-URSS fut destitué en 1964, les méthodes et théories de Vavilov retrouvèrent alors leur place dans les travaux scientifiques et les Instituts de recherches en Botanique (VIR) qui portent son nom en URSS et pays satellites. En Occident, le darwinisme rajeuni par la « Théorie synthétique de l’Évolution », qui s’efforce d’unir l’évolution à la génétique, n’a pas tenu compte du phénomène de variabilité proche dans les lignées phylétiques parentes, que les tenants de la TSE ont à tort assimilé à la nomogénèse de Berg [3].

2. Avatars du darwinisme en Russie

« Et Dieu dit : que Darwin soit ! » Gould [18] est pour le principe de respect mutuel sans interférence entre science et religion (principe de NOMA). C’est loin d’avoir été le cas depuis la parution de l’Origine des espèces [7]. Pour ou contre Darwin (et les interprétations partielles ou déviantes qui en sont faites), le sujet est traité d’une façon aussi exhaustive que possi-

ble au chapitre Darwinisme du *Dictionnaire du Darwinisme et de l'Evolution* de Patrick Tort [28].

Quel a été l'impact de Darwin et le développement de sa théorie en Russie ? Dans un premier temps (1850–1860, jusqu'à la seconde moitié des années 1920), « le darwinisme russe », interprété en termes de lutte et de sélection, a apporté un soutien certain au développement du matérialisme, de l'athéisme et du socialisme [1].

À partir de 1896, les traductions se suivent. En 1908, la traduction revue par Timirjasev fait autorité. La théorie de Darwin a été bien accueillie dans les milieux intellectuels de l'après-révolution, comme capable d'apporter des réponses simples et proposant une dynamique explicative, « la sélection naturelle ». L'interprétation russe fut cependant bien éloignée de la théorie originelle de Darwin. La traduction de 1908 fut rééditée de 1925 à 1929 sous l'autorité de Menzbir qui y ajouta quatre articles dans le sens de la reconstruction culturelle, annonçant la mise en place d'une direction unifiée de la science. Ce darwinisme dogmatique simplifié était considéré comme l'authentique doctrine de Darwin; pur et dur, il n'admettait pas de déviations. Lyssenko, son protagoniste principal, accepte la lutte pour la survie de Darwin, mais admet l'hérédité Lamarckienne des caractères acquis, notamment sous forme « d'éducation des plantes » et sélection et introduit la lutte idéologique–lutte physique du weismanisme–morganisme, dont l'argument principal était qu'il n'y avait pas de chromosomes dans la méiose.

Vavilov [1], un des plus grands phytogéographes, mondialement connu pour ses travaux et, en particulier, auteur d'une Loi des séries homologues de variabilité héréditaire, était un de ceux qui allaient à l'encontre de cette théorie officielle. Il publia une nouvelle édition russe de « l'Origine des espèces », avec une préface sur le rôle de Darwin dans le développement des sciences biologiques [35], au moment même où commence le fameux débat sur la génétique, favorisant les idées du groupe Lyssenko – Prezent – Mitchourine. En octobre 1939, lors d'un débat sur la génétique « sous la bannière du marxisme », Vavilov s'oppose à Lyssenko. C'est l'affrontement entre ceux qui affirmaient modifier la nature des plantes en agissant sur le patrimoine génétique par la greffe et l'hybridation végétative, avec transmission immédiate d'une semence à l'autre sans passer par les chromosomes, et ceux qui accordaient trop d'importance au rôle mendélien des

gènes, n'aboutissant qu'à des transformations aléatoires sans valeur pour le rendement des cultures, méthode qualifiée de « science bourgeoise ». Toute déviation idéologique étant susceptible d'être sanctionnée, des domaines entiers de la recherche ont été ainsi sacrifiés à l'orthodoxie soviétique; en conséquence, les travaux de biologie théorique russe vont végéter pendant de longues années. Lyssenko a été le fossoyeur et de la recherche génétique et de l'évolution de l'agriculture soviétiques. Il est directement responsable de la disgrâce et de la fin tragique de son adversaire scientifique. En 1940, pendant une expédition dans les Carpates, dans des conditions mal élucidées, Vavilov est arrêté, ramené à Moscou et accusé d'espionnage. Sa condamnation à mort fut commuée en emprisonnement. Des tentatives furent entreprises par des personnalités importantes; ses collègues anglais l'ont élu membre étranger de la Royal Society de Londres en 1942, pour le retrouver et le faire officiellement venir à Londres. Il était trop tard : Nikolai Ivanovitch Vavilov, né à Saratov en 1887, est mort de dystrophie dans la prison de sa ville natale, à une date imprécise (1942 ou 1943).

3. L'apport scientifique de Vavilov (1918–1940)

L'œuvre de Vavilov est immense, marquée par son intégrité scientifique, la profondeur de ses réflexions théoriques et une fantastique mobilisation d'énergie [1]. Dès le début, il se fixa pour objectif de répertorier les ressources végétales de toute la planète; il monta un grand nombre d'expéditions pour récolter intensivement les plantes, y consacrer ses recherches et assurer leur conservation dans des collections. Il a jeté les bases théoriques de la sélection artificielle, la variabilité homologue de la résistance des plantes aux infections. Sa conception générale génético-évolutive de l'immunité avait été formulée dans ses grandes lignes dès 1919 [29] et sa théorie commençait à s'élaborer en relation avec ses trois autres grandes oeuvres : la loi des séries homologues dans la variabilité héréditaire [30], la théorie des centres d'origine des plantes cultivées [26] et sa théorie de l'espèce linnéenne [33].

