

УДК: 573.7:581.4:58.084.2:633.63

**РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ, ФИЛЛОТАКСИС ЦВЕТОНОСНЫХ
ПОБЕГОВ И МОРФОГЕНЕЗ У САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS L.*)**

**THE REPRODUCTIVE CHARACTERS, PHYLLOTAXIS OF THE FLORAL
SHOOTS AND MORPHOGENESIS IN SUGAR BEET (*BETA VULGARIS L.*)**

©Малецкий С. И.

д-р биол. наук, Институт цитологии и генетики СО РАН
г. Новосибирск, Россия, stas@bionet.nsc.ru

©Maletskii S.

Dr. habil., Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics
Siberian Branch of the Russian Academy of Science
Novosibirsk, Russia, stas@bionet.nsc.ru

©Юданова С. С.

канд. биол. наук, Институт цитологии и генетики СО РАН
г. Новосибирск, Россия, sonia@bionet.nsc.ru

©Yudanova S.

Ph.D., Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics
Siberian Branch of the Russian Academy of Science
Novosibirsk, Russia, sonia@bionet.nsc.ru

©Малецкая Е. И.

канд. биол. наук, Институт цитологии и генетики СО РАН
г. Новосибирск, Россия, e_mal@bionet.nsc.ru

©Maletskaya E.

Ph.D., Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics
Siberian Branch of the Russian Academy of Science
Novosibirsk, Russia, e_mal@bionet.nsc.ru

Аннотация. Исследована изменчивость репродуктивных признаков у сахарной свеклы, в частности, признаков филлотаксиса. Цветы (и плоды) на цветоносных побегах сахарной свеклы располагаются спирально, а признаки филлотаксиса (например, распределение числа спиралей на побегах) подчиняется закону нормального распределения. Аналогичный тип распределения характерен и для других репродуктивных признаков свеклы (число плодов на побегах, длина побегов). Число спиралей на единицу длины цветоносного побега также подчиняется закону нормального распределения и варьируют в выборке примерно в 4 раза, что определяется как длиной побега, так и плотностью размещения плодов.

В отличие от других репродуктивных признаков, признаки филлотаксиса относятся к пространственным (геометрическим) признакам, и в качестве модели при их описании использованы инварианты — золотая пропорция и числовые последовательности Фибоначчи. Для каждого побега был установлен индекс филлотаксиса (число левых и правых спиралей на побегах) путем сопоставления числа плодов на побегах и чисел Фибоначчи из трех рекуррентных числовых последовательностей. Рассмотрена связь индексов филлотаксиса с другими репродуктивными признаками. С одной стороны, показана независимость воспроизводства признаков филлотаксиса от количественных признаков (длина побегов и число спиралей на побегах), а с другой — независимость от изменчивости качественных признаков (число цветков в соцветиях — признак одно- многоростковости плодов). Обсуждается вероятный ход морфогенеза филлотаксисных признаков, которые,

с одной стороны, формируются в зависимости от активности морфогенов клетки, а, с другой, определяются симметрикой в различных структурах и частях растения, а также морфогенетическими полями, создаваемыми молекулами, клетками и растением в целом в ходе роста и развития.

Abstract. The variability of some reproductive characters in sugar beet, to be more exact the phyllotaxis characters was investigated. Flowers (and fruits) on the sugar beet floral shoot are arranged spirally. One of the phyllotaxis characters is a distribution of the number of spirals in the shoot. This character is subject to the normal distribution law. The same kind of distribution is typical for other reproductive characteristics in sugar beet (number of fruits on the shoot, length of shoot). The spiral number per length unit on the floral shoot are also obeying to the normal distribution and varying about 4 times. This character is defined as the shoot length and the fruit arrangement (dense or arrangement).

Unlike other reproductive characters, the phyllotaxis characters belong to the spatial (geometric) characters. By its description were used invariants as a model: the golden ratio and Fibonacci sequence. For each shoot was estimated a phyllotaxis index (the number of left and right spirals on the shoots) by comparing the number of fruits on the shoots and the Fibonacci numbers from three recurrent numerical successions. The relation of phyllotaxis indices and other reproductive characters was studied. Phyllotaxis characters are reproduced independently on both quantitative characters (length of shoots and number of spirals on the shoots) and quality characters (a flower number in inflorescences: unianthy–synanthy or mono–multigerms characters). It is discussed a probable morphogenesis process of the phyllotaxis characters, that on the one hand are formed depending on the cell morphogenesis activity, and on the other, are determined by symmetries of the some structures and parts of plants, and also morphogenetic fields created by molecules, cells and plant as a whole in the course of growth and development.

Ключевые слова: биосимметрия, гномонический рост, морфогенез, симметрия, спирали, филлотаксис, числа Фибоначчи.

Keywords: biosymmetries, gnomonics growth, morphogenesis, symmetry, spirals, phyllotaxis, Fibonacci number.

Филлотаксис, или листорасположение, представляет собой одну из форм симметрии у растений. Под симметрией же в широком смысле понимают инвариантность относительно любых преобразований, т. е. симметрия — это **неизменное в изменяющемся**. В начале XX в. Вернадский писал: «Принцип симметрии <...> уже более 100 лет как проник в науку в современной форме и раскрылся нам с поразительной яркостью в одной из наиболее совершенной отрасли физики — кристаллографии. Новым в науке явилось не выявление принципа симметрии, а выявление его всеобщности» [1, с. 64]. «Самым ярким периодом или рубежом в выявлении нового значения симметрии в науке, была деятельность Пьера Кюри, который придал ему наиболее общее звучание. **Он понимал симметрию как состояние пространства**. Без этого нового понимания теперь невозможно глубокое описание пространства, как и описание физического протяжения. <...> Другими словами, что он (*принцип Кюри*) является таким же по своему значению для физического пространства, каким является измерение для пространства геометрического» [2, с. 90].

В естествознании с симметрией связаны законы сохранения энергии и количества движения, фазовые переходы, структура кристаллов, строение атомов и молекул и пр. В биологии симметрия — это, прежде всего, закономерное расположение подобных частей тела относительно центра, оси или плоскости симметрии, а также целостное видение биологических объектов. «В биологии издавна существует иное, геометрическое континуальное видение организмов — как целостных форм. Законы телосложения организмов воплощены не только в их внешней форме, но и в структурных элементах —

органах, клетках, органеллах и макромолекулах. <...> Каждая из них наделена симметрией и связана отношением симметрии с другими биоморфами («симметрия симметрий»). Это видение биоморф представляет в биологии традиции геометрии. Соответствующий раздел биологии Ю. А. Урманцев назвал *биосимметрикой*¹» [3, с. 9–10].

Специальная форма симметрии — спирали² — геометрические структуры, возникающие в ходе развития и совмещающие два типа движений — вращательное и поступательное. По спирали размещаются листья на побегах (филлотаксис), спирально закручиваются усики растений, спиральные движения наблюдаются при росте корней, побегов и т. п. В ботанической литературе принято рассматривать взаиморасположение не столько листьев (филлотаксис), сколько их зачатков (*примордий*³), из которых впоследствии вырастают и листья, и цветки, и чешуйки, и колючки, и новые побеги. Другими словами, к филлотаксисным объектам относится не только листья, но и прицветники, лепестки, цветки, семена и плоды и т. д.

