

## АПОЗИГОТИЧЕСКИЙ СПОСОБ РЕПРОДУКЦИИ СЕМЯН В СИСТЕМЕ РОДА *BETA* (CHENOPODIACEAE) И ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ Н.И. ВАВИЛОВА

С.И. Малецкий, Е.И. Малецкая, С.С. Юданова

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики  
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: stas@bionet.nsc.ru

Рассмотрена гомология способов репродукции семян у видов рода *Beta* (сем. Chenopodiaceae). Показано, что апозиготический способ семенной репродукции присущ как диким видам рода *Beta*, так и культурному виду *Beta vulgaris* L. С одной стороны, гомология способов репродукции семян в роде *Beta* находится в гармоническом соответствии с законом гомологической наследственной изменчивости Н.И. Вавилова, с другой стороны, гомологию способов репродукции семян в роде *Beta* вряд ли можно объяснить параллельным мутагенезом генов, контролирующих признак «репродукция семян». Следовательно, агамоспермная репродукция семян у сахарной свеклы имеет эпигенетическую природу. Закону гомологической наследственной изменчивости Н.И. Вавилова соответствует и фрактальный способ описания морфогенеза цветочных структур (гомологический компонент закона Н.И. Вавилова), так как морфогенез у растений четко описывается на основе представлений, развиваемых фрактальной геометрией.

**Ключевые слова:** автосегрегация генов, агамоспермия, апозиготия, апомиксис, гомологическая изменчивость, итерации, миксоплоидия, одно- и многосемяпочковость цветков, партеногенез, репродуктивные признаки растений, фрактальная геометрия, эпигенез, эпигены.

### Введение

Н.И. Вавилов определил селекцию как *эволюцию, направляемую волей человека*, введя, таким образом, селекцию в круг ноосферных дисциплин. «Без сочетания эволюционного и генетического подходов Вавилов не мыслил себе успешное изучение сортов растений и пород животных. По этому пути он пошел одним из первых генетиков мира. ... Все его крупные теоретические построения – закон гомологических рядов, учение о центрах происхождения культурных растений, учение об исходном потенциале селекции, теория иммунитета – были построены на основе синтеза теории эволюции и генетики» (Мирзоян, 2006. С. 217).

Одним из важнейших теоретических обобщений Н.И. Вавилова стал закон о гомологической (параллельной) наследственной изменчивости, который гласит: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости

с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости» (Вавилов, 1967. С. 35).

Открытие Н.И. Вавиловым закона о параллельной изменчивости не было спонтанным событием, так как о параллельной изменчивости писали многие выдающиеся биологи еще в XIX в. – Ж. Сент-Илер, Ч. Дарвин и др. А.А. Любищев отмечал по этому поводу: «Н.И. Вавилову принадлежит бесспорная заслуга, что он не просто извлек из забвения старое положение Дарвина, но сделал крупный шаг вперед по пути познания одной из глубоких закономерностей, лежащих в основе формообразования организмов. ... В этом же направлении двигалась мысль нашего выдающегося ученого Л.С. Берга (1922), палеонтолога Д.Н. Соболева (1924) и гистолога А.А. Завар-

зина (1923). ... Общим выводом их было то, что морфологические закономерности, существование которых вынужден был допускать Дарвин, играют в эволюции органического мира несравненно большую роль, чем это принимает ортодоксальный дарвинизм» (Любищев, 1982. С. 249, 250). Жестко подчеркивал закономерности морфогенетических процессов в эволюции палеонтолог Д.Н. Соболев: «В основе биогенеза лежит не случай, но закон. Законности, которые характеризуют ход биогенеза, не могут быть объяснены простым накоплением или подбором неупорядоченных и лишенных какой-либо тенденции случайно полезных для вида уклонений (мутаций). Их нельзя объяснить отбором, производимым исключительно лишь борьбой за существование и ведущим к чисто пассивному приспособлению к условиям существования. Процессы морфогенеза упорядочены, строго закономерны и притом тенденциозны» (Соболев, 1924. С. 176).

Таким образом, так же, как и сам Н.И. Вавилов, многие современные ему биологи подчеркивали значимость законов морфогенеза и морфогенетической изменчивости для понимания тенденций и закономерностей эволюции. Эти утверждения русских биологов не соответствуют базовой концепции Ч. Дарвина и его многочисленных последователей как в XIX, так и XX вв. о том, что эволюция организмов покоится исключительно на неопределенной (хаотической) изменчивости (мутациях) и естественном отборе. Положения теории Дарвина о движущих силах эволюции сохранились неизменными и поныне, и потому фундаментальное теоретическое обобщение Н.И. Вавилова для современной эволюционной биологии оказалось фактически «инородным телом».

Между тем в момент своего появления открытие Вавилова вызвало энтузиазм у биологов, ибо по своему значению оно могло быть сравнимо лишь с открытием Д.И. Менделеевым Периодической системы химических элементов. В дальнейшем энтузиазм в отношении закона Н.И. Вавилова в научном сообществе ослаб и было констатировано: «Это направление в науке сейчас, можно сказать, еле теплится (даже в мировой литературе)» (Любищев, 1982. С. 250). «И позже, когда имя Вавилова было возвращено в список классиков, а его работа

многократно переиздана, положение мало изменилось: большинство наших палеонтологов и эволюционистов не знает, что с этими рядами делать» (Чайковский, 1994. С. 20). Объяснение этому пароксизму – «взрывному» энтузиазму и сменившему его скептицизму в отношении закона гомологической изменчивости Н.И. Вавилова – дал А.А. Любищев в цитированной выше статье. Он отметил, что открытие Вавилова не имеет никаких разумных оснований в рамках дарвиновской парадигмы эволюции: «Закон гомологических рядов является только началом выяснения номологического компонента эволюции» ... «для сколько-нибудь полного понимания требует весьма радикального пересмотра наших общепризнанных воззрений» (Любищев, 1982. С. 251, 252).

Хотя с момента опубликования работы Ч. Дарвина «Происхождение видов ...» прошло уже полтора столетия, но его взгляды на природу изменчивости ныне упорно воспроизводятся в рамках синтетической теории эволюции (СТЭ). Согласно СТЭ, биологическая изменчивость определяется в основном двумя, хотя и разными по сути, но при всем том случайными факторами – *хаотическими мутациями* и *естественным отбором*. Оба дарвиновских фактора изменчивости не совместимы с явлениями параллельной изменчивости в биологическом мире, которые четко и ясно обосновал Н.И. Вавилов на обширнейшем материале. «Примеры параллелизмов обнаруживаются в признаках, истолковать приспособительное значение которых с позиции естественного отбора (дарвинизма) крайне трудно. С данными трудностями не справились и сторонники СТЭ, отводившие параллелизму в изменчивости, как правило, роль второстепенных факторов. ... Они изменчивость ..., связанную с изменениями среды либо с самопроизвольными мутациями, четко увязывают с действием естественного отбора, игнорируя при этом в своей интерпретации многочисленные факты параллельной изменчивости» (Богатых, 2006. С. 251, 252). Наличие в живом веществе некой «внутренней силы», законов, определяющих изменчивость и движущих эволюцией, в корне противоречит взглядам сторонников СТЭ (Штеренберг, 2009).