3.1. Missions de récoltes et explorations

1914–1920 : études de semences des collections Vilmorin à Paris et au laboratoire d'E. Haeckel à Iéna.

1916–1940 : Asie centrale (Pamir ; Iran ; Afghanistan ; Hindoukouch ; oasis de Khorasm–Kazakhstan–Khirghizie–Turkestan chinois) – Moyen-Orient (Transcaucasie ; Turquie ; Syrie ; Palestine ; Jordanie) – Afrique orientale (Abyssinie ; Érythrée ; Éthiopie) – Bassin méditerranéen (Afrique du Nord ; Chypre ; Crète ; Sicile ; Sardaigne), Europe méridionale (Portugal, Espagne, France et Grèce) – Amérique du Nord (Canada ; USA) – Amérique centrale et du Sud (Sud-Mexique, Guatemala, Honduras, Andes–Chili et Colombie) – Extrême-Orient (Chine ; Taiwan ; Japon ; Corée) et de nombreuses provinces à l’intérieur de l’ex-Union soviétique.

Ses récoltes ont été conservées au VIR à Saint-Petersbourg. Cette immense collection, unique au monde, a été préservée dans sa totalité, même pendant la seconde guerre mondiale et le terrible siège de Leningrad, grâce, entre autres, à la vigilance d’Ivanov.

3.2. Centres d’origine des plantes cultivées

Vavilov a découvert, par ses expéditions, que certaines régions géographiques sont caractérisées par un assortiment extraordinaire de variétés de plantes sauvages, considérées comme contreparties d’espèces cultivées : il les appela « centres d’origine » des plantes cultivées ou « centres mondiaux de diversité des gènes » de plantes non cultivées équivalentes aux plantes cultivées. Ses résultats ont été aussi utiles pour la connaissance des plantes tropicales, que pour celle des origines géographiques de genres ou familles de plantes sauvages. Vavilov propose cinq centres d’origine (foyers ou foci) principaux de diversification de plantes de grandes cultures potagères et ornementales, en soulignant leurs liens avec les foyers de civilisation [32]. Plus tard [36], ayant affiné ses méthodes, il identifia sept centres primaires de diversité : Tropical, Asie orientale, Asie du Sud-Ouest, Méditerranéen, Abyssinien, Amérique centrale et andine. Pour certains de ces centres, il établit des foyers spécifiques secondaires [35].

3.3. Responsabilités officielles

Malgré les conditions politiques changeantes, il a réussi à organiser une structure scientifique très élaborée. Son Institut de culture des plantes dirigeait et supervisait des dizaines de centres régionaux de sélection,

spécialisés dans la conservation de plantes venant du monde entier et leur protection dans la nature. Il s’intéressait surtout aux céréales et légumineuses qu’il cherchait à améliorer pour lutter contre les famines, car elles constituent la base de l’alimentation des populations. En recrutant les meilleurs botanistes, il a créé une grande école scientifique. Il a assuré, en outre, de nombreuses responsabilités dans les Institutions scientifiques de l’époque, dépendants de l’Académie des sciences de l’URSS :

- VIR, Institut soviétique de culture des plantes, qui avait des filiales et des stations expérimentales établies dans différentes régions de l’URSS, avec, à Leningrad, la Collection génétique des plantes;
 - VASHNIL, académie Lénine des sciences agronomiques de l’Union soviétique;
 - Institut de génétique de l’Académie des sciences de l’URSS ;
- toutes organisations dont il a été président ou directeur, qui existent encore actuellement.

Il peut paraître étonnant pour les occidentaux que ces institutions aient perduré dans le contexte soviétique. Or, c’était le cas pratiquement de toutes les grandes institutions : du jour au lendemain un homme disparaissait, que ce soit le directeur, le fondateur ou... le lampiste, quelqu’un prenait sa place et l’Institut fonctionnait comme si rien ne s’était passé, sauf l’orientation scientifique qui rentrait dans le rang. En ce qui concerne les instituts dirigés par Vavilov, ils constituaient de très grandes formations, employant des milliers de personnes, avec des filiales dans toute l’Union : elles ne pouvaient disparaître du jour au lendemain.

Vavilov a été responsable des relations internationales de 1925 à 1938, a été orateur participant aux Congrès internationaux de botanique et de génétique depuis 1927 et a donné de nombreuses conférences à l’étranger dont une au Muséum d’histoire naturelle en URSS [34].

4. Vavilov et les théories de l’Évolution

La première place dans l’œuvre de Vavilov revenait dans son esprit à la loi des séries homologues dans la variation héréditaire; il évaluait tous les problèmes de la biologie fondamentale et de la biologie appliquée en

fonction de cette Loi. Présentée pour la première fois dans un Congrès à Saratov en 1920 [30], une seconde rédaction parut en anglais dans *Genetics* [31]. Lors de l'examen des très nombreux spécimens rassemblés dans ses collections, Vavilov [33] met en question la notion d'espèce linnéenne (linnéons), comme outil peu efficace. Le terme « linnéon » désigne un ensemble de formes proches morphologiquement (espèce composée), mais pas obligatoirement équivalentes génétiquement et écologiquement. Expérimentalement, les linéons peuvent être subdivisés en un grand nombre d'espèces élémentaires – ou jordanons – qui groupent des individus identiques morphologiquement, génétiquement et capables de conserver constamment leurs caractères sous culture. Il a écrit : *Il est préférable de définir la diversité à l'intérieur des linéons, non par le nombre de combinaisons décrites possibles, mais par le nombre de caractères de race qui différencie telle ou telle forme* (exemple : il avait distingué les races de blé tendre selon 45 caractères).