Исторически исследования филлотаксиса относятся к особому разделу морфогенеза, касающегося принципов образования динамически формирующихся в ходе развития геометрических признаков растений. Морфогенез, в частности, включает процессы образования спиралей в конусах нарастания побегов в ходе клеточных делений [4]. «Спиральный филлотаксис характеризуется следующими особенностями: новообразующиеся листовые зачатки возникают поочередно, и ни один последующий зачаток не располагается точно над каким-либо из возникших ранее. <...> Поочередно возникающие листовые зачатки <...> оказываются повернутыми относительно предыдущего вокруг оси стебля на угол Фибоначчи (приблизительно $137^{\circ}30'28''$)» [5, с. 62]. «Леонардо да Винчи отмечает, что угол между вновь появляющимся листом и его предшественником (называемый *углом расхождения*) почти всегда постоянен. <...> Французский ботаник XIX века Луи Браве и его брат Огюст (известный физик), обнаружили, что *угол расхождения листьев у многих видов растений приближается к величине $360^{\circ}/2,618 \dots = 137^{\circ}30'28''$, где 2,618 ... квадрат числа Φ (золотое сечение)*» [6].

Динамика увеличения числа витков спиралей во времени у биообъектов обозначают термином *гномоническое расширение*⁴. «Существуют интересные примеры того, как осуществляется рост. <...> Одной из математических характеристик является то, что все фигуры, рост которых происходит в соответствии с гномоническим расширением, образует пересечения, на которых можно строить спирали. Эти формы <...> присутствуют в природе везде: закручивающие в спираль стволы огромных эвкалиптовых деревьев <...> раковины моллюсков, в частности, раковина моллюска *Nautilus pompilius*, которая следует спирали в соответствии с Золотой пропорцией. Спирали можно найти в отдельных соцветиях подсолнечника, в наружном контуре какого-либо сердцеобразного листа. <...> Все они являются результатом процесса гномонического роста» [7, с. 66].

У спиралей нет плоскости симметрии, поскольку они существуют в двух модификациях — левой (раскручивается по часовой стрелке) и правой (раскручивается против часовой стрелки). «Теория филлотаксиса ограничена спиральным (винтовым) расположением

¹*Биосимметрика* — «наука о симметризации и диссимметризации в живой природе; иначе — это наука о биологических инвариантах, в том числе о законах сохранения и соответствующих группах преобразований, а также случаях их нарушения в живой природе» [4, с. 161].

²*Спираль* (изгиб, извив) — а) плоская спираль — кривая, многократно обходящая некоторую фиксированную точку O, приближаясь к ней с каждым обходом или удаляясь от нее. б) пространственная спираль — кривая, многократно обходящая вокруг некоторой оси (например, винтовая спираль). Пример винтовой спирали — двойная спираль молекулы ДНК и др.

³*Примордий* — зачаточный, еще не дифференцированный орган растения. Нерасчлененный зачаток листа в виде бугорка или валика на конусе нарастания побега, состоящий из однородных меристематических клеток. Примордием называют также зачатки других боковых органов: почек, частей цветка (чашелистиков, лепестков, тычинок).

⁴*Гномон* — «Герон из Александрии определяет его следующим образом: «Гномон представляет собой какую-либо фигуру, которая, будучи, прибавлена к первоначальной фигуре составляет итоговую фигуру аналогичную первоначальной» [7, с. 65].

боковых фитомеров. Спиральная линия, называемая *генетической спиралью*, прослеживается на стебле (побеге), начиная от верхушечной почки до основания стебля, и проходит через основания всех листьев. Более точно, существует пара спиралей, *правая и левая, и поэтому генетическая спираль могла бы именоваться двойной*» [3, с. 204].

Симметрия тесно связана с процессами морфогенеза. Очевидно, что геометрия отдельных молекул и надмолекулярных структур, возникающих в ходе метаболизма, не может не влиять на процессы морфогенеза, направляя их в определенные русла. Если частям и структурам растущих растений присущи определенные типы симметрий, то это позволяет рассматривать их вкуче с общими процессами морфогенеза, которые детерминированы не только активностью генов, эпигенов, их продуктов и продуктов метаболизма, но и геометрией органических и неорганических молекул, клеток, органов и тканей [4; 8]. *Процессы симметризации и десимметризации биоструктур клеток являются самостоятельными атрибутами морфогенеза (наряду с активностью генов и эпигенов), определяющими фенотипическую изменчивость морфологических признаков растений* [8; 9]. Подобные соображения тем более актуальны, что морфогенез как процесс не может контролироваться информацией с молекул ДНК, расположенных в ядрах клеток [10].

В рамках описания изменчивости репродуктивных признаков у сахарной свеклы, в статье рассмотрены изменчивость количественных (мерных и счетных) и качественных признаков (признак одно– многоростковости), а также признаков филлотаксиса различные спиральные паттерны распределения плодов на цветоносных побегах. Описание изменчивости филлотаксисных (пространственных) признаков у сахарной свеклы осуществлено с использованием числовых природных инвариантов (Золотая пропорция, числа Фибоначчи) и методов биометрического анализа.

Материал и методика

Материал. В качестве материала для исследования использованы растения второго года жизни поколения A_3 из популяции одностебельных форм сахарной свеклы, репродуцирующих семена партеногенетически [11]. Всего взяты образцы от 162 растений. У свеклы цветки на побегах закладываются в пазухах прицветных листьев: по одному цветку в пазухе у раздельноцветковых (РЦ) форм, и по 2 или более цветков у сроссноцветковых (СЦ). Из одиночных цветков свеклы формируются одиночные плоды, из сросшихся цветков — соплодия–клубочки. РЦ–СЦ признак (или признак одно– многоростковости плодов) наследственно детерминирован и контролируется $M-t$ локусом [12], локализованным во второй группе сцепления генома свеклы [13]. Для биометрического описания изменчивости использовали выборку цветоносов первого порядка со сформированными плодами (Рисунок 1). У каждого побега отмечали: а) длину побега в сантиметрах (от первого плода в основании побега до последнего на вершине); б) общее число сформированных плодов на побеге; в) фенотип побегов по РЦ–СЦ признаку.