СТЭ – это не только самое значительное теоретическое обобщение в биологии XX в., но ее

идеи положены в основу построения различных схем селекционного улучшения растений, так как СТЭ по сути признается теоретическим фундаментом для селекции. В настоящей статье будут рассматриваться различия в понимании проблем репродуктивной биологии видов рода *Beta* в рамках вавиловского понимания наследственной изменчивости и понимание этого же феномена в рамках менделевской генетики и СТЭ.

**Менделизм и селекция.** Основными методами, успешно используемыми на протяжении многих столетий в селекции растений, являются гибридизация (внутри- или межвидовая) и искусственный отбор. Креативный вклад менделизма (генетики) в теорию наследственности состоял в разработке методов гибридологического анализа, учитывающего сегрегацию маркерных признаков на основе правил наследования, открытых Г. Менделем в середине XIX в. В начале XX в. правила наследования Г. Менделя были переоткрыты, и новое направление биологии (менделизм) получило необычайно мощную поддержку и развитие. *Менделевский подход к наследованию рассматривает организм (растение) как статичную структуру, составленную из мозаики признаков (фенов), контролируемых множеством генов (наследственных факторов).* Менделевская парадигма наследования устанавливает, по сути, линейную зависимость между генами и признаками. Это нашло, в частности, отражение в исторической череде уточняющих концепций о взаимоотношениях «ген–признак»: «один ген–один признак», «один ген–один фермент», «один ген–один полипептид», «один ген–одна нуклеотидная последовательность» и т. п. Линейные представления о соотношении функции генов и контролируемых ими признаков позволили осуществить локализацию генов в хромосомах (хромосомная теория наследственности) и рассматривать вопрос о числе генов в геномах растений, которые должны быть либо равны числу идентифицируемых признаков, либо меньше, если два или большее их число контролируют один и тот же признак.

В свете сложной природы наследственности у высших растений соотношение «ген–признак», скорее всего, не должно описываться только линейными отношениями. Известно, что разнообразие признаков растений, с которыми приходится сталкиваться в селекционно-гене-

тических исследованиях, весьма велико (если не сказать неисчерпаемо). Их условно делят на «дискретные» (прерывные) и «континуальные» (непрерывные). Дискретные признаки, в свою очередь, распадаются на *альтернативные* и *счетные* (Малецкий и др., 2004). Вклад менделизма в теорию селекции состоял в том, что в ряде случаев удается оценить вклад отдельных генов или их ансамблей в наследование некоторого числа признаков. Действительно, если это альтернативный признак, контролируемый одним или небольшим числом генов, то в эксперименте можно наблюдать четкое соответствие между поведением наследственных детерминантов (генов) и признаков. Этот раздел в теории наследственности можно было бы обозначить как *феноменальная генетика* (феномен – явление, постигаемое чувствами – зрением, слухом и пр.), т. е. наследование признака, наблюдаемое и регистрируемое в гибридологических экспериментах.

Другую группу признаков составляют *континуальные* признаки, к числу которых относят все или почти все линейные, поверхностные или объемные (весовые) признаки растений или отдельных их частей, получаемые путем измерений, а также разнообразные морфофизиологические признаки растений, формирующиеся в онтогенезе. Селекцию преимущественно интересуют именно континуальные признаки, для которых установить соответствие селекционируемого признака с активностью отдельного гена или определенного числа генов трудно или даже невозможно. В рамках менделевской парадигмы постулируется, что континуальные признаки контролируются большим числом генов, и потому их сегрегация в ряду поколений репродукции гибридов носит сложный (полифакториальный) характер и описывается уже не в частотах гено- и фенотипов, как при сегрегации альтернативных признаков, а на языке математической статистики. Этот раздел теории наследственности можно назвать умопостигаемой, ноуменальной генетикой, которая не может опираться только на линейные зависимости между активностью генов и признаками. Рассматривая теоретическую селекцию с методологической точки зрения, отметим, что лишь отчасти она опирается на четкие представления о наследовании тех или иных признаков, и по-

тому ее, с одной стороны, характеризуют как науку (опора на феноменологию наследственности), а с другой стороны, рассматривают как искусство: опора на ноуменальные представления, где значительную роль играет интуиция селекционера. В совокупности селекционные процедуры по изменению свойств растений, выполняемые для достижения необходимых результатов, имеют всегда четко ограниченные пределы.

**Репродуктивные признаки растений.** Среди признаков и свойств растений отдельную группу составляют репродуктивные признаки, определяющие видовой статус растений, многие из них положены в основу растительной систематики. Впервые классификацию растительных форм выполнил шведский натуралист К. Линней в первой половине XVIII в., взяв за основу признаки цветков. «Наиболее известная система классификации, составленная Линнеем, называлась “Система пола”. Растительный мир был разделен на 24 класса. Первые 10 классов основывались на количестве тычинок, остальные – на различных характерных особенностях тычиночного комплекса, а также на связи их с плодолистиками. ... Опубликование “Системы пола” имело шумный успех, объяснявшийся тем, что это была первая система, которая позволяла практически узнавать многие растения и каталогизировать их» (Жуковский, 1982. С. 373).

Репродуктивная биология – базовый раздел биологии растений, на который опирается и современная теория селекции. Комплекс репродуктивных свойств любого вида определяет потенциал семенной продуктивности этого вида, а способ возникновения семян целиком и полностью определяет схему ведения материала в селекционном процессе. Репродуктивные признаки растений по своей природе не могут быть линейными, так как их экспрессия являет собой итог реализации множества частных программ развития, и так же, как и любым другим признакам, им присуща изменчивость. Многие части репродуктивной системы зрелого растения можно отнести к счетным признакам (например, число цветков, плодов или семян на растении и др.), изменчивость которых описывается биномиальным правилом А. Кетле (Филипченко, 1926; Малецкий, 2000).

Выделим особый тип внутривидовой изменчивости: внутривидовая изменчивость растений по способу репродукции семян (зиготическая или апозиготическая)<sup>1</sup>. Зиготическая репродукция семян реализуется в результате самооплодотворения или перекрестного оплодотворения. Апозиготическая репродукция предполагает партеногенетическое развитие семян либо из клеток зародышевого мешка (гаметофитная агамоспермия), либо из соматических клеток семязачек (спорофитная агамоспермия – нуцеллярная или интегументальная эмбриония). Растение одного вида, как правило, использует один или другой способ семенной репродукции, или одновременно оба способа (Asker, Jerling, 1992; Richards, 1997; Малецкий, 2000, 2010).