Vavilov lui-même présentait sa loi suivant les principes suivants : (1) *Les espèces et les genres génétiquement proches sont caractérisés par les séries comparables de variabilité héréditaire avec une régularité telle qu'en connaissant certaines formes dans les limites d'une espèce, on peut prévoir la découverte de formes parallèles chez les autres espèces et genres. Plus les genres et linéons sont proches dans un système, plus grande est la ressemblance dans leurs séries de variabilité.* (2) *Des familles entières de plantes sont caractérisées dans l'ensemble par un certain cycle de variabilité qui passe par tous les genres et toutes les espèces* [33].

L'approche de Vavilov est loin d'être identique à la théorie de la sélection naturelle de Darwin, mais diffère encore plus encore plus de celle des biologistes russes Timirjasev et Menzbir qui prônaient le « darwinisme simplifié dogmatique », bloquant ainsi le développement de la biologie évolutive et théorique.

Vavilov considère que le plus important, dans la loi des séries homologues, est la ressemblance de la variabilité chez les espèces et les genres proches parents et donc l'unité de la variabilité héréditaire des familles. Il ne s'agit pas simplement de parallélisme, d'une ressemblance extérieure, mais d'une essence plus profonde, évolutive, de la ressemblance de la variabilité héréditaire chez des organismes parents. Le caractère général de ce phénomène est déterminé par l'unité

génétique du processus évolutif et par la parenté. Le parallélisme le plus complet se manifeste justement dans les genres proches ou dans les limites d'une famille. Les changements ne sont pas toujours mis en évidence, mais quand ils le sont, même chez des genres différents, ils le sont par les mêmes gènes homologues. Des changements semblables d'ordre phénotypique peuvent aussi être dus à des gènes différents. La systématique est basée sur des caractères : *comme lors de l'étude de la variété de la flore et de la faune nous avons, pour l'instant, à faire non pas aux gènes, dont nous savons très peu, mais aux caractères ; dans des conditions données d'environnement, il est plus correct de parler de caractères homologues.* Dans le cas d'un parallélisme dans des familles ou des classes éloignées, il ne peut pas être question de gènes identiques, même quand les caractères extérieurs sont ressemblants, et au niveau embryologique, on ne peut pas considérer comme semblables les mêmes organes.

Dans ses conclusions, Vavilov affirme avoir basé la systématique différentielle des plantes cultivées sur la loi des séries homologues : cette loi a rendu possible la systématisation de l'immense diversité des formes représentées par des espèces séparées et que la pratique avait réparties différemment. Elle a été appliquée avec succès par les systématiciens à différentes classes de plantes et d'animaux : Levyns [20] l'a utilisée pour les genres de la famille Boraginaceae ; Morozova-Vodianitskaya [22] et Gaïdukov [15] chez les algues, Malte chez les céréales au Canada [21], Dogel [13] sur les protozoaires, Terentiev sur les amphibiens [27], Vittenberg sur les trématodes [37]. Bogoliubskij [5] sur les animaux domestiques.

Au V^e Congrès de botanique à Cambridge en 1931, devant un public international, il présente « l'espèce linnéenne en tant que système » [33] dans les termes suivants : *Nous avons appelé loi des séries homologues dans la variabilité héréditaire, la règle principale qui détermine la composition héréditaire d'une espèce linnéenne et de son système. Le terme « homologue » est applicable généralement aux espèces dans les limites d'un seul et même genre ou à des genres proches. Quand on compare des familles différentes et des genres différents, il vaut mieux parler de variabilité analogue. Une ressemblance de phénotype ne signifie pas toujours une ressemblance de génotype. Il est nécessaire de faire des études génétiques approfondies et de prendre en compte l'analyse de*

l'hybridation. Cependant il n'est pas rare, et l'expérience le prouve, que des genres différents montrent non seulement une ressemblance phénotypique, mais une répétition génotypique assez profonde, qui se manifeste lors de la séparation des hybrides [...] Le plus important, établi par l'étude de la variabilité intraspécifique des plantes cultivées et des plantes sauvages, est la ressemblance du processus d'apparition de formes chez des espèces proches, des genres et mêmes des familles entières. Plus les espèces et les genres sont proches génétiquement, plus le parallélisme se manifeste nettement, comme rangs homologues de formes dans les limites des espèces étudiées. On peut supposer, a priori, que les rangs de variabilité parallèles peuvent être incomplets, car ils sont soumis à l'action de la sélection naturelle au cours des siècles et de millénaires, d'autant plus que certaines combinaisons de gènes ne sont pas viables. Au cours de l'histoire, les espèces disparaissent, meurent, ce que démontrent les paléontologues. L'étude détaillée de la composition d'une espèce d'un grand nombre de plantes cultivées et de leurs proches parents sauvages, mène à établir un parallélisme frappant, dont on peut voir les exemples chez les céréales, les légumineuses, le coton, etc. L'étude précise de la composition des espèces, basée sur la Loi des séries homologues, a permis de découvrir une grande diversité de formes, de mettre à jour de nouvelles variétés, des races inconnues des botanistes et des sélectionneurs, et qui présentent un intérêt certain. Des maillons manquants ont été découverts, de nombreuses formes nouvelles également, qui complètent le nombre des caractères variants connus. On peut affirmer qu'à l'intérieur d'une espèce, les variétés se forment de façon régulière, à la différence de ce que pensait Linné. Les cas de parallélisme de variabilité, remarqués par Darwin et d'autres chercheurs, se sont avérés être un phénomène général, une loi qui détermine la variabilité à l'intérieur des espèces. Les phénomènes biologiques montrent certaines régularités et lois dont le biologiste est obligé de tenir compte pour comprendre le processus d'apparition de nouvelles formes. Le parallélisme général de variabilité intraspécifique chez les espèces et les genres proches est lié à leur origine commune, selon la théorie de l'évolution.