Числовые ряды Фибоначчи. В качестве модели для описания изменчивости спирального расположения на побегах использованы инварианты — числовые ряды Фибоначчи [7; 14] — путем сопоставления этих чисел с числом плодов на побегах. Так как ряды Фибоначчи прерывны, и каждый ряд в отдельности не покрывает интервал необходимых числовых значений, то числа плодов на побегах соотносили с тремя рядами (A , B и C), задаваемые тремя парами исходных чисел (1,2; 1,3; 1, 4). Это дает три рекуррентные последовательности чисел — 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89... — ряд A ; 1, 3, 4, 7, 11, 18, 29, 47, 76... — ряд B ; 1, 4, 5, 9, 14, 23, 37, 60, 97... — ряд C . Пределом отношений для любых двух соседних чисел (большого к меньшему) у всех трех последовательностей (A , B и C) служит одно и то же трансцендентное число Φ (1,618...) — Золотая пропорция [7; 14]. Различия в трех числовых последовательностях определяется начальными цифрами и, как следствие этих различий, по-разному идет рост суммы членов от начала ряда до определенного члена последовательности. Например, сумма первых десяти членов последовательности A равна

231, последовательности В — 318, последовательности С — 407. Члены трех последовательностей удовлетворяют рекуррентному соотношению (1):

$$G_n = G_{n-1} + G_{n-2} \quad (1)$$

Классификация побегов по спиральности. В статье, наряду с изменчивостью мерных и счетных репродуктивных признаков — длина цветоносных побегов и число плодов — описывается филлотаксисные (пространственные) признаки побегов с помощью инвариантов (Золотая пропорция и числа Фибоначчи). Число плодов (N) на каждом побеге из выборки можно соотнести с тройкой чисел (n_1, n_2, n_3) из рекуррентных последовательностей (A, B, C), связанных пропорцией (2):

$$n : n\Phi : n\Phi^2 \quad (2).$$



Рисунок 1. Различия в плотности размещения плодов на цветоносных побегах у сахарной свеклы.

Сопоставляя N с тройкой чисел, представленных в последовательностях (A, B, C) , можно классифицировать побеги по трем типам филлотаксиса (A, B, C) . Приравняв N и n_3 и разделив N на 2,618 ..., находим число спиралей на побеге (n_1) (формула 2). Другими словами, меньшее число в тройке (2) совпадает с общим числом спиралей на побеге, получаемом от деления N на 2,618 Например, если число плодов на побеге $N = 78$ штук, то это число близко к одному из чисел в тройке чисел из последовательности B (29, 47, 76) и этот побег относили к ряду B ($78 : 2,618 \dots = 29,8$). Если число плодов N на побеге оказалось равным 88, то оно близко к одному из чисел в тройке 34, 55, 89 из последовательности A и этот побег отнесен к ряду A ($88 : 2,618 \dots = 33,6$) и т.д. Эти соотношения числа плодов на побегах с числами из трех последовательностей Фибоначчи позволяет сформировать три типа филлотаксисных индексов (A, B и C) и перейти от счетного признака (число плодов на побеге) к геометрическому — индексу филлотаксиса, характеризующего общее число спиралей (парастих), сформированных на цветоносных побегах.

В свою очередь у растений число левых и правых спиралей (парастих) также соответствует членам рекуррентных последовательностей: число спиралей **по и против** часовой стрелки, соответствуют двум соседним числам (k, l) в рядах Фибоначчи (каким именно — зависит от длительности и скорости роста, от вида растений и пр.). Отношение числа правых (k) и левых (l) парастих⁵ к числу листьев на стебле определяют термином «индекс филлотаксиса» [3]. Если определено общее число спиралей (n_1), то предыдущее два числа в последовательностях будет соответствовать числу левых (l) и правых (k) спиралей на побеге.

Изменчивость числа спиралей на побегах оценивали дважды: а) в выборке побегов разной длины; б) в выборке отрезков равной длины. Так как взятые для наблюдения побеги имели длину от 11 до 53 см, то по каждому побегу были рассчитаны число плодов, приходящихся на 10 см длины, и путем деления полученного числа плодов на трансцендентное число 2,618 ... находили число спиралей (парастих), приходящихся на 10 см.

Классификация побегов по РЦ–СЦ признаку. По РЦ–СЦ признаку (одно–многооростковость плодов) выделили три фенотипа: а) побеги с одиночными цветками относили к РЦ фенотипу “1”; б) побеги, у которых большая часть плодов были одиночными, а меньшая часть представлена сдвоенными соплодиями относили к РЦ фенотипу “1–2”; в) побеги с преобладанием сдвоенных соплодий к СЦ фенотипу “2–1” [15].

Статистическая обработка. Подсчет дисперсии (σ^2), среднего арифметического (\bar{x}) и его ошибки (m), а также коэффициентов вариации (CV) находили по формулам биометрической статистики [16]. Для оценки зависимости распределений цифр для многопольных таблиц использовали статистический критерий согласия G (G –statistics) (формула 2) [17].

$$G = 2 \left(\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k z_{ij} \ln z_{ij} - \sum_{i=1}^m \left(\sum_{j=1}^k z_{ij} \right) \ln \left(\sum_{j=1}^k z_{ij} \right) - \sum_{j=1}^k \left(\sum_{i=1}^m z_{ij} \right) \ln \left(\sum_{i=1}^m z_{ij} \right) + n \ln n \right) \quad (2)$$

где m — число строк в таблице (от $i = 1$ до $i = m$), k — число столбцов (от $j = 1$ до $j = k$).

Цель настоящей статьи — с помощью числовых инвариантов и методами биометрической статистики описать морфологические признаки цветоносных побегов сахарной свеклы. Размещение плодов на побегах позволяет рассматривать побеги как

⁵ *Парастиха* — условная спиральная линия, соединяющая основания всех листьев, располагающихся на участке стебля, ограниченного одной ортостикой. *Ортостикха* — условная линия, обозначающая вертикальный ряд листьев на стебле, и проводимая через основания листьев, сидящих точно друг над другом.

структуру со спиральной симметрией и оценивать изменчивость пространственного (геометрического) признака (число спиралей) с помощью стандартных методов биометрии. Это позволяет обсуждать процессы морфогенеза как у мерных (длина побегов) и у счетных (число плодов) признаков, так и у пространственных признаков (спиральность размещения плодов на побегах). Рассмотрение геометрических признаков позволяет обсуждать природу наследования таких признаков, каким является спиральное расположение цветков и плодов на побегах в рамках идей биосимметрии [3].

Результаты и их обсуждение

На Рисунке 2а показана изменчивость длины побегов (*мерный признак*), граница варьирования которых составила от 11 до 53 см. Изменчивость длины побегов подчиняется закону нормального распределения ($\bar{x} > \sigma^2$), среднее арифметическое равно $\bar{x} = 30,1 \pm 0,76$ см, коэффициент вариации (*CV*) составил 16,28%. На Рисунке 2б показана изменчивость числа плодов на побегах (*счетный признак*), которые также подчиняется закону нормального распределения ($\bar{x} > \sigma^2$), а вариация числа плодов на побегах составила от 20 до 143 штук. Среднее арифметическое числа плодов на побегах составило величину $\bar{x} = 69,5 \pm 0,63$, а коэффициент вариации $CV = 11,53\%$.