Сценарные картины формирования признака «семенная продуктивность» определяются тем, что любому способу репродукции семян предшествуют процессы дифференцировки клеток, дающие начало морфогенетическому процессу развития и созревания цветочных структур. В цветках формируются зрелые мега- и микроспоры и происходят такие события, как: перенос пыльцы внутри цветка или на другие цветки, рост пыльцевых трубок в тканях столбика пестика, процессы двойного оплодотворения или партеногенеза, эмбриогенез семян и прочие процессы, обеспечивающие получение семян. Сценарный ход цито- и морфофизиологических процессов при зиготическом и апозиготическом способах репродукции семян в основном одинаков и лишь на заключительных этапах развития цветковых структур происходит переключение с одного сценария на другой. Говоря другими словами, происходит *переключение с одной программы на другую (точка бифуркации в развитии), которую осуществляют эпигены, или так называемые гены-переключатели («switch genes»)*, *меняющие тем самым эпигенотип клеток и самого растения.*

<sup>1</sup> Термины «апомиксис», «агамоспермия» и «апозиготия» – синонимичны и обозначают получение семян без пыльцевого (отцовского) генома. В тексте эти термины используются в зависимости от контекста: *апомиксис* (введен в научную лексику в 1906 г.) указывает на отсутствие смешения двух зародышевых плазм; *агамоспермия* (введен в научную лексику в 1923 г.) указывает на образование семян без оплодотворения; *апозиготия* (введен в научную лексику в 1967 г.) указывает на то, что новое семя развилось не из зиготической клетки зародышевого мешка.

**Два способа репродукции семян у сахарной свеклы.** Рассмотрим представления о репродуктивной системе *Beta vulgaris* L. в историко-эволюционном контексте. Общеизвестно, что растения *Beta vulgaris* L. формируют на цветоносах огромное число обоеполых цветков, и им присущ исключительно зиготический способ семенной репродукции: доминирует перекрестное оплодотворение с переносом ветром пыльцы от цветков одного растения на цветки другого (ветроопыляемое растение), а самооплодотворение предотвращается системой генов самонесовместимости (Харечко-Савицкая, 1940; Owen, 1942; Зайковская, 1968). На основе этих представлений строятся все схемы селекционного улучшения сахарной свеклы. Изложенные представления о репродукции семян настолько очевидны, что не вызывают никаких вопросов у специалистов, работающих с сахарной свеклой.

Между тем растениям *Beta vulgaris* L. одновременно с зиготическим присущ и апозиготический способ репродукции семян. Впервые об этом сообщил сотрудник Н.И. Вавилова Н.В. Фаворский (1928), описав образование нуцеллярных зародышей в цветочных семяпочках свеклы. Это сообщение долгое время оставалось в литературе единственным и неподтвержденным, и лишь спустя довольно долгое время появились публикации, подтверждающие наблюдения Н.В. Фаворского (Зайковская и др., 1978; Богомолов и др., 1994; Малецкая, 1994; Ярмолюк и др., 1994; Малецкий, 1995; Сеилова, 1996; Szkutnik *et al.*, 2001). Все публикации по апозиготическому способу репродукции семян у свеклы в 1970–1990 гг. выполнялись исключительно советскими биологами, в этих публикациях проводилась мысль о том, что «апомиксис у сахарной свеклы выражен слабо и носит случайный характер» (Богомолов, 2010. С. 505). Авторы большинства публикаций описывают исключительно спорофитный тип агамоспермии у свеклы и рассматривают его в качестве примера, когда семена являются генетическими клонами материнского растения. Если при спорофитной агамоспермии получают семена-клоны, то этот тип репродукции семян имеет громадное значение для селекции, открывая прямую возможность закрепления эффекта гетерозиса у простых гибридов в ряду

смежных поколений репродукции (Богомолов и др., 1994; Сеилова, 1996; Богомолов, 2010). Представление об агамоспермии (апомиксисе) как о семенном клонировании распространено не только в публикациях по сахарной свекле, но и в публикациях по апомиксису у других видов растений (Петров, 1957; 1988; Koltunow, Grossniklaus, 2003).

Нами показано, что наряду со спорофитной агамоспермией у сахарной свеклы реализуется и гаметофитная агамоспермия (партеногенетическое развитие семян из клеток зародышевого мешка) (Малецкий, Малецкая, 1996; Малецкий, 1997, 2000, 2010; Малецкий и др., 2001). В этом случае семена возникают непосредственно из клеток зародышевого мешка (яйцеклеток), которые являются продуктами мейоза, и в апозиготических потомствах наблюдается сегрегация по любым маркерным признакам – гаметная автосегрегация (Малецкий, Малецкая, 1996; Левитес и др., 1998; Малецкий, 2000; Малецкий и др., 2001; Юданова, Малецкий, 2010; Szkutnik, 2010). Партеногенетический эмбриогенез (развитие зародыша из клеток зародышевого мешка или клеток нуцеллуса) происходит без участия пыльцевого генома, и он ничем не отличается от аналогичного процесса при развитии семени из зиготической клетки. Подобная репродукция семян не имеет ничего общего с «семенным клонированием» (спорофитная агамоспермия), описанным выше, так как, с генетической точки зрения, семена, получаемые при гаметофитной агамоспермии, неотличимы от семян, получаемых посредством самооплодотворения. Был сделан вывод, что гаметофитная агамоспермия у сахарной свеклы – это один из механизмов *инбридинга*, приводящий к гомозиготизации генома (42,8 % генов за одно поколение репродукции) (Малецкий, 1997, 2000). Таким образом, на примере свеклы показано, что гаметофитная агамоспермия (получение семян в беспыльцевом режиме) по сути аналогична самооплодотворению, а сегрегация по маркерным локусам в агамоспермных потомствах была обозначена нами термином «автосегрегация» (Малецкий, 1997, 2000). В совокупности эти наблюдения позволили сформулировать представление о гаметном типе автосегрегации по любым маркерным признакам у сахарной свеклы (Малецкий, Малецкая, 1996; Левитес и др.,

1998; Малецкий, 2000; Малецкий и др., 2001; Юданова, Малецкий, 2010; Szkutnik, 2010).

Агамоспермная репродукция семян у диплоидных растений свеклы базируется на миксоплоидности (смесь клеток различного уровня плоидности) соматических клеток растений. Популяции клеток археспория у растений свеклы, по-видимому, также миксоплоидны, а потому семенные потомства при агамоспермии представлены как дигаплоидными, так и гаплоидными семенами (Юданова, 2004, 2010; Малецкая, Малецкий, 2006; Малецкая и др., 2009). Уровень семенной продуктивности отдельных растений при агамоспермном способе репродукции ничем не отличается от такового при гамоспермном способе семенной репродукции (Цильке и др., 2010; Юданова и др., 2011).

#### Параллелизм в изменчивости систем репродукции у видов рода *Beta*

**Агамоспермия в роде *Beta*.** Н.И. Вавилов полагал, что генетически близкие виды и роды характеризуются сходными (параллельными) рядами наследственной изменчивости, и это правило обладает предсказательной (номогенетической) силой, позволяя выявлять у новых систематических групп (видов, родов, семейств) неизвестные, но предсказуемые фенотипы, ранее обнаруженные у их родственников. Для демонстрации своего закона Н.И. Вавилов описал ряды параллельной изменчивости у различных видов злаков семейства Poaceae, исследуя у них такие морфологические признаки, как остистость и опушенность колосьев, их окраску, а также окраску кожуры семян и пр. Он пишет: «... состав признаков, различающий формы ржи, когда он был вскрыт полностью, оказался до деталей напоминающим расы и разновидности пшеницы» (Вавилов, 1967. С. 18, 19).

Очевидно, что закон гомологической изменчивости Н.И. Вавилова должен иметь универсальное значение и распространяться не только на морфологические признаки растений, но также и на репродуктивные. Возможность обнаружения агамоспермного способа репродукции семян у культурных образцов *Beta vulgaris* L. однозначно вытекает из представлений о параллельной изменчивости, так как некоторые дикие виды рода *Beta* секции *Corollinae* репро-

дуцируют семена исключительно агамоспермным (апозиготическим) способом. К их числу относятся *B. corolliflora* ( $2n = 18$ ), *B. trygina* ( $2n = 54$ ), *B. intermedia* ( $2n = 36$ ), *B. lomatogona* ( $2n = 36$ ) (Barocka, 1966).

Обнаружение у диких видов агамоспермного способа репродукции семян стимулировало исследования по переносу этого признака от диких видов рода *Beta* (*B. trygina*, *B. lomatogona*) в культурную свеклу путем скрещивания ее с дикими видами (Cleij, Bock, 1968; Jassem, 1969, 1976; Jassem B., Jassem M., 1969; Арапова, 1984; Жексембиев, 2010). Это направление экспериментальных исследований полностью соответствует менделевской парадигме наследственности: если искомый признак (мутация) нельзя обнаружить у культурного растения, но этот признак есть у дикого сородича, то через гибридизацию и последующую трансгрессию желаемый признак (мутацию) можно передать от дикаря к культурному виду. Как показала полувекковая практика, перенос репродуктивных признаков (в частности, признака агамоспермии) от диких сородичей к культурным видам, как правило, оказывался неудачным. С теоретической точки зрения цель подобных экспериментов оказывается неясной, так как непонятно, что же, собственно, надо передавать (какую мутацию или какую-то часть генома), а кроме того, при отдаленной гибридизации геномы скрещиваемых видов инконгруэнтны (Карпеченко, 1935), что делает такие гибриды «неинтересными» для практической селекции. Неудача при переносе признака «агамоспермия» встречается не только у отдаленных скрещиваний в роде *Beta*, но и скрещиваний у других родов и семейств растений, где производились подобные отдаленные скрещивания по переносу признака «агамоспермия» (Петров, 1988; Жексембиев, 2010). Между тем поиск признака «агамоспермия» у культурной свеклы оказался успешным в силу гомологической (параллельной) природы изменчивости в пределах рода *Beta*.

#### Одноростковость посевных единиц свеклы.

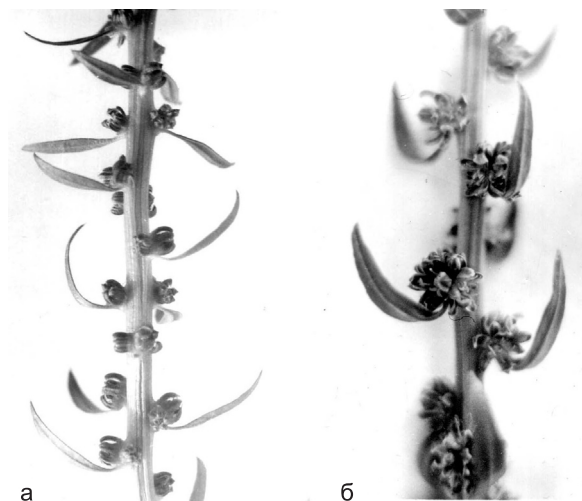
Гомология признаков апозиготического способа репродукции семян в роде *Beta* – не единственный пример успешного применения в селекции сахарной свеклы закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Ва-

вилова. Более ранним примером стало обнаружение у культурной свеклы растений с одиночными цветками на цветоносах, которые вначале были обнаружены у некоторых диких видов рода *Beta*. Речь идет о попытках поиска в популяциях *Beta vulgaris* L. растений с одиночными цветками на цветоносах. Этот признак в популяциях культурной (многоростковой) свеклы не встречался, и работы в этом направлении оказались unsuccessful (Роик, 2010). Начало планомерных работ по этой тематике в Советском Союзе было осуществлено в 1934 г. в ходе выполнения приказа по Наркомату пищевой промышленности СССР, который был подготовлен по инициативе президента ВАСХНИЛ Н.И. Вавилова и подписан сталинским наркомом А.И. Микояном (Личное сообщение М.Г. Бордонос в 1988 г.). Согласно приказу, сотрудникам подведомственных учреждений вменялось: осуществить на свекловичных плантациях поиск растений с одиночными цветками на цветоносах. К этому времени уже было известно, что растения с одиночными цветками на цветоносах (раздельноцветковые или РЦ растения) встречаются только среди дикорастущих видов рода *Beta* (*B. patellaris*, *B. procumbens*, *B. webbiana*, *B. lomatogona*) (Роик, 2010). Сорто-популяции сахарной свеклы, возделываемые в то время в производстве, были представлены исключительно растениями со сросшимися цветками (срастание 3–5 цветков в одно соцветие-клубочек). Выращивание в производстве многоростковых сортов свеклы было чрезвычайно трудоемким делом, так как связано с необходимостью удаления вручную лишних проростков в посевах. В 1934 г. сотрудниками ВНИС (Всесоюзный НИИ сахарной свеклы) «... было организовано массовое обследование семенных плантаций с целью выявления растений с одиночно сидящими цветками на цветоносах. Всего были просмотрены растения на площади 1023 га. В результате этого обследования было найдено 109 растений, у которых доля одиночных плодов на растениях варьировала от 10 до 90 %» (Роик, 2010. С. 251).

На базе найденных в 1934 г. РЦ растений были выполнены генетические исследования и показано, что РЦ признак – рецессивный и наследуется по моногибридной схеме (Бордонос,

1938) (рис. 1). Выделенные в ходе массового обследования РЦ растения, а также РЦ растения, обнаруженные позже в других селекционных материалах, послужили в дальнейшем основой для создания одностростковых сортов и гибридов свеклы как в Советском Союзе, так и в других свеклосеющих странах (Роик, 2010). Таким образом, на основе закона о параллельных рядах изменчивости успешно осуществлен поиск среди многоростковых форм *Beta vulgaris* L. растений РЦ фенотипа, тогда как перенос этого признака от диких видов в культурную свеклу до сих пор не дал практических результатов. «... эффективность использования диких видов рода *Beta* в гибридизации с культурной сахарной свеклой для передачи ей признака раздельноплодности оказалась очень низкой» (Роик, 2010. С. 256).