Si ces idées clairement exprimées ont été exposées hors d'URSS, dans une langue couramment comprise

dans des manifestations officielles en Occident (Vavilov était multilingue), comment s'expliquer alors qu'elles n'aient pas été prises en compte par les savants qui ont participé à l'élaboration de la Théorie Synthétique de l'Évolution, pas même pour les rejeter ? Peut-être faut-il chercher l'explication par l'incompréhension de leur originalité. L'interprétation de Vavilov n'est pas antidarwinienne, car elle ne nie pas le rôle important de la sélection naturelle, mais elle s'éloigne de l'interprétation classique, car elle ne reconnaît pas la sélection comme force créatrice de l'évolution, ni la variation aléatoire comme matériau de base permettant le changement évolutif. Pour Vavilov, la variation n'est pas fortuite, mais canalisée dans des voies précises, les changements portant la marque des contraintes internes de l'hérédité.

Les idées énoncées par Vavilov auraient provoqué moins de controverses s'il ne les avait interprétées et même extrapolées avec une conviction sans nuances : *Si la théorie de la sélection naturelle supposait l'accumulation continue de petites déviations, la loi des séries homologues admet l'opération d'un tri parmi un nombre défini de formes préexistantes discrètes. Le développement phylogénétique est fondé, dans le premier cas, sur une succession de divergences et dans le second, sur le remplissage des cases d'un tableau semblable à celui de Mendeleïev.* Cette formulation et ses rapports personnels avec Berg, antidarwinien convaincu [3], ont fait considérer hâtivement la loi de Vavilov comme nomogénétique. Ses comparaisons avec le tableau de la classification périodique des éléments de Mendeleïev et l'analogie avec les séries homologues des hydrocarbures en chimie [6] et avec les systèmes et les classes en cristallographie, où les structures chimiques sont bien déterminées, correspondent à la conviction que sa loi devait s'intégrer à un principe d'organisation général qui ferait de la biologie une science à la fois exacte et expérimentale, comme la physique et la chimie. Vavilov lui-même tempéra cette vision de concept unitaire dans les années 1930. C'est la partie de son œuvre qui n'a pas trouvé de justification scientifique jusqu'à présent et qui a certainement nui à la crédibilité de ses autres travaux qui sont justifiés par les études de génomique actuelles.

Vavilov a réagi très concrètement : *La critique moderne de Darwin de la part des biologistes, sans renier l'ensemble du darwinisme, se fixe surtout sur*

la variabilité héréditaire et sur l'idée de la sélection comme facteur principal de l'évolution... L'évolution, selon ce groupe de critiques, suit la voie de la nomogénèse, c'est-à-dire la voie d'un certain nombre de régularités. L'exemple le plus convaincant de ces régularités est le phénomène de la variabilité parallèle, dite encore ressemblante, des organismes [3]. Nos recherches sur les plantes cultivées et leurs parents sauvages proches nous ont effectivement permis de mettre en évidence un très grand nombre de faits de variabilité parallèle. Ce phénomène est si commun, que nous avons pu établir une loi des séries homologues de la variabilité héréditaire. Cependant, selon nous, cet exemple de variabilité parallèle ne contredit pas le darwinisme, elle le développe au contraire. Elle est avant tout conditionnée par l'unité génétique, la parenté, qui se manifeste nettement dans les espèces et genres proches à l'intérieur d'une famille ou chez des familles proches. Chez les familles séparées convergentes, elle est due en premier lieu par le caractère identique du milieu. La ressemblance de la variabilité est en elle-même un argument en faveur de la théorie de l'évolution, car le caractère des changements est déterminé, outre les conditions du milieu, par la nature spécifique des organismes, et c'est pourquoi le parallélisme des espèces et genres parents n'a rien d'inattendu. Il serait beaucoup plus bizarre que la plupart des caractères n'apparaissent que dans une seule espèce [35].

Ces citations, un peu longues peut-être, montrent nettement la position de Vavilov : il ne peut être question de variabilité régulière et parallèle chez des taxons parents, que dans la mesure où le processus de formation des espèces répond au modèle darwinien, qui suppose une unité génétique initiale des formes divergentes. Cette analyse de Vavilov n'a pas perdu son actualité à la lumière de certaines données de la théorie de l'évolution moléculaire, d'après S.N. Rodin « L'héritage de Vavilov et la Biologie moderne » [23]. Au contraire, il faut la rappeler avec insistance maintenant, pour contrer les partisans des explications nomogénétiques qui ont tendance à percevoir les résultats de la génétique moléculaire et évolutive comme la preuve tant attendue et incontestable que la Théorie synthétique de l'Évolution est fautive et la nomogénèse exacte. Ces néonomogénétiens se réclament, une fois de plus à tort, de la loi de Vavilov [23].

5. Actualité de Vavilov

Les instituts de recherche (VIR) en génétique et les départements des ressources végétales ont été créés ou recréés; l'Institut n'a pas disparu avec l'arrestation de Vavilov. Des centres ont été créés dans les pays satellites et les pays du Tiers-Monde.

Les recherches de Vavilov en phylogénie et génétique sur les plantes cultivées et leurs équivalents sauvages ont repris, donnant lieu à de nombreuses monographies, assurant la publication du potentiel génétique de nombreuses plantes alimentaires et la mise en route de l'indexation informatique des collections en proposant des descripteurs communs internationaux. La collection des germoplasmes s'accroît d'environ 3000 exemplaires par an ; l'Institut publie tous les trois ans un catalogue *Delictus seminum*. L'analyse du stockage des protéines et d'autres méthodes ont permis d'identifier le génome de quelques plantes nourricières. L'étude de la nature héréditaire des espèces végétales est poursuivie et un modèle fondamental établi pour les études génétiques des germoplasmes.

Le VIR collabore, entre autres, avec le département des Ressources végétales, l'Institut de cytologie et génétique du département sibérien de l'Académie des Sciences, qui ont développé la recherche fondamentale tout spécialement en génétique, physiologie, immunité, biochimie et biologie moléculaire (génomique et protéogénomique). Rodin [23] met en évidence les correspondances entre les idées de Vavilov et les recherches modernes. La loi des séries homologues de variabilité et le problème des espèces sont repris et comparés au problème du rapport de l'évolution convergente et divergente au niveau moléculaire; le caractère fondamental commun des gènes est concrétisé par l'étude de la prédétermination initiale des processus de la variabilité génétique. L'interprétation de la résistance des plantes aux infections, à la base de la conception générale génético-évolutive de l'immunité chez Vavilov, est l'embryon de la théorie de la co-évolution, c'est-à-dire de l'évolution conjointe des gènes de l'hôte et du parasite contraints de vivre dans un écosystème commun.

L'intérêt pour la recherche des centres d'origine des plantes cultivées n'a pas diminué. Ces centres continuent à être considérés comme les foyers où sont conservés une sélection maximale d'espèces et de cultivars, étudiés pour obtenir un meilleur développement

de l'agriculture. Des végétaux intéressants jusqu'alors inconnus de la science et de l'agriculture y ont été obtenus. Des relations internationales importantes et des programmes de coopération sont établis avec l'Europe, l'Amérique, l'Afrique, l'Asie, l'Australie et l'Océanie. Les Instituts proposent actuellement sur Internet des bourses pour les étudiants qui désireraient s'y inscrire. Pour la France, l'Inra a signé des contrats d'échanges : 20 étudiants russes y sont actuellement en stage, un séminaire doit se tenir prochainement à Moscou. La coopération internationale porte sur les échanges de cultivars, de graines et de plants, consciente qu'il faut protéger les cultures locales anciennes et nouvelles et les sources sauvages de ces plantes. Des échantillons doivent en être conservés dans des banques de gènes pour les générations futures. L'héritage de Vavilov concernant le domaine de la science appliquée est préservé au-delà de ce qu'il aurait pu rêver.

6. Théories de l'Évolution dans la Russie actuelle

Après Lyssenko et actuellement, le darwinisme russe est basé sur la théorie de Darwin de la sélection naturelle et sur la génétique de Morgan et Weissman. Les travaux russes sur les équilibres ponctués ne sont pas connus des auteurs. Les rapports entre la méthode hennigienne et la loi des séries homologues de Vavilov sont analysés par Baykov et comparés avec les schémas évolutifs obtenus par la méthode SYNAP [2] pour l'établissement ses homologues.

Une idée de l'ensemble des problèmes liés à l'héritage et l'influence de Vavilov est obtenue en prenant connaissance des thèmes de la conférence tenue à Moscou en Janvier 2003 pour l'anniversaire de ses 115 ans sur les *Problèmes actuels de la génétique*. Sur les 350 communications, réparties en 8 sections, certaines ont traité de la loi des séries homologues de variabilité, de sa validité et de son utilisation dans les domaines les plus récents. Quelques exemples : « les séries homologues de variabilité des particularités de la méiose » (Bogdanov) [4], « l'homologie du caryotype chez les espèces et les genres d'une famille naturelle » (Soloviev) [26], « Vavilov et la théorie générale de la photo immunité » (Diakov) [6]. Savinov a présenté « la loi des séries homologues en systématique et phylogénie des Celastraceae » [25] faisant remarquer que si, actuellement, la loi de Vavilov est couramment appli-

quée dans les travaux de génétique et de sélection, elle est moins utilisée en systématique. Pour définir les différences entre les parallélismes, la convergence et l'homologie stricte dans un genre de Celastraceae, il utilise la méthode SYNAP (Baykov) [2]. Les séries des caractères homologues permettent de juger des directions possibles de l'évolution des représentants de la famille des Celastraceae, dans laquelle la signification évolutive des séries de caractères homologues est évidente. L'utilisation de la Loi de Vavilov de variabilité héréditaire dans la systématique devrait permettre aux botanistes d'être plus objectifs dans la détermination du principe d'homologie et, par conséquent, dans la construction d'un véritable système phylogénétique.