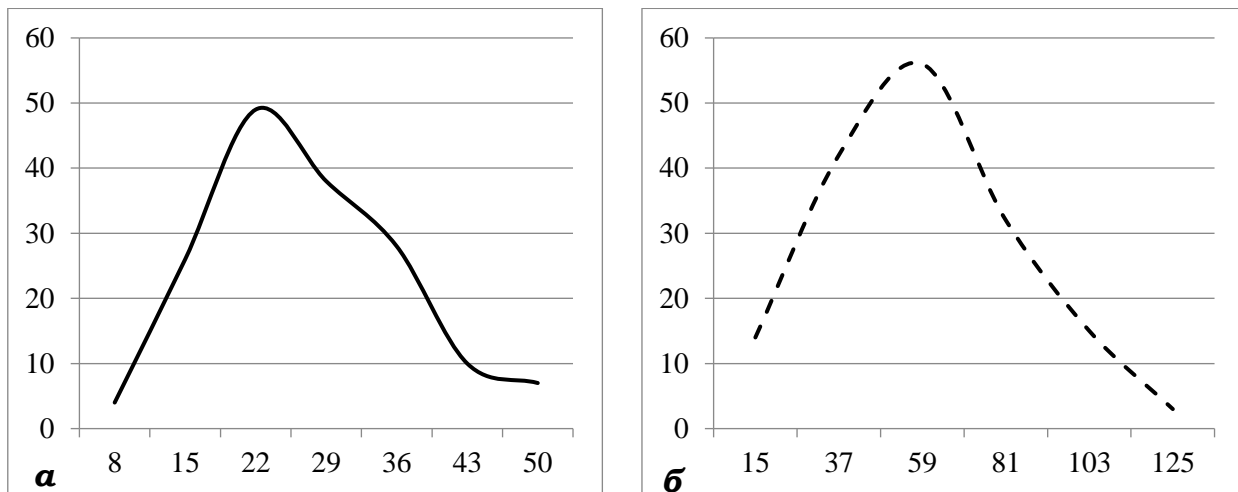


Рисунок 2. Изменчивость по длине цветonoсных побегов, см (а) и числу плодов на цветonoсных побегах, шт. (б).

Изменчивы и признаки симметрии, например, индекс филлотаксиса, по которому побеги сильно различаются (Таблица 1). В обследованной выборке из 162 побегов 41 (25,3%) имеют индекс филлотаксиса на основе последовательности *A*, 74 (45,7%) на основе филлотаксисной последовательности *B* и 47 (29,0%) на основе последовательности *C*. У побегов, отнесенных к последовательностям *A*, длина побегов варьируют от 15 до 92 см, у побегов, отнесенных к последовательностям *C*, длина варьируют от 15 до 118 см, причем именно в эту группу включено большая часть побегов с наибольшей длиной (от 93 до 118 см). У обеих групп распределение побегов по длине асимметричное. В противоположность этому распределение побегов по длине в группе *B* почти симметричное и осуществляется в соответствии с законом нормального распределения. Индекс филлотаксиса можно рассматривать как новый признак, характеризующий «спиральное расположение плодов на побегах». Так как индекс филлотаксиса определяли по числу плодов на побегах, то распределение побегов с разным числом плодов относительно трех типов индексов (*A*, *B* и *C*) не случайно (Таблица 1) ($G = 75,62$; $df = 8$, $P_{0,95} = 15,5$; $P_{0,99} = 20,1$).

Другим параметром, характеризующим симметрию распределения плодов на побегах, являются размеры шагов спиралей (число парастих) и их изменчивость (Рисунок 3 а и б). В исследуемой выборке число парастих на побегах варьировало от 6 до 55 на побег со

средним арифметическим равным $\bar{x} = 26,5 \pm 0,3$, а $CV = 17,40\%$. Как и у других количественных признаков (длина побегов, числа плодов на побегах), изменчивость геометрического признака — число спиралей на побегах — также подчиняется закону нормального распределения ($\bar{x} > \sigma^2$).

Таблица 1.

СВЯЗЬ ЧИСЛА ПЛОДОВ НА ЦВЕТОНОСНЫХ ПОБЕГАХ С ТИПАМИ ИНДЕКСА ФИЛЛОТАКСИСА (A, B, C)

Число плодов на побегах / индексы филлотаксиса	A	B	C	Итого
15–40	5	6	9	20
41–66	17	14	15	46
67–92	18	43	3	64
93–118	0	4	20	24
119–144	1	7	0	8
Итого:	41	74	47	162

Для сравнения плотности спиралей на побегах подсчитывали число спиралей, приходящихся на 10 см длины побегов. С этой целью общее число плодов делили на длину побега (число плодов на 1 см) и умножали на 10, а полученное число плодов делили на трансцендентное число 2,618... Как следует из данных представленных на Рисунке 3 число парастих на 10 см длины побегов варьирует от 3,3 до 12,3, а среднее арифметическое равно $\bar{x} = 9,0 \pm 0,20$. Изменчивость числа парастих на побегах, как и изменчивость других количественных признаков (мерных и счетных), подчиняется закону нормального распределению ($\bar{x} > \sigma^2$). CV числа парастих на побегах равной длины равен 37,92%, и он вдвое превышает аналогичный показатель изменчивости в общей выборке (CV = 17,4%). Так как CV показывает долю в процентах значение сигмы от среднего арифметического, то источником изменчивости в первом случае были число оборотов спиралей (Рисунок 3 а) и длина побегов, а во втором только число спиралей на побегах (Рисунок 3 б).

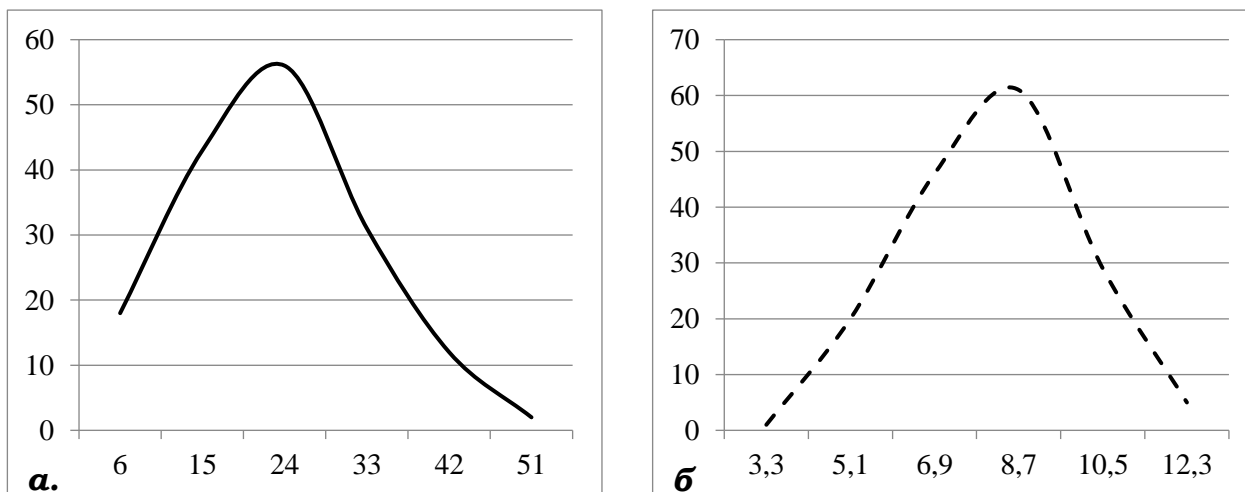


Рисунок 3. Число спиралей на цветоносных побегах (а) и число спиралей на 10 см цветоносных побегов (б).

В Таблице 2 показано соответствие между изменчивостью числа спиралей на побегах длиной 10 см (вертикальный столбец) и тремя группами индексов филлотаксиса. Распределение числа парастих у побегов относительно трех типов индексов примерно одинаковое. Все побеги длиной 10 см имели в среднем примерно одно и то же распределение числа спиралей на побегах (8,7–10,4). Как следует из материалов Таблицы 2, изменчивость числа парастих, как и длина побегов (Рисунок 1), никак не связаны с индексами

филлотаксиса. Эти два репродуктивных признака формируются и распределяются независимо ($G = 14,42$, $df = 10$, $P_{0,95} = 18,3$).

Таблица 2.

ВЗАИМНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛА СПИРАЛЕЙ НА ПОБЕГАХ ДЛИНОЙ 10 СМ
 С ТРЕМЯ ТИПАМИ ИНДЕКСОВ ФИЛЛОТАКСИСА (А, С, В)

Число спиралей на 10 см / числовые индексы	А	С	В	Итого
3,3–5,0	0	0	1	1
5,1–6,8	6	8	6	20
6,9–8,6	10	23	13	46
8,7–10,4	15	25	21	61
10,5–12,2	6	18	5	29
12,3–14,0	4	0	1	5
Итого	41	74	47	162

В Таблице 3 показана связь числа парастих на отрезках побегов длиной 10 см с распределением побегов по РЦ–СЦ фенотипу. Из общего числа проанализированных побегов 103 (63,6%) представлены РЦ фенотипом 1, 20 побегов (12,3%) — РЦ фенотипом 1–2 и 39 (24,1%) — СЦ фенотипом 2–1. Как следует из материалов таблицы, плотность размещения спиралей на побегах (число парастих) и фенотипы побегов по РЦ–СЦ признаку независимы ($G = 7,22$; $df = 10$, $P_{0,95} = 18,3$). Это означает, что морфогенетические процессы формирования спиралей и закладка новых цветков на побегах (РЦ–СЦ фенотип) реализуются независимо. Если рост побегов и формирование спиралей отражают общий ход (процессов) морфогенеза, то закладка сдвоенных цветков на побегах отражает процесс дифференциации тканей отдельного цветка. Процесс формирования соцветий на побегах свеклы примерно следующий: в пазухах прицветных листьев закладываются единичные цветки; а второй и последующие цветки в соцветиях–клубочках закладываются на цветоножке первого цветка [18]. Другими словами, закладка второго и последующего цветков в соцветиях (СЦ фенотип) указывает на реализацию нового морфологического процесса — закладка новых цветков на основе тканей уже заложенных цветков.

Таблица 3.

ВЗАИМНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОБЕГОВ ПО ЧИСЛУ ПАРАСТИХ НА 10 СМ И
 РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ТРЕМ РЦ–СЦ ПРИЗНАКАМ

Число парастих на 10 см / РЦ–СЦ	1	1–2	2–1	Итого
3,3–5,0	1			1
5,1–6,8	16	2	2	20
6,9–8,6	27	7	12	46
8,7–10,4	39	6	16	61
10,5–12,2	17	5	7	29
12,3–14,0	3		2	5
Итого	103	20	39	162

В Таблице 4 показано взаимное распределение трех типов индекса филлотаксиса (А, В и С) с тремя фенотипами побегов по РЦ–СЦ признаку. На побегах односторонних форм свеклы закладываются либо только одиночные цветки, либо одиночные и сдвоенные цветки (соцветия), формируя побеги двух РЦ фенотипов (1 и 1–2), либо побеги СЦ фенотипов (2–1). Многочисленными исследованиями показано, что РЦ–СЦ признак наследственно детерминирован и в гибридных поколениях наследуется по моногибридной схеме (локус $M-m$) [12; 15]. Кроме того, РЦ–СЦ признак воспроизводится как эпигенетический, т. е. фенотипы побегов в ходе развития меняют свой фенотип [19]. У побегов РЦ фенотипа 1 распределение по трем типам индексов составляет пропорцию 27 (А) : 44 (В) : 32 (С) или в процентах 26,2% (А) : 42,7% (В) : 31,1% (С). Иначе распределены по индексам

филлотаксиса побеги другого РЦ фенотипа (1–2) и СЦ фенотипа (2–1). У побегов фенотипа 1–2 индексы филлотаксиса в процентах представлены как 15% (А) : 75% (В) : 10% (С). У побегов фенотипа 2–1 это соотношение другое — 28,2% (А) : 38,5% (В) : 33,3% (С). Таким образом, если распределение побегов по РЦ–СЦ фенотипу относительно числа парастих на побегах независимо (Таблица 3), то оно также независимо и от другого признака — индекса филлотаксиса (А, В, С) ($G = 8,68$; $df = 4$, $P_{0,95} = 9,49$) (Таблица 4).

Таблица 4.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТРЕХ ТИПОВ ИНДЕКСОВ ФИЛЛОТАКСИСА (А, В, С)
 С РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ ПОБЕГОВ ПО РЦ–СЦ ФЕНОТИПАМ

РЦ–СЦ фенотипы / Числовые ряды	А	В	С	Итого
1	27	44	32	103
1–2	3	15	2	20
2–1	11	15	13	39
Итого	41	74	47	162

Паттерны спирального расположения частей растений (листьев, чешуек, семян и пр.) моделируются законами гармонии, численное выражение которых Золотые пропорции и числа Фибоначчи [6; 14]. Репродуктивный признак (число плодов на побегах), учитывая спиральное расположение плодов, можно преобразовать в индекс филлотаксиса, отнеся побеги с определенным числом плодов к одной из числовых последовательностей Фибоначчи (А, В, С). Использование трех рекуррентных последовательностей связано с тем, что числовые ряды прерывны и нарастание числовых значений в последовательностях ($A < B < C$) происходят с разной скоростью, что коррелирует с процессами морфогенеза и нарастанием цветков на побегах.

Отметим, что рост цветоносных побегов в длину не детерминирован, листочки закладываются в апексах строго по спиралям, а в пазухах этих листочков закладываются цветки (плоды). Итоговый паттерн распределения плодов и соплодий определяется как длиной побега, так и плотностью размещения на нем плодов (шаг спирали у разных побегов различен). Из наблюдений следует, что число парастих у побегов варьирует от 8 до 35 на побег или от 3,5 до 13,5 на отрезках длиной 10 см. Показано, что изменчивость числа спиралей носит независимый от длины побегов характер (Таблица 3).