Исследования украинских биологов-селекционеров 1930–1950 гг. привели к созданию первых одностростковых сортов и гибридов свеклы в СССР, что позволило осуществить технологическую революцию в свекловодстве, сократив затраты ручного труда при выращивании свеклы примерно в 40–50 раз. В начале 1960-х гг. биологи-селекционеры были удостоены Ленинской премии. В настоящее время все посевные площади во всех свеклосеющих странах заняты исключительно одностростковыми сортами и гибридами свеклы.



**Рис. 1.** Цветонос с одиночно сидящими цветками в пазухе листьев (раздельноцветковый фенотип, РЦ) – а; цветонос с цветками, собранными в клубочки-соцветия (сростноцветковый фенотип, СЦ) – б.

## Эпигенез морфологических признаков и фракталы

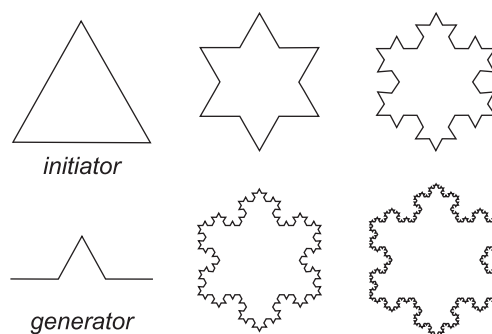
**Фрактальная геометрия и эпигенез.** Эпигенез – это возникновение новых структур в процессе роста и развития растения начиная с первого деления зиготической (или апозиготической) клетки и заканчивая образованием нового поколения спор и гамет. Процесс эпигенеза есть не что иное, как реализация во времени наследственной информации клеток, и этот процесс не может быть линейным, описываемым языком евклидовой геометрии. Описанию морфоэпигенеза более соответствует лексика фрактальной геометрии: *фракталом называют структуру, состоящую из частей, которые в каком-то смысле подобны целому*.

Если менделизм представляет организм в виде структуры со статичной мозаикой признаков, определяемых комбинаторикой генов их детерминирующих, то эпигенетика представляет развивающийся организм в виде предфрактала (динамического фрактала), важнейшее свойство которого – внутреннее самоподобие («как внизу, так и наверху»). «Для морфологического описания и получения количественных характеристик биологических систем различных уровней организации, от молекул до экосистем, все шире применяется язык фрактальной геометрии, дающей возможность корректного и сжатого описания структур и процессов, не доступного для традиционно используемого в биологии языка евклидовой геометрии» (Исаева, 2009. С. 200).

Наследственность в ходе роста и развития растений реализуется через системы морфогенетических и морфофизиологических реакций и процессов, а «процессы морфоэпигенеза упорядочены, строго закономерны и притом тенденциозны» (Соболев, 1924. С. 176). Как известно, общепринятой теории морфоэпигенеза растений в целом или его частей не существует. Справедливо утверждение, что «геном и морфоэпигенез – сущности совершенно разного порядка. ... морфоэпигенез – это разворачивающийся в пространстве–времени континуальный ... процесс. Даже если принять, что каждый шаг морфоэпигенеза связан с активацией или репрессией определенных генов ..., то пространственно временное расписание активации/репрессии генов

должно определяться не ими самими, а ... вне (эпи)генетическими факторами, прямо или косвенно связанными с морфоэпигенезом» (Белоусов, 2009. С. 30).

Фрактальная динамика развития растения – это изменение морфогенетических структур в ряду последовательных (итерационных) клеточных делений, в ходе которых отдельные структуры (предфракталы) обретают свое конечное структурное состояние. Фрактальное представление морфоэпигенеза предполагает синтез двух процессуальных состояний – *динамичности* и *статистичности*, что соответствует нелинейности процессов роста и развития растений и достижению ими некоторых конечных состояний, определяемых как неслучайными, так и случайными факторами. Формирование фрактальных структур в ходе морфоэпигенеза основано на принципе обратной связи, когда конец одной итерации служит началом второй, конец второй итерации – началом третьей и т. д. Пример подобной итерационности дает непрерывность клеточных делений. Итерационность наглядно можно проиллюстрировать на примере формирования геометрического фрактала «снежинка Коха»<sup>2</sup> (рис. 2). Рост отдельных частей растений



**Рис. 2.** Пример получения геометрически сложного объекта по правилам замены частей у простого начального объекта.

*Initiator* (затравка – равносторонний треугольник) – начальный объект, стороны которого заменяются на *generator* (производитель). После однократной итерации получаем 6-угольную звезду, после второй – 18-угольную и т. д. С каждой новой итерацией (поколением) сложность фигуры возрастает и после бесконечного числа итераций получается фрактал, называемый «снежинка Коха» (Мандельброт, 2002).

<sup>2</sup> Копии кривой Коха, построенные на сторонах правильного треугольника, образуют замкнутую кривую, называемую *снежинкой Коха* (кривая Коха – фрактальная кривая, описанная в 1904 г. шведским математиком Хельге фон Кохом).



как фрактальных структур создает так называемую *итерационную изменчивость* по морфологическим признакам растений. Фрактальность (самоподобие) можно наблюдать у самых разных морфологических структур растений: листьев, корней, побегов, эмбрионов, плодов, семян.

С математической точки зрения, «многообразиие фракталов, отраженное через принцип самоподобия, описывается довольно простой формулой множества Мандельброта (ММ). ММ – фрактал, в котором закодировано почти все, если не все многообразие природы» (Богатых, 2006. С. 246). В математике ММ – это фрактал, определенный как множество точек  $c$  на комплексной плоскости, для которых задана итеративная последовательность операций

$$z_{n+1} = z_n^2 + c,$$

которая раскрывается для каждой точки  $c$  на комплексной плоскости следующим образом:

$$\begin{aligned} Z_0 &= 0 \\ Z_1 &= Z_0^2 + c = \\ &= x + iy \\ Z_2 &= Z_1^2 + c = \\ &= (x + iy)^2 + x + iy = \\ &= x^2 + 2ixy - y^2 + x + iy = \\ &= x^2 - y^2 + x + (2xy + y)i \text{ и т. д.} \end{aligned}$$

Точке  $c$  на комплексной плоскости можно придавать множество значений, что позволяет получать соответствующее множество различных фрактальных изображений. Если взять ту же итерационную формулу и повторить процесс вычислений, но начальным значением  $Z$  на плоскости брать не точку  $(0, 0)$ , а любые другие числовые значения, то им будут соответствовать новые множества, обозначаемые как множества Жюлиа (Мандельброт, 2002). Указанные обстоятельства позволяют утверждать, что ММ способно кодировать любые формы многообразия в природе (Богатых, 2006).