6.1. Exemple d'application

La loi de Vavilov a été utilisée en systématique pour des fossiles du Cambrien, les Archaeocyatha (classe de porifères proche des démosponges) dont la première table des séries homologues de variabilité a été établie par Rozanov [24]. Dans leurs travaux postérieurs, Debrenne [8,9], Debrenne, Rozanov et Zhuravlev [11], Debrenne et Zhuravlev [10], Debrenne, Zhuravlev et Kruse [12] ont continué à travailler dans la même voie. Les archéocyathes sont généralement constitués de deux cônes poreux emboîtés, pointe en bas; l'espace entre les deux (l'intervallum) est rempli de structures squelettiques diverses. L'ordre d'apparition des éléments squelettiques et la stabilisation des caractères adultes est déterminé par l'étude des stades de développement du squelette; il établit la hiérarchie taxonomique du groupe. La morphologie fonctionnelle, associée aux observations paléocéologiques, permet de séparer les caractères phénotypiques et génotypiques. Les séries homologues de variabilité définissent les caractères qui portent un poids taxonomique égal dans les différentes lignées évolutives et peuvent prédire les caractéristiques de nouveaux taxa qui trouveront leur place dans le tableau, fait vérifié au cours de nos recherches. Dans un clade particulier, par exemple une famille, les espèces et les genres qui la composent ont un ensemble commun, mais limité, d'états de caractères morphologiques homologues, qui sont parallèles dans des clades proches (Fig. 1). La variété des types de la muraille externe, de la muraille interne et des structures intervallaires est tout à fait compatible avec cette méthode d'étude [12].

| ORDRE MURALES | M | AJACICYATHIDA | | | T | C | | ARCHAEOCYATHIDA | | | | | K | | ORDRE MURALES | | |
|------------------|------|---------------|----|----|---|----|----|-----------------|----|----|----|----|----|----|------------------|------|------|
| | | Dk | Aj | Er | | Cs | Cp | Lc | An | Ar | Df | Sr | Kz | Al | SOUS ORDRES | EXT. | |
| EXT. | INT. | | | | | | | | | | | | | | L | INT. | EXT. |
| J | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| I | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| H | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| G | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| F | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| E | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| D | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| B | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| A | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |

Fig. 1. Séries homologues de variabilité chez les Archaeocyatha (Porifera), Cambrien. EXT = muraille externe, INT = muraille interne, I = intervallum.

Colonne 1 : caractéristiques des éléments squelettiques primaires des murailles externes des Archéocyathes à développement de type septal (super-familles)

Colonne 2 : caractéristiques des éléments squelettiques primaires des murailles internes des Archéocyathes à développement de type septal (familles)

Colonne 3 : 1 muraille, M : ordre Monocyathida

Colonnes 4–16 : 2 murailles :

Colonnes 4–6: ordre Ajacicyathida

Dk : sous-ordre Dokidocyathina

Aj : sous-ordre Ajacicyathina

Er : sous-ordre Erismacoscina

Colonne 7 : T: ordre Tabulacyathida

Colonnes 8, 9 : ordre Capsulocyathida

Cs : sous-ordre Coscinocyathina

Cp : sous-ordre Capsulocyathina

Colonnes 10–14 : ordre Archaeocyathida

Lc : sous-ordre Loculicyathina

An : sous-ordre Anthomorphina

Ar : sous-ordre Archaeocyathina

Df : sous-ordre Dictyofavina

Sr : sous-ordre Syringocnemidina

Colonnes 15,16 : K : ordre Kazakhstanicyathida

Kz : sous-ordre Kazakhstanicyathina

Al : sous-ordre Altaicyathina

Colonne 17 : caractéristiques des éléments squelettiques primaires des murailles internes des Archéocyathes à développement de type taenial (super-familles)

Colonne 18 : caractéristiques des éléments squelettiques primaires des murailles externes des Archéocyathes à développement de type taenial (familles)

■ distribution des genres dans les ordres 3–9

/// distribution des genres dans les ordres 10–16

Fig. 1.

Homological series of variability in Archaeocyatha (Porifera), Cambrian. EXT = outer wall, INT = inner wall, I = intervalum.

Column 1: characters of the primary skeletal elements of the outer wall of archaeocyathan septal type of development (superfamilies)

Column 2: characters of the primary skeletal elements of the inner wall of archaeocyathan septal type of development (families)

Column 3: 1 wall, M: order Monocyathida

Columns 4–16: 2 walls:

Columns 4–6: order Ajacicyathida

Dk: suborder Dokidocyathina

Aj: suborder Ajacicyathina

Er: suborder Erismacoscina

Column 7: T: order Tabulacyathida

Columns 8,9: order Capsulocyathida

Cs: suborder Coscinocyathina

Cp: suborder Capsulocyathina

Columns 10–14: order Archaeocyathida

Lc: suborder Loculicyathina

An: suborder Anthomorphina

Ar: suborder Archaeocyathina

Df: suborder Dictyofavina

Sr: suborder Syringocnemidina

Columns 15,16: K: order Kazakhstanicyathida

Kz: suborder Kazakhstanicyathina

Al: suborder Altaicyathina

Column 17: characters of the primary skeletal elements of the inner walls of archaeocyathan taenial type of development (superfamilies)

Column 18: characters of the primary skeletal elements of the outer walls of archaeocyathan taenial type of development (families).