Показано, что индексы филлотаксиса не связаны ни с длиной побегов, ни с числом парастих, сформированных на побегах. Не связаны они и с закладкой на побегах одиночных, либо сдвоенных цветков (РЦ–СЦ признак). Другими словами, индексы филлотаксиса на побегах не сочетается с процессами формирования соцветий на побегах (РЦ–СЦ признак). РЦ–СЦ признак контролируется локусом *M–m* [12], но характер воспроизводства этого признака в ряду поколений носит эпигенетический характер [19]. Другими словами, наблюдается инвариантность признаков филлотаксиса от процессов формирования количественных и качественных признаков, каковыми являются длина побегов (мерный признак) и число цветков и плодов (счетный признак) на них сформированных, а также формирование одиночных или сдвоенных цветков (РЦ–СЦ признак — менделевский признак).

Из общего курса генетики известно, что всю совокупность признаков у растений условно делят всего на две группы — качественные (менделевские) и количественные; первые наследуются в ряду поколений по моно– или олигогенной схеме, вторые — полигенно. Предполагается, что при полигенном контроле признака реализуется кумулятивный эффект действия множества генов, формируя в ходе развития сложный признак, что в итоге дает нормальное распределение изменчивости фенотипов в выборочных наблюдениях. В рамках геноцентрической парадигмы (ГЦП) наследования используют такие симулякры как «один ген — один признак», «два гена — один признак», «три гена — один признак» и т. д., а для сложных (количественных) признаков — полигенный тип детерминации. В совокупности, в рамках ГЦП представления о наследовании строятся в рамках логической конструкции

«чертеж–изделие», предполагающей, что генотип растения («чертеж») полностью определяет разнообразие его фенотипов («изделие») [20]. В рамках эпигенетической (альтернативной) парадигмы (ЭГП) наследования не предполагается прямая зависимость реализации признаков от активности определенного числа генов, а рассматривается взаимодействие активности генов и эпигенов в рамках целостного процесса морфогенеза реализуемого в ходе развития [21; 10; 22; 23].

Дихотомическая классификация признаков в рамках ГЦП и способы их наследования при воспроизводстве в ряду поколений не может охватить реальное многообразие: в схему не укладывается изменчивость пространственных (геометрических) признаков. Более того, отметим, что спиральность биоструктур связана также с особой проблемой морфогенеза — формирование в потомстве зеркальных биоизомеров [5]. В частности, у свеклы описаны левые и правые изомеры плодов, лево– и право закрученные бороздки корней и др. [24]. Это означает, что в рамках ГЦП не предусматривается анализ изменчивости геометрических признаков, формирующихся в ходе морфогенеза (признаки симметрии, изомерии, филлотаксиса и др.).

Для понимания природы воспроизводства в ряду поколений геометрических признаков примем, что морфологические изменения в ходе эмбриогенеза, роста и развития определяется двумя типами информации: а) клеточной (продуктами активности геномов и эпигеномов — морфогены клеток) [25]; б) внеклеточной (самовоспроизводство, самосборка), которую в совокупности можно обозначить как пространственная активность морфогенетических полей. Морфогенетическое поле точно определить невозможно и его, вероятно, можно уподобить силовому полю в физике, когда на каждую точку пространства действует определенная по величине и направлению сила (например, температурное поле, поле освещенности и пр.). «Поле имеет значение нормирующей инварианты стерических параметров, протекающих в живых системах молекулярных процессов» [26, с. 172]. Морфогенетические поля определяют и вектор, и динамику пространственной информации в ходе роста и развития организма. Компонентами такого поля являются разные типы симметрий молекул, синтезируемых в клетках, а также разные типы симметрий у надмолекулярных структур, реализуемых непрерывно в ходе метаболизма, роста и развития клеток, тканей, органов растения. Другими словами, геометрия молекул, синтезируемых в ядре клеток и участвующих в процессах метаболизма, а также геометрия вновь образуемых надмолекулярных структур, частей клеток, тканей, органов, можно в совокупности составляют пространственное поле симметрий, регулирующее морфогенетический процесс.

Таким образом, морфогенез, с одной стороны, связан с активностью генов и эпигенов в клетках [25], а, с другой стороны, он реализуется в рамках процессов самовоспроизводства биоструктур в соответствии с физико–химическими и пространственно–геометрическими характеристиками поля (биосимметрика). «Геном и морфогенез — сущности совершенно разного порядка. <...> Морфогенез — это разворачивающийся в пространстве–времени континуальный <...> процесс. Даже если принять, что каждый шаг морфогенеза связан с активацией или репрессией определенных генов <...>, то пространственно временное расписание активации/репрессии генов должно определяться не ими самими, а ... эпигенетическими факторами, прямо или косвенно связанными с морфогенезом» [10, с. 29]. Ход биохимических реакций и процессы диффузии продуктов этих реакций определяются геометрией участвующих в этих процессах молекул. Признаки симметрии важны не только с точки зрения реализации каскадов ана– и катаболических реакций в клетках, но и для воспроизводства новых типов симметрий в морфогенетическом пространстве клеток и тканей.

Если геометрические преобразования в ходе морфогенеза у растений и животных не регулируется напрямую информацией, содержащейся в нуклеотидных последовательностях ДНК, то свойства самих нуклеиновых кислот непосредственно определяются их геометрией. Молекулы ДНК присуща спиральная структура, утрата которой ведет к утрате их

кодирующей способности. Другими словами, информационная функция ДНК складывается из двух компонентов: из порядка нуклеотидов в триплетных кодонах, и из геометрии (конформации) самих ДНК полимеров, определяющих их функцию. «Носителем постоянства является не только сочетание нуклеотидов в молекулах ДНК, но также ее **винтовая форма**, которая отвечает за способность к воспроизводимости ДНК. Эта форма, являющаяся особым типом в группе регулярных спиралей, основана на постоянных геометрических пропорциях» [7, с. 4]. Таким образом, законы биосимметрии распространяются на все уровни организации, включая и уровень молекул ДНК в клетках, а значит, геометрическая информация присуща всем частям клетки, всем органам и тканям развивающегося растения.

Филлотаксис у растений может быть *плоскостным или цилиндрическим*. Например, у подсолнечника в семенной корзинке спирали хорошо различимы глазом, а при цилиндрическом (плоды на побегах свеклы) учет правых и левых винтовых спиралей глазомерно затруднен, однако, хорошо описываются природными инвариантами Золотой пропорцией и числами Фибоначчи. *Использование в описательных процедурах природных инвариантов позволяет отнести филлотаксис у растений к особой группе морфологических признаков, обозначаемых как пространственные (геометрические) признаки. Формирование и воспроизводство таких признаков в ряду поколений происходит вне рамок представлений о наследовании, постулируемых ГЦП и ЭГП наследования, а относятся к разделу воспроизводства признаков биосимметрии.*

Симметрия, с одной стороны, присуща всем без исключения структурам молекулярного и надмолекулярного уровней, а с другой, симметризация развивается непрерывно в процессе роста и развития растений. Эти представления о динамике симметрий у растений в ходе их роста и развития наглядно иллюстрируется филлотаксисом. Например, именно морфологические поля определяют *гномонический рост побегов, приводя к увеличению числа листьев и цветков на побегах, формирующих признаки филлотаксиса*. Внутренние и внешние условия, складывающиеся внутри и вокруг зачатков растения, напрямую влияют на морфогенез побегов и формируемые типы симметрии. Гномонический рост связан с формированием гиперболических спиралей в тканях растущего зародыша. «Украинский архитектор Олег Боднар <...> решил «загадку филлотаксиса», представленную числовой последовательностью Фибоначчи. Моделируя рост объектов филлотаксиса, он использовал понятие «гиперболического поворота» <...> и так называемые «золотые» гиперболические функции. <...> Из исследований Боднара вытекает <...> предположение, что именно этот класс гиперболических функций, обладающих рекуррентными свойствами, **лежит в основе геометрии живой природы**» [14, с. 188].

Методологическая значимость биосимметрии вытекает из очевидного факта, что морфология цветков играет важную роль в таксономии. Симметрия цветков — это видовой и родовой признак и признак ботанического семейства. Именно симметрия цветочных структур была положена в основу первой в ботанике классификации растений, предложенной К. Линнеем почти 280 лет тому назад. «Наиболее известная система классификации, составленная К. Линнеем, называлась «Система пола». <...> Опубликование «Системы пола» имело шумный успех, объясняющийся тем, что это была первая система, которая позволила практически узнавать многие растения и каталогизировать их» [27, с. 373]. Вариации в симметрии у растений одной популяции можно отнести к геометрической изменчивости, что затрагивает «сакральную» значимость симметрии цветков и геометрических признаков в таксономии растений.

Историческую роль геометрической изменчивости в понимании эволюции растений и способах их воспроизводства можно проиллюстрировать историческими наблюдениями за **пелорическими** цветками у видов с зигоморфными цветками. Впервые пелорические цветки описаны у льнянки (*Linaria vulgaris*) К. Линнеем в 1744 г., у которых радикально изменен морфогенез — двусторонняя симметрия цветков заменена на радиальную. До данным Г. Де-Фриза, пелории наследуются как обычный менделевский признак [28]. Удивительным оказалось то, что геометрические изменения в строении цветков льнянки оказались не

связанными с изменениями в геноме растений. У форм льнянки с зигоморфными и пелорическими цветками нет различий в нуклеотидных последовательностях ДНК, но есть различия в уровне метилирования отдельных частей генома [29; 20]. Случай с пелориями у льнянок относят к наиболее известным примерам изменчивости признаков симметрии у цветков, описываемых в рамках эпигенетической парадигмы наследования. Однако, вероятно, этот признак должен быть одновременно рассмотрен и с точки зрения воспроизводства признаков симметрии (биосимметрии) при репродукции.

Выводы

Исследована изменчивость репродуктивных признаков у сахарной свеклы, относящихся к категориям количественных, качественных и геометрических. К числу геометрических относятся признаки филлотаксиса — спиральное расположение цветов и плодов на цветоносных побегах сахарной свеклы. Показано, что как количественные признаки (длина побегов и число плодов на побегах), так и признаки филлотаксиса (распределение спиралей на побегах) подчиняется закону нормального распределения.

Признаки филлотаксиса относятся к особой группе пространственных (геометрических) признаков, и в качестве модели при их описании использованы числовые инварианты — Золотая пропорция и последовательности чисел Фибоначчи. Для побегов был установлен индекс филлотаксиса (число левых и правых спиралей на побегах). Исследована связь индексов филлотаксиса с другими репродуктивными признаками и показано, независимость их воспроизводства как от количественных, так и качественных признаков свеклы.

Рассмотрен вероятный ход формирования филлотаксисных признаков, которые, с одной стороны, определяется активностью морфогенов и эпигенов клетки, а, с другой, симметрикой различных структур и частей растения, морфогенетическими полями, создаваемыми молекулами, клетками, органами тканями в ходе роста и развития растений.

Список литературы:

1. Вернадский В. И. Науки о жизни в системе научного знания // Тр. по философии естествознания (Библиотека тр. В. И. Вернадского). М.: Наука, 2000. С. 414–451.
2. Аксенов Г. П. В. И. Вернадский о природе времени и пространства. М.: Красанд, 2010. 352 с.
3. Заренков Н. А. Биосимметрия. М.: Книжный дом «Либроком», 2009. 320 с.
4. Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии (философские и естественнонаучные аспекты). М.: Мысль, 1974. 232 с.
5. Касинов В. Б. Биологическая изомерия. Л.: Наука, 1973. 267 с.
6. Газале М. Гномон. От фараонов до фракталов. Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2002. 272 с.
7. Лолор Р. Сакральная геометрия. Философия и практика. М.: Варфоломеев А. Д., 2010. 112 с.
8. Малецкий С. И. Геометрические свойства наследственности у растений // Достижения и проблемы генетики, селекции и биотехнологии. Киев: Логос, 2012. Т. 4. С. 144–150.
9. Малецкий С. И. Воспроизводство в рамках биосфероцентрической парадигмы жизни Владимира Вернадского // Бюллетень науки и практики. Электрон. журн. 2016. №4 (5). С. 12–43. Режим доступа: <http://www.bulletennauki.com/maletskii> (дата обращения 15.01.2017). DOI: 10.5281/zenodo.53991.
10. Белоусов Л. В. Морфогенез, морфомеханика и геном // Вестник ВОГиС, 2009. Т. 13 (1). С. 29–35.
11. Малецкий С. И., Малецкая Е. И., Юданова С. С. Новая технология воспроизводства семян у сахарной свеклы (партеногенетический способ) // Тр. Кубанского ГАУ, 2015. Вып. 3 (54). С. 204–213.
12. Savitsky V. F. Inheritance of the number of flowers in flowers clusters of *Beta vulgaris* L. // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol., 1954. V. 8 (2). P. 3–15.

13. Wagner H., Weber W. E., Wricke G. Estimating linkage relationship of isozyme markers and morphological markers in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) including families with distorted segregations // *Plant Breeding*, 1992. V. 108 (2). P. 89–96.
14. Стахов А. П. Золотое сечение, священная геометрия и математика гармонии // *Метафизика. Век XXI. Сб. трудов*. М.: Бином. Лаборатория знаний, 2006. С. 174–215.
15. Малецкий С. И., Шавруков Ю. Н., Вепрев С. Г. и др. Одноростковость свеклы (эмбриология, генетика, селекция). Новосибирск: Наука, 1988. 168 с.
16. Урбах В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.
17. Weber E. *Gründriss der Biologischen Statistik*. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1986. 652 s.
18. Savitsky E. I. Embryology of mono- and multigerm fruits in the Genus *Beta* L. // *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technology*. 1950. V. 6. P. 160–164.
19. Maletskii S. I. Epigenetical variability of the unianthy and synanthy expression in sugar beet // *Sugar Tech*. 1999. V. 1 (1/2). P. 23–29.
20. Jablonka E., Lamb M. J. The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis // *Вестник ВОГиС*. 2008. Т. 12(1/2). С. 242–254.
21. Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // *На пути к теоретической биологии*. М.: Мир, 1970. С. 108–115.
22. Малецкий С. И., Роик Н. В., Драгавцев В. А. Третья изменчивость, типы наследственности и воспроизводства семян у растений // *Сельскохозяйственная биология*. 2013. №5. С. 3–29.
23. Мелони М., Теста Дж. Обзорное рассмотрение эпигенетической революции // *Политическая концептология*. 2016. №1. С. 220–248.
24. Никулин А. В. О диссимметрии плодов свеклы // *Сельскохозяйственная биология*. 1967. Т. 11 (1). С. 132–135.
25. Moubayidin L., Ostergaard L. Symmetry matters // *New Phytologist*. 2015. V. 207 (4). P. 984–990.
26. Гурвич А. Г. Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей. М.: Наука, 1991. 288 с.
27. Жуковский П. М. *Ботаника*. М.: Колос, 1982. 623 с.
28. Густафссон А. Н. И. Вавилов и параллельная изменчивость // *Генетика и благосостояние человечества*. М.: Наука, 1981. С. 40–53.
29. Cubas P., Vincent C., Coen E. An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry // *Nature*, 1999. V. 401. P. 157–161.

References:

1. Vernadsky V. I. A Life sciences in the system of scientific knowledge // *Proceedings on the natural science (Vernadsky Library)*. Moscow, Nauka, 2000, pp. 414–451. (In Russian).
2. Aksenov G. P. Vernadsky V. I. on the nature of time and space. Moscow, Krasand, 2010, 352 p. (In Russian).
3. Zarenkov N. A. *Biosymmetric*. Moscow, Librokom, 2009, 320 p. (In Russian).
4. Urmantsev Yu. A. Symmetry of nature and nature of symmetry (philosophical and scientific aspects). Moscow, Mysl, 1974, 232 p. (In Russian).
5. Kasinov V. B. *The Biological Isomery*. Leningrad, Nauka, 1973, 267 p. (In Russian).
6. Gazale M. *Gnomon. From Pharaohs to Fractals*. Moscow–Izhevsk, Computer Science Institute, 2002, 272 p. (In Russian).
7. Lawlor R. *The Sacred of Geometry. The philosophy and practice*. Moscow, Varfolomeev A. D., 2010, 112 p. (In Russian).
8. Maletskii S. I. Geometric characteristics of plant heredity. *Advances and problems of genetics, breeding and biotechnology*, Kiev, Logos, 2012, v. 4, pp. 144–150. (In Russian).
9. Maletskii S. The reproduction within the biospherecentric paradigms of the life of Vladimir Vernadsky. *Bulletin of Science and Practice. Electronic Journal*, 2016, no. 4 (5), pp. 12–43. Available at: <http://www.bulletennauki.com/maletskii>, accessed 15.01.2017. (In Russian). DOI: 10.5281/zenodo.53991.
10. Belousov L. V. Morphogenesis, Morphomechanics and Genome. *Bulletin of VOGIS*, 2009, v. 13 (1), pp. 29–35. (In Russian).

11. Maletskii S. I., Maletskaya E. I., Yudanova S. S. New technology of seed production in sugar beet (parthenogenetic mode). Proc. Kuban State Agrarian University, 2015, v. 3 (54), pp. 204–213. (In Russian).
12. Savitsky V. F. Inheritance of the number of flowers in flowers clusters of *Beta vulgaris* L. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol., 1954, v. 8 (2), pp. 3–15.
13. Wagner H., Weber W. E., Wricke G. Estimating linkage relationship of isozyme markers and morphological markers in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) including families with distorted segregations. Plant Breeding, 1992, v. 108 (2), pp. 89–96.
14. Stakhov A. P. A Golden ratio, sacred geometry and mathematics of harmony. Metaphysics. XXI Century. proceedings. Moscow, Binom, Knowledge laboratory, 2006, pp. 174–215 (In Russian).
15. Maletskii S. I., Shavrukov Yu. N., Veprev S. G. et al. Monogerm of beet (embryology, genetics and breeding). Novosibirsk, Nauka, 1988, 168 p. (In Russian).
16. Urbach V. Y. Biometric methods. Moscow, Nauka, 1964, 415 p. (In Russian).
17. Weber E. Gründriss der Biologischen Statistik. Stuttgart, Gustav Fisher Verlag, 1986, 652 s.
18. Savitsky E. I. Embryology of mono- and multigerm fruits in the Genus *Beta* L. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technology, 1950, v. 6, pp. 160–164.
19. Maletskii S. I. Epigenetical variability of the unianthy and synanthy expression in sugar beet. Sugar Tech, 1999, v. 1(1/2), pp. 23–29.
20. Jablonka E., Lamb M. J. The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis. Bulletin of VOGIS, 2008, v. 12 (1/2), pp. 242–254.
21. Waddington C. H. Basic biological concepts. Towards a Theoretical Biology, Moscow, Mir, 1970, pp. 108–115. (In Russian).
22. Maletskii S. I., Roik N. V., Dragavtsev V. A. The third type of variability, the types of heredity and seed reproduction in plants. Agricultural biology, 2013, no.5, pp. 3–29 (In Russian).
23. Meloni M., Testa G. Scrutinizing the epigenetics revolution. BioSocieties, 2014, v. 9, pp. 431–456.
24. Nikulin A. V. On the dissymmetry beet fruits. Agricultural biology, 1967, v. 11 (1), pp. 132–135. (In Russian).
25. Moubayidin L., Ostergaard L. Symmetry matters. New Phytologist, 2015, v. 207 (4), pp. 984–990.
26. Gurvich A. G. Principles of analytical biology and theory of cellular fields. Moscow, Nauka, 1991, 288 p. (In Russian).
27. Zhukovsky P. M. Botany. Moscow, Kolos, 1982, 623 p. (In Russian).
28. Gustafsson A. Vavilov N. I and parallel variation. Genetics and human welfare. Moscow, Nauka, 1981, pp. 40–53. (In Russian).
29. Cubas P., Vincent C., Coen E. An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. Nature, 1999, v. 401, pp. 157–161.

Работа поступила
в редакцию 10.01.2017 г.

Принята к публикации
14.01.2017 г.

Ссылка для цитирования:

Малецкий С. И., Юданова С. С., Малецкая Е. И. Репродуктивные признаки, филлотаксис цветоносных побегов и морфогенез у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Бюллетень науки и практики. Электрон. журн. 2017. №2 (15). С. 63–77. Режим доступа: <http://www.bulletennauki.com/maletskii-si> (дата обращения 15.02.2017).

Cite as (APA):

Maletskii, S., Yudanova, S., & Maletskaya, E. (2017). The reproductive characters, phyllotaxis of the floral shoots and morphogenesis in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Bulletin of Science and Practice*, (2), 63–77. Available at: <http://www.bulletennauki.com/maletskii-si>, accessed 15.02.2017. (In Russian).