Фрактальность репродуктивных признаков при гамо- и агамоспермии, как нам представляется, начинается на уровне генома в момент, когда происходит переключение с одной программы развития на другую программу, которую осуществляют гены-переключатели («switch genes»), меняющие эпигенотип клетки. Эмбриогенетические процессы у растений начинаются делением одной клетки (зиготической или апоzigотической), а потому смена способа семенной репродукции берет свое начало с изменения ее

эпигенотипа. Если клетка зародышевого мешка делится до слияния с мужской гаметой (до оплодотворения), то развивается апоzigотический эмбрион, если после оплодотворения – зиготический эмбрион. Условием для апоzigотической репродукции семян является отсутствие в воздухе пыльцевых зерен (беспыльцевой способ семенной репродукции) (Малецкая, Малецкий, 1996, 2006; Малецкий и др., 2001; Цильке и др., 2010; Юданова и др., 2011).

Не рассматривая всех причин, определяющих морфогенез, выделим роль полярностей в этом процессе. Частота и направление клеточных делений в ходе эмбриогенеза определяются полярностями, присущими как клеточным элементам молекулярного и надмолекулярного уровней, так и вновь возникающим эмбриологическим структурам (Малецкая, 1984, 1988, 2010). К числу внешних поляризационных факторов растительных клеток и тканей относят гравитацию и свет, а к числу внутренних – различные внутриклеточные и межклеточные полярные градиенты – минеральные ионы, органические молекулы, гормоны и пр. Примером полярности уже на уровне целого растения служит апикальное доминирование на уровне как эмбрионов, так и морфологических структур – побегов, листьев. Все разноуровневые элементы растения формируют в совокупности его морфогенетическое поле, задающее вектор роста на протяжении всего срока развития растения. Процесс построения фрактальных структур при морфогенезе растений порождает *итеративную изменчивость, определяемую числом итерационных событий при формировании отдельных тканей или частей растения.*

Фрактальность (геометрический закон) формирования отдельных морфологических структур хорошо вписывается в представление Н.И. Вавилова о гомологической изменчивости растений, так как формирование сходных признаков у родственных видов в пределах рода или семейства должно описываться одним и тем же фракталом («законом») (Богатых, 2006). Фрактальное представление морфогенеза можно рассматривать в качестве одного из нумеральных фрагментов современной теории селекции и иллюстрации теоретической и практической значимости открытия Н.И. Вавилова

роли параллельной изменчивости в эволюции и селекции растений.

**Фрактальная структура репродуктивных признаков сахарной свеклы.** Морфогенез цветочных и эмбриологических структур в рамках евклидовой геометрии можно представить как линейный рост числа клеток в ходе развития растений и отдельных морфоструктур цветков, т. е. в конечном счете он позволяет изобразить прямой путь от начальной клетки (зиготы) до нового поколения гамет (зародышевый путь клеток). В рамках традиционных эмбриологических исследований подчеркивается, что в цветках свеклы в завязи формируется всегда одна семяпочка с одним зародышевым мешком, и это умозаключение как будто бы подтверждается четкими демонстрационными эмбриологическими препаратами (Харечко-Савицкая, 1940; Табенцкий, 1968).

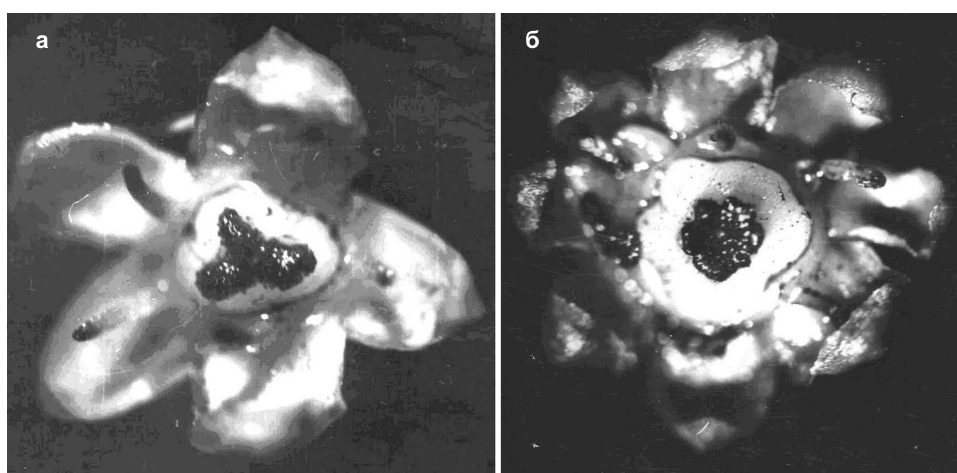
Представление о фрактальном строении цветочных и эмбриоструктур не предусматривает такой линейной однозначности, а представляется как непрерывное ветвление (почкование) морфологических структур цветка, что указывает на нелинейность (многовариантность) реализации зародышевого пути клеток растений от первой клетки, дающей начало эмбриону, до нового поколения гаметических клеток.

Становление цветковых фракталов во времени соответствует хрестоматийному описанию процессов морфогенеза цветков и соцветий

свеклы. В ходе морфогенеза формируются такие селекционно значимые признаки, как отдельно- и сроссноцветковость (РЦ–СЦ признак, рис. 1), трех- и многолопастное строение рыльца пестика (рис. 3) и одно- и многосемяпочковость (ОСП–МСП признак, рис. 4) (Малецкая, 1984, 1988, 2010).

Закладке нескольких семяпочек в завязи цветка сопутствует формирование на растениях цветков с многолопастными рыльцами пестиков (рис. 3, б). Если в норме у цветка 3 лопасти пестика (рис. 3, а), то у многосемяпочкового цветка число лопастей варьирует от 5–6 до 10–12 лопастей (рис. 3, б). Это, в свою очередь, предопределяет формирование плодов с 1, 2, 3 и 4 семенами в отдельном плоде (рис. 5). Множественность (ветвление) семяпочек в отдельном цветке (рис. 3 и 4) позволяет предполагать и различные пути семяобразования – может реализовываться как зиготический, так и апозиготический способы репродукции семян. Дополнительно к многосемяпочковости цветков у сахарной свеклы встречается и полиэмбриония, когда в одной семяпочке развиваются два зародыша (рис. 6) – ветвление инициальных клеток зародышей.

У растений РЦ фенотипа из меристематического бугорка побега закладывается отдельный цветок с цветоложем на отдельной цветоножке. У СЦ растений первый цветок в соцветии также закладывается из меристематического бугорка,



**Рис. 3.** Цветки свеклы с 3 и 6 лопастями рыльца.

а – обычный цветок с 3 лопастями рыльца пестика, с 5 пыльниками и чашелистиками (с одной семяпочкой в завязи); б – цветок с несколькими семяпочками в завязи с 6-лопастным рыльцем пестика и 8 пыльниками и чашелистиками.



Рис. 4. Нераскрытый цветок с 4 семяпочками в завязи.

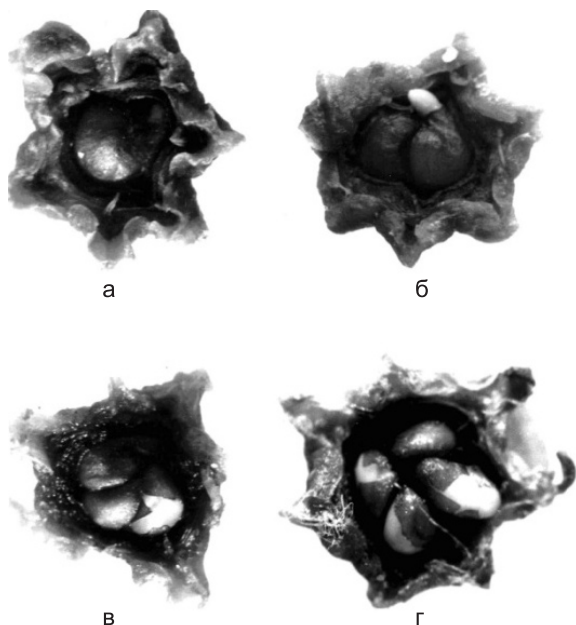


Рис. 5. В одном плоде сформированы: одно (а), два (б), три (в), четыре (г) семени.

а последующие цветки в соцветии-клубочке закладываются из ткани первого цветоложа (Харечко-Савицкая, 1940; Табенцкий, 1968). Если цветок – это видоизмененный побег, то можно отметить, что если внутри цветков наблюдается изотомический (дихотомический) тип ветвления, то внешним тканям цветка (цветоложу) и цветоносным побегам присущ анизотомический (моноподиальный) тип ветвления, т. е. в процессах эмбрио- и морфогенеза (цветков и соцветий) реализуются различные типы ветвления (Малецкая, 1984, 1988, 2010),

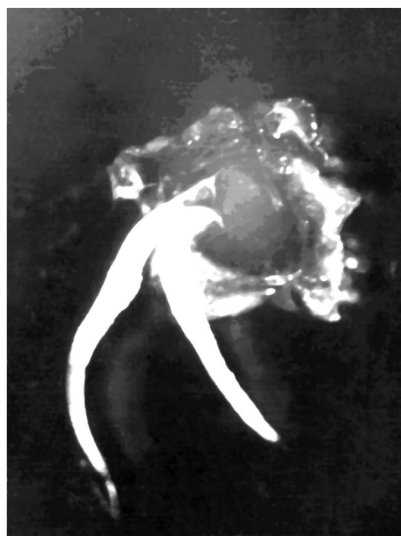


Рис. 6. Один плод с одной семяпочкой и двумя проростками.

определяющие «рисунки» конечных фракталов (цветков и соцветий), а также архитектуру растения в целом (рис. 1, 3–6).

Сахарная свекла с несколькими семяпочками и генетически различными мегаспорами в каждой семяпочке, а также со склонностью генеративных клеток зародышевых мешков к партеногенезу (гаметофитная агамоспермия) представляет собой на сегодня уникальный растительный объект с гаметным типом сегрегации по маркерным признакам на уровне целых растений. Показано, что в апозиготических потомствах свеклы наблюдается автосегрегация по любым маркерным локусам, числовые значения которых радикально отличаются от менделевских пропорций (Малецкий, Малецкая, 1996; Малецкий, 1997, 2000; Левитес и др., 1998; Юданова, Малецкий, 2010).

Настоящая работа выполнялась при поддержке Интеграционного гранта СО РАН № 99 и гранта РФФИ 10-04-00697.

### Литература

- Арапова Т.С. О возможности апомиксиса у сахарной свеклы путем заимствования его элементов у диких видов // Генетика сахарной свеклы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. С. 171–177.
- Белоусов Л.В. Морфогенез, морфомеханика и геном // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 1. С. 29–35.

- Богатых Б.А. Фрактальные структуры живого и эволюционный процесс // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 67. № 4. С. 243–255.
- Богомоллов М.А. Индуцированный апомиксис и использование его в селекции сахарной свеклы *Beta vulgaris* L. // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: Изд-во «Сова», 2010. С. 504–513.
- Богомоллов М.А., Жужжалова Т.П., Корниенко А.В. Использование индуцированного апомиксиса в создании новых форм сахарной свеклы // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Тр. Междунар. симп. Саратов, 1994. С. 22–23.
- Бордонос М.Г. Характер расщепления и некоторые особенности свекловичных высадков с одноцветковыми семенами // Селекция и семеноводство. 1938. № 6. С. 24–27.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1967. 92 с.
- Жексембиев Р.К. Виды рода *Beta* – дикорастущие доноры апомиксиса // Матер. Междунар. науч. конф. «Актуальные проблемы ботанического ресурсоиспользования». Алматы, 2010. С. 295–297.
- Жуковский П.М. Ботаника. М.: Колос, 1982. 624 с.
- Зайковская Н.Э. Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы // Биология и селекция сахарной свеклы. М.: Колос, 1968. С. 137–207.
- Зайковская Н.Э., Ярмолюк Г.И., Болелова З.А. Особенности апомиксиса у анеуплоидных форм сахарной свеклы // Докл. ВАСХНИЛ. 1978. № 9. С. 11–13.
- Карпеченко Г.Д. Теория отдаленной гибридизации // Теоретические основы селекции растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. Т. 1. С. 293–354.
- Левитес Е.В., Шкутник Т., Овечкина О.Н., Малецкий С.И. Псевдосегрегация в агамоспермных потомствах пыльцестерильных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Докл. АН. 1998. Т. 362. № 3. С. 430–432.
- Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Малецкая Е.И. Наследование признаков многосемянности и многозародышевости у сахарной свеклы // Генетика сахарной свеклы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. С. 79–93.
- Малецкая Е.И. Анатомия и морфология цветков, плодов и соплодий свеклы // Одноростковость свеклы (эмбриология, генетика, селекция). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. С. 12–33.
- Малецкая Е.И. Апомиксис у сахарной свеклы // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Тр. Междунар. симп. Саратов, 1994. С. 106–108.
- Малецкая Е.И. Многосемяпочковость цветков и многоростковость посевных единиц у сахарной свеклы // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: Изд-во «Сова», 2010. С. 290–301.
- Малецкая Е.И., Малецкий С.И. Апозиготический способ репродукции и гаплоидия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Фактори экспериментальної еволюції організмів: Зб. наук. прац. Т. 3. Киев: Логос, 2006. С. 274–280.
- Малецкая Е.И., Юданова С.С., Малецкий С.И. Гаплоидия в апозиготических семенных потомствах сахарной свеклы *Beta vulgaris* L. // Докл. АН. 2009. Т. 426. С. 710–713.
- Малецкий С.И. Влияние экологических условий на выявление потенциальной способности растений к неполному способу формирования семян (на примере сахарной свеклы *B. vulgaris*) // Введение в популяционную биологию и генетику растений. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1995. С. 67–71.
- Малецкий С.И. Сцепленное и несцепленное наследование в партеногенетических потомствах растений // Генетика. 1997. Т. 33. № 10. С. 1333–1340.
- Малецкий С.И. Биология размножения сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Малецкий С.И. Биномиальные распределения в генетических исследованиях на растениях. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 75–96.
- Малецкий С.И. Семенное размножение сахарной свеклы // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: Изд-во «Сова», 2010. С. 52–62.
- Малецкий С.И., Левитес Е.В., Батуринов С.О., Юданова С.С. Репродуктивная биология покрытосеменных растений. Генетический словарь. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО РАН, 2004. 160 с.
- Малецкий С.И., Малецкая Е.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. 1996. Т. 32. № 12. С. 1643–1650.
- Малецкий С.И., Шкутник Т., Прусинская Е., Червчак У. Экспрессия аллелей локуса *Mdh1* в апозиготических потомствах сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. 2001. Т. 37. № 3. С. 344–349.
- Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.: Ин-т комп. исследований, 2002. 656 с.
- Мирзоян Э.Н. Н.И. Вавилов и теоретическая биология // Этюды по истории теоретической биологии. М.: Наука, 2006. С. 207–222.
- Петров Д.Ф. Значение апомиксиса для закрепления гетерозиса // Докл. АН СССР. 1957. Т. 112. С. 954–957.
- Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 214 с.

- Роик Н.В. Создание однострочковых сортов и гибридов сахарной свеклы в Советском Союзе // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: Изд-во «Сова», 2010. С. 248–264.
- Соболев Д.Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь: Гос. изд-во Украины, 1924. 204 с.
- Сеилова Л.Б. Апомиксис у сахарной свеклы и его использование в практической селекции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Алматы, 1996. 44 с.
- Табенцкий А.А. Анатомо-биологический очерк сахарной свеклы // Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ, 1968. Т. VII. С. 28–72.
- Фаворский Н.В. Материалы по биологии и эмбриологии сахарной свеклы // Докл. ВАСХНИЛ. 1928. № 3. С. 3–11.
- Филиппченко Ю.А. Индивидуальная изменчивость. Вариационный ряд и кривая // Изменчивость и методы ее изучения. Основы биологической вариационной статистики. Л., 1926. С. 5–32.
- Харечко-Савицкая Е.И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы // Свекловодство. Т. 1. Киев: Госсельхозиздат, 1940. С. 453–550.
- Цильке Р.А., Позняк С.И., Малецкая Е.И. и др. Завязываемость плодов у гибридов сахарной свеклы при апозиготической репродукции в контрастных условиях выращивания // Вестник НГАУ. 2010. Т. 5. № 3. С. 19–25.
- Чайковский Ю.В. Преобразование разнообразия. Эволюционная теория Сергея Мейена // Химия и жизнь. 1994. № 1. С. 20–24.
- Штеренберг М.И. Биоэволюция. М.: Волшебный фонарь, 2009. 410 с.
- Юданова С.С. Миксоплоидия клеточных популяций сахарной свеклы и ее связь с репродуктивными признаками: Дис. ... канд. биол. наук. СПб: Всерос. НИИ растениеводства, 2004. 126 с.
- Юданова С.С. Миксоплоидия клеточных популяций у сахарной свеклы // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: Изд-во «Сова», 2010. С. 63–86.
- Юданова С.С., Малецкий С.И. Миксоплоидия клеточных популяций и автосегрегация по локусу *Mm* в потомствах сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) при апозиготии // Биология развития: морфогенез репродуктивных структур и роль соматических, стволовых клеток в онтогенезе и эволюции: Матер. междунар. конф., посвященной 50-летию юбилею Лаб. эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 141–142.
- Юданова С.С., Малецкий С.И., Позняк С.И., Малецкая Е.И. Изменчивость завязываемости плодов при апозиготическом способе репродукции у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. 2011. Т. 47 (В печати).
- Ярмолук Г.И., Белгородская С.П., Балков И.Я. Апомиксис у сахарной свеклы // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Тр. междунар. симп. Саратов, 1994. С. 166–168.
- Asker S., Jerling L. Apomixis in Plants. CRC Press, Boca Raton, 1992. 298 p.
- Barocka K.H. Die section corollinae der gattung *Beta* (Tournef) L. // Z. Pflanzenzücht. 1966. Bd. 56. № 4. S. 379–388.
- Cleij G., Bock T.S.M. Crosses between *Beta intermedia* Bunge and *Beta vulgaris* L. // Euphytica. 1968. V. 17. P. 11–20.
- Jassem B. Embriology and genetics of apomixes in the section Corollinae of the genus *Beta* // Acta Biol. Cracovensia. Ser. Botanica. 1976. V. 19. P. 151–172.
- Jassem B. Apomiksja u tetraploidalnych mieszancow między wielonasiennym burakiem cukrowym i *Beta lomatogona* F. et M. // Hodowla Roslin. Aklimatyzacja i Nasienictwo. 1969. T. 13. Z. 3. S. 245–255.
- Jassem B., Jassem M. The embriology of sterile  $F_1$  hybrids between the sugarbeet and *Beta webbiana* Moq. // Acta Agrobotanica. 1969. V. XXII. Z. 1. S. 5–12.
- Koltunow A.M., Grossniklaus U. Apomixis: a developmental perspective // Annu. Rev. Plant Biol. 2003. V. 54. P. 547–574.
- Owen F.V. Inheritance of cross- and self-sterility and self-fertility in *Beta vulgaris* L. // J. Agric. Res. 1942. V. 64. P. 679–698.
- Richards A.J. Chapter 10. Agamospermy // Plant breeding system. London: Allen and Unwin, 1997. P. 396–450.
- Szkutnik T. Apomixis in the sugar beet reproduction system // Acta Biol. Cracoviensia. Ser. Botanica. 2010. V. 52. № 1. P. 87–96.
- Szkutnik T., Prusinska E., Czerwczak U. Uzyskanie agamospermicznych potomstw u męskosterylnych roślin buraka cukrowego (*Beta vulgaris* L.) // Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin. 2001. V. 217. P. 249–261.

**APOZYGOUS SEED PRODUCTION IN THE SYSTEM  
OF THE GENUS *BETA* (CHENOPODIACEAE)  
AND VAVILOV'S HOMOLOGY SERIES**

**S.I. Maletsky, E.I. Maletskaya, S.S. Yudanova**

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

**Summary**

The homology of seed reproduction modes in species of the genus *Beta* (Chenopodiaceae) is considered. It is demonstrated that apozygous reproduction is typical in wild *Beta* species and in the cultivated species *B. vulgaris* L. On the one hand, the homology of seed reproduction modes in *Beta* is in agreement with Vavilov's law of homologous hereditary variability; on the other hand, this homology can hardly be explained by a parallel mutation process in genes governing traits associated with seed reproduction. Hence, the agamospermy in sugar beet is of epigenetic nature. The fractal way of description of the flower structure morphogenesis is also in agreement with the nomological component of the said law, because plant morphogenesis can be adequately described in terms of fractal geometry.

**Key words:** gene autosegregation, agamospermy, apozygoty, apomixis, homologous variability, iterations, mixoploidy, uni- and multiovulation of flowers, parthenogenesis, reproductive traits in plants, fractal geometry, epigenesis, epigenes.