■ distribution of genera within the orders 3–9

/// distribution of genera within the orders 10–16

7. Conclusions

Actuellement, on ne peut plus dire que Vavilov soit ignoré en dehors de la Russie, mais son influence porte surtout sur les actions appliquées de ses Instituts. Quant aux théories sur l'évolution, elles sont maintenant liées aux données nouvelles, en génétique moléculaire notamment. De nouvelles conceptions hétérodoxes, sinon hérétiques, du darwinisme apparaissent. En dehors du point essentiel indiscutable : « les espèces changent de forme et deviennent d'autres espèces », les notions relatives de la théorie peuvent fluctuer, le rejet d'un des principes n'est pas le rejet de tous les autres. Eldredge et Gould étaient darwiniens quand ils ont formulé leur « Théorie des Équilibres ponctués » [14] et, pendant une vingtaine d'années, ils ont été tenus pour dissidents; après de nombreux et âpres débats, les oppositions se sont atténuées. Dans un tel contexte, les vues de Vavilov ne seraient plus automatiquement rejetées. Gould, d'après ses études sur le gastropode *Cerion*, à morphologie lisse ou striée, ne considérerait pas que les striés seraient étroitement parents, alors que les lisses appartiendraient à un autre groupe cohérent. L'ensemble des caractères des morphologies lisses et striées, avec apparition coordonnée des traits distinctifs de chaque morphologie, représenterait une orientation de la variation disponible, qui produirait des séries homologues dans les différentes lignées définies par l'anatomie génitale [16]. Par ailleurs, l'étude d'un modèle complexe d'allométrie dans l'ontogénèse de *Cerion* et dans les réseaux de covariance pendant leur croissance, indique que la forme en cheminée est présente dans les formes naines et géantes, non dans les populations de taille normale, ce qui ne peut s'expliquer en terme d'adaptation. Les formes en cheminée sont le résultat d'une canalisation prédéterminée dans le programme du développement de tous les *Cerion*, qui s'exprime aux tailles extrêmes. Cette interprétation se rapproche de la Loi de Vavilov : le canal existe et, bien qu'on ne les ait pas encore trouvées, la loi des séries homologues prédit la découverte de formes en cheminée dans chaque morphotype de *Cerion* [17].

Nous suivrons Gould [16] pour conclure que l'évolution balance entre les contraintes externes et les contraintes internes, pour déterminer quel canal de développement sera utilisé, quand et comment il le sera. La sélection naturelle ne détermine pas toujours

l'évolution de la morphologie ; elle dirige souvent les organismes dans un chemin autorisé prédéterminé. La recherche de ces chemins autorisés représente une tâche majeure, jusqu'alors négligée, pour les évolutionnistes. Associé au pouvoir incontournable de la sélection, le principe des séries homologues pourrait compléter une théorie de l'Evolution qui intégrerait les « lois de forme », l'écologie et la génomique.

Références

- [1] (a) V. Babkov, Biographie de Vavilov, pp. 4427–4436 ; (b) Darwinisme russe, in : P. Tort (Ed.), Dictionnaire du Darwinisme et de l'Évolution, PUF, 1996, pp. 1083–1105.
- [2] K.S. Baykov, L'homologie en botanique, expériences et réflexions ; Trav. du IX^e séminaire de morphologie théorique, « Types de ressemblance dans le principe d'homologie en morphologie des plantes », Union des savants de Saint-Petersbourg, Saint-Petersbourg, 2001.
- [3] L.S. Berg, La nomogénèse ou l'Évolution fondée sur les lois, Travaux de l'Institut géographique, t.1, Petrograd, 1922.
- [4] Yu.F. Bodganov, Les séries homologues de variabilité des particularités de la méiose, C. R. 2^e Conf. Soc. N.I. Vavilov des généticiens et sélectionneurs, Moscou, MCXA, Problèmes actuels de la génétique, 2003, p. 204.
- [5] S.N. Bogoliubskij, Les caractères analogues du crâne des chiens, J. Zool. Russe, VIII. vol. 3.
- [6] (a) E.D. Cope, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, On the origin of genera, 20, 1868, pp. 242–300(b) T. Yu Diakov, Vavilov et la théorie générale de la phytoimmunité, C. R. de la 2^e Conf. la soc. N.I. Vavilov des généticiens et sélectionneurs, Moscou, MCXA, Problèmes actuels de la génétique (2003) 68.
- [7] C. Darwin, The origin of species, John Murray, Londres, 1859.
- [8] F. Debrenne, Les Archéocyathes irréguliers d'Ajax Mine (Cambrien inférieur), Australie du Sud, Bull. Mus. natl Hist. nat. 3^e sér. : Sci. Terre, Paris (1974) 185–258.
- [9] F. Debrenne, Le genre chez les Archéocyathes du Cambrien inférieur, Bull. Soc. géol. France XXVI (4) (1984) 609–619.
- [10] F. Debrenne, A. Zhuravlev, Irregular archaeocyaths. Morphology. Ontogeny. Systematics. Biostratigraphy. Palaeoecology. Cah. Paléontol., Éditions du CNRS, Paris, 1992.
- [11] F. Debrenne, A. Yu. Rozanov, A. Yu. Zhuravlev, Regular Archaeocyaths. Morphology. Systematics. Biostratigraphy. Palaeoecology. Biological affinities, Cah. Paléontol., Éditions du CNRS, Paris, 1990.
- [12] F. Debrenne, A. Yu. Zhuravlev, P.D. Kruse, Archaeocyatha, in: J. Hooper, R. van Soest (Eds.), Systema Porifera, Kluwer Plenum Press, 2002, pp. 1539–1692.
- [13] V.A. Dogel, Le déroulement du développement des espèces de la famille Ophryoscolécidae, Arch. Soc. Russe Protistologie II (1923).
- [14] N. Eldredge, S.J. Gould, Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradation, in: T. Schopf (Ed.), Models in Paleobiology, Cooper & Co, San Francisco, USA, 1972.

- [15] N.M. Gaidukov, La Convergence, compilation et le système phylogénétique des Mychotelia et des algues, Arch. Russes de Protistologie V (3–4) (1926).
- [16] S.J. Gould, Hen's teeth and horse's toes (*Quand les poules auront des dents*), V.V. Norton & Co, New York, Londres, 1983 ; Arthème Fayard, Paris, 1984 pour la traduction.
- [17] S.J. Gould, Morphological channeling by structural constraint: convergence in styles of dwarfing and gigantism in *Cerion*, with a description of two new fossil species and a report on the discovery of the largest *Cerion*, Paleobiology 10 (2) (1984) 172–194.
- [18] S.J. Gould, Rocks of Ages. Science and Religion in the Fullness of Live (*Et Dieu dit : « Que Darwin soit »*), Éd. du Seuil, Balantines Books, New York, 1999–2000.
- [19] S.J. Gould, The Lying Stones of Marrakech (Les pierres truquées de Marrakech, Éd. du Seuil), Harmony Books, New York, 2000.
- [20] M.R. Levyns, A revision of *Lobostemon* Lehm and a discussion of the species problem, J. Linn. Soc. Bot. XLIX (330) (1934).
- [21] M.O. Malte, The so-called *Agropyron caninum* (L) Beauv. of North America, Annu. Rep. Nat. Mus. Canada for 1930, Ottawa, 1932.
- [22] N.V. Morozova-Vodianitskaya, Les séries homologues comme base de la classification du genre *Pediastrum* Meyen, Arch Soc. Russe Protistologie IV (1–2) (1925).
- [22] S.N. Rodin, L'héritage de Vavilov et la Biologie moderne. La loi des séries homologues de N.I. Vavilov à la lumière de certaines données de la théorie de l'évolution moléculaire, Novossibirsk, Nauka, 1989.
- [24] A. Yu. Rozanov, V.V. Missarzhevskiy, Biostratigraphy and Fauna of the Cambrian Lower Horizons, Trudy G.I.N. A.N. SSSR, Izd-vo Nauka, Moscou, 1966, p. 148.
- [25] I.A. Savinov, La loi des séries homologues en systématique et philogénie des Celastraceae, C. R. 2^e Conf. Soc. N.I. Vavilov des généticiens et sélectionneurs, Moscou, MCXA, Problèmes actuels de la génétique, 2003, p. 215.
- [26] L.V. Soloviev, L'homologie du caryotype chez les espèces et les genres d'une famille naturelle, C. R. 2^e Conf. Soc. N.I. Vavilov des Généticiens et Sélectionneurs, Moscou, MCXA, Problèmes actuels de la génétique, 2003, p. 331.
- [27] P.V. Terentiev, La loi des séries parallèles chez les Amphibies, Travaux du congrès de zoologie de toute la Russie XIX (3) (1923).
- [28] P. Tort, Dictionnaire du darwinisme et de l'Évolution, 3 vol, PUF, 1996.
- [29] N.I. Vavilov, L'immunité des plantes aux maladies infectieuses, Moscou, Nouvelles de l'Académie Agricole de Péetrograd 1–4 (1919) ; réédité, Nauka, Moscou, 1986, 519 p.
- [30] N.I. Vavilov, La loi des séries homologues dans la variation héréditaire, C.R. Cong. de toute la Russie sur la culture des plantes, Saratov, Russie, 1920, pp. 3–20 ; réédition complétée in : Les bases théoriques de la sélection des plantes, t. 1, Moscou–Leningrad, 1935, pp. 75–128 ; réédité in : Œuvres choisies en cinq tomes, t. 5, Nauka, Moscou, Leningrad, 1965, pp. 179–222.
- [31] N.I. Vavilov, The law of homologous series in variation, J. Genet. 12 (1) (1922) 47–89.
- [32] N.I. Vavilov, Centres d'origine des plantes cultivées, Travaux de botanique et sélection appliquées, t. XVI, vol. 2, 1926 ; réédition in : Œuvres choisies en cinq tomes, t. 5, Nauka, Moscou–Leningrad, 1965, pp. 9–107.
- [33] N.I. Vavilov, L'espèce linnéenne en tant que système, Travaux de botanique appliquée, sélection et génétique, t. XXVI, série 3, 1931, pp. 109–134 ; réédition in : Œuvres choisies en cinq tomes, t. 5, Nauka, Moscou, Leningrad, 1965, pp. 9–107.
- [34] N.I. Vavilov, L'agriculture et la science agronomique en URSS, Conférence faite au Museum d'histoire naturelle le 11 février 1933, Revue Bot. Appl. Agr. Trop. 13 (140) (1933) 241–251.
- [35] N.I. Vavilov, Le rôle de Darwin dans le développement des sciences biologiques, Nature 6–7 (1032) (1935) 511–536 ; réédité in Œuvres choisies en 5 tomes, t. 5, Nauka, Moscou, Leningrad, 1965, pp. 253–261.
- [36] N.I. Vavilov, La doctrine sur l'origine des plantes cultivées d'après Darwin, Sov. Sci, 2, VIR, Saint-Pétersbourg, Russie, 1940, pp. 55–75, réédition : 1987.
- [37] G.G. Vittenberg, Les Trématodes de la famille des Cyclocoelidae et un nouveau principe de leur systématique, Trav. Inst. Nat. Art vétérinaire expérimental, 1923, t. 1, Moscou.