

УДК:631.531:575.1:504.73

**ВОСПРОИЗВОДСТВО В РАМКАХ БИОСФЕРОЦЕНТРИЧЕСКОЙ ПАРАДИГМЫ
ЖИЗНИ ВЛАДИМИРА ВЕРНАДСКОГО****THE REPRODUCTION WITHIN THE BIOSPHERECENTRICAL PARADIGMS OF
THE LIFE OF VLADIMIR VERNADSKY**

©Малецкий С. И.

д-р биол. наук

Институт цитологии и генетики СО РАН

г. Новосибирск, Россия

stas@bionet.nsc.ru

©Maletskii S.

Dr. habil.

Institute of Cytology and Genetics Siberian Department of RAS

Novosibirsk, Russia

stas@bionet.nsc.ru

Аннотация. Воспроизводство — основная форма движения живого вещества на планете, обладающая такими существенными свойствами как наследственность и изменчивость. Наследственность — идентичность родителей и потомков в ряду поколений воспроизводства, изменчивость — неполнота этой идентичности. У семенных растений можно выделить три типа воспроизводства: а) самоудвоение; б) деление клеток; в) воспроизводство семян. В клетках самоудваиваются молекулы ДНК, хромосомы, субклеточные органеллы (хлоропласты и митохондрии), сами клетки делятся, а новые поколения семян воспроизводятся с помощью спор двуродительским, или одnorodительским способами. Начало экспериментальному исследованию наследственности при воспроизводстве у растений положено Г. Менделем в середине XIX века. Его открытие повлекло рождение теории мутаций, хромосомной теории наследственности, химического кода ДНК, геноцентрической парадигмы наследования (ГЦП) и др. Природа наследственности неоднозначна. В рамках ГЦП наследование морфологических признаков связывают с активностью генов. В рамках эпигенетической парадигмы (ЭГП) наследования процесс морфогенеза напрямую связывают не столько с активностью генов, сколько рассматривают его как совокупность процессов самоусложнения и самосборки структур на базе генных продуктов клетки. Вопросы воспроизводства органических структур, наследственности и изменчивости тесно связаны представления о физических и морфогенетических полях, геометрии пространства и молекул. Один из геометрических признаков у растений — биполярность — поля сил, влияющие на свойства симметрии и на морфогенез. Биполярность формируется в ходе роста вдоль пространственно ориентированных осей и плоскостей, где располагаются симметричные части растений (ветви, листья, цветки). Поля сил, присущие отдельным молекулам и их ансамблям, а также клеткам, тканям и органам, формируют геометрию различных частей растений, в частности, симметрию на разных уровнях организации. Пример — изомерия полимерных молекул — белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов клеток. Пространственное расположение отдельных клеток

<http://www.bulletennauki.com>

определяет их роль в воспроизводстве следующих поколений, в частности, в передаче наследственных свойств следующему поколению растений (возникновение стволовых клеток из соматических).

Развитие человеческих цивилизаций базируются на доступных пищевых ресурсах, уровень производства которых определяется результативностью селекционной и семеноводческой работы. Селекция и семеноводство растений базируются на воспроизводстве семян, в основе которых биотехнологии *in vivo* — одна из форм ноосферной деятельности человека.

Abstract. Reproduction is the main form of the movement of living matter on the planets, which has such intrinsic properties as a heredity and variability. Heredity — the identity of the parents and progenies in several generations of reproduction, variability and insufficiency of this identity. In seedage plants it is possible to allocate three types of reproduction: a) self-reduplication; b) cell division; c) the reproduction of seeds. In cells reduplicate of the DNA molecules, chromosomes, subcellular organelles (chloroplasts and mitochondria), the cells themselves are divided, and the new generation of seed reproduced by using the spores by biparental, or uniparental modes.

The beginning of the experimental study of heredity upon the reproduction in plants is supposed by G. Mendel in the midnineteenth century. From the opening led to the birth of the theory of mutations, chromosomal theory of inheritance in particular, the chemical code of DNA, genocentrically paradigm of inheritance (GPI) and other. The nature of heredity is an ambiguous. Within the GPI inheritance of morphological characters associated with gene activity. Under the epigenetic paradigm inheritance (EPI) is the process of morphogenesis is associated not so much with the activity of genes, many see it as a set of processes of self complication and self-assembly of structures based on the gene products of the cell. The problems of reproduction of organic structures, of heredity and variation are closely related representations of the physical and the morphogenetic fields, the geometry of living space and molecules. One of the geometric characteristics of plants — bipolarity — field of forces influencing properties of symmetry and morphogenesis. Bipolarity is formed during the growth oriented along the spatial axes and planes, where are the symmetrical parts of plants (branches, leaves, flowers). Field forces characteristic the individual molecules and their ensembles, as well as cells, tissues and organs, form the geometry of the various parts of plants, in particular, the symmetry at different levels of the organization. An example of isomery of polymer molecules – proteins, nucleic acids, polysaccharides, cells. The spatial arrangement of individual cells determines their role in the reproduction of the next generations, in particular, in the transmission of hereditary characteristics to the next generation of plants (appearance of stem cells from somatic). The development of human civilizations based on available food resources, level of production which is determined by the effectiveness of the breeding methods and a seed reproduction. Breeding and seed production of plants based on seed propagation in plants, based on biotechnology *in vivo* is one of the forms of the noosphere of human activity.

Ключевые слова: биосфера, воспроизводство, живое вещество, морфогенез, наследственность, ноосфера, поля сил, репродуктивная биология, селекция растений.

Keywords: biosphere, reproduction, living matter, morphogenesis, heredity, noosphere, a fields of forces, reproductive biology, of plants breeding.

Введение. В рамках учения о биосфере В. И. Вернадского все живые тела делятся на две группы: а) *первого порядка* — автотрофные организмы (питание независимо от других организмов — растения); б) *второго порядка* — гетеротрофные и миксотрофные организмы

<http://www.bulletennauki.com>

(животные). «Автотрофные организмы строят свое тело целиком из веществ косной природы; все их органические соединения, содержащие азот, кислород, углерод, водород, составляющие главную массу тела, берутся из минерального царства. Гетеротрофные организмы используют как пищу для жизни органические соединения, созданные другими живыми организмами. <...> В частности, их углерод и азот в значительной или полной мере получается из живого вещества. В миксотрофных организмах пищей – по отношению к углероду и азоту — служат соединения, созданные как живым веществом, так и химическими реакциями косной материи» [1, с. 192–193]. Вкупе эти две группы живых тел осуществляют полный биогеохимический круговорот вещества на планете в пределах земной коры.

Совокупность взглядов В. И. Вернадского на живое вещество планеты можно обозначить как биосфероцентрическая парадигма жизни (БЦПЖ) [2], отделив ее тем самым от других теоретических представлений, описывающих фундаментальные свойства биоты с иных теоретических позиций. В рамках БЦПЖ воспроизводство (размножение¹) — рассматривается как основная форма движения живого вещества на планете, что ставит его в учении о биосфере и биосферных процессах на центральное место.

Воспроизводство биоты осуществляется *биогенетически*² — потомки воспроизводят свойства родителей («подобное рождает подобное»). «Нормальную преемственную смену во времени форм живого, связанных генетически, можно обозначить именем *биогеनेза*, а наука, занимающаяся изучением форм этих изменений, может быть названа *биогенетикой*. Объектом ее исследования могут служить или изменения форм одного и того же организма в течение его индивидуальной жизни — нормы каковых изменений отыскивает онтогенетика, — или же преобразование органических форм в ряду сменяющихся друг друга поколений; выяснение законов этих преобразований составляют задачу *исторической биогенетики*» [3, с. 3].

Отличительная особенность учения Вернадского рассмотрение в совокупности процессов биогеоза и биогеохимических процессов, связанных с изменениями земной коры. Другими словами, он связывает динамику биотических накоплений на планете с динамикой биогеохимических превращений в земной коре. Более того, биогеохимические трансформации земной коры рассматриваются вкупе с поступлениями и преобразованиями на Земле солнечной и космической энергии. «В чем бы явления жизни ни состояли, энергия, выделяемая организмами, есть в главной своей части, а может быть и целиком, лучистая энергия Солнца. Через посредство организмов она регулирует химические проявления земной коры» [5, с. 72]. «Биосфера может быть рассматриваема как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические излучения в действенную земную энергию — электрическую, химическую, механическую, тепловую и т. д. Космические излучения, идущие из небесных тел, охватывают биосферу, проникаю всю ее и все в ней. <...> Несомненно, лучи Солнца обуславливают главные черты механизма биосферы. <...> Солнцем в корне переработан и изменен лик Земли, пронизана и охвачена биосфера. <...> Для нас уже ясно огромное значение в биосфере коротких ультрафиолетовых волн солнечной радиации, длинных красных тепловых и промежуточных лучей видимого светового спектра. <...> Медленно и с трудом выявляется нашему уму превращение солнечной энергии в биосфере в земные силы» [1, с. 43]. Говоря о роли энергии в процессах воспроизводства, он писал: «Растекание размножением в биосфере зеленого вещества является одним из характернейших проявлений механизма земной коры.

¹ Размножение — воспроизведение себе подобных (клеток, организмов).

² Биогеоз — образование органических соединений живыми организмами. Эмпирическое обобщение утверждающее, что все живое происходит только от живого [4, с. 60].

<http://www.bulletennauki.com>

<...> Растекание жизни — движение, выражающее во всюдности жизни, есть проявление ее внутренней энергии, производимой ею химической работы. <...> Эта энергия проявляется в работе, в производимой жизнью, в переносе химических элементов и в создании из них новых тел. *Я буду называть ее геохимической энергией жизни в биосфере»* [6, с. 24–25].

В. И. Вернадский усматривает глубокую аналогию между понятием «воспроизводство» в биологии и понятием «инерция³» в физике. Он задавался вопросом, как учесть массу живого вещества во времени, если нет возможности сделать мгновенный срез на каком-то уровне, как это делается при измерении массы неживого, которое во времени не меняется, а в любой популяции происходят непрерывные изменения (кто-то рождается или умирает)? И тогда он формулирует: «Если в механике мерой массы является инерция, то, что является мерой живого вещества? *Что аналогично инерции (или ускорению?) в живом мире? Конечно, размножение. Это движение организмов по земной поверхности с переменной массой, с умножающейся массой. Нет ничего важнее в бытии живых тел, чем их размножение»* [7, с. 48]. Процесс воспроизводства живого вещества в биосфере непрерывен во времени, а единичным событием при воспроизводстве считается клеточное деление: «И здесь, как и во всех вопросах, связанных с живым веществом, мы имеем дело с массовым явлением, и поэтому берем среднюю величину продолжительности деления отдельных клеток, то время, в течение которого происходит удвоение числа неделимых данного вида» [8, с. 258].

Воспроизводство — не только центральный пункт в учении о биосфере В. И. Вернадского, но оно столь же значимо и в более частных отраслях науки: теории народонаселения (популяционной биологии) и теории наследственности, теории эволюции и теории селекции и т. д. Это следует из фундаментального свойства биоты: при соответствующих условиях среды животные, растения и микроорганизмы способны наращивать свою численность экспоненциально (в геометрической прогрессии). Поэтому, как и у В. И. Вернадского, процессы воспроизводства — центральное место в теоретических концепциях народонаселения Т. Мальтуса (XVIII век), в учении об эволюции и естественном отборе у Ч. Дарвина (XIX век) и др. Т. Мальтус в 1798 г. писал: «Как в животном, так и растительном царствах, природа разбрасывает семена обильно, щедрой рукой. <...> На определенном участке земли проростки имеют достаточно пищи и достаточно места, чтобы осуществить экспансию и превратится в огромное число особей в течение нескольких тысяч лет. Необходимо, чтобы властный закон жизни ограничивал эту экспансию определенными границами. Расы растений и животных отстают под натиском этого великого ограничительного закона» [цит по: 9, р. 1].

Наследственность и изменчивость. Биогенетическому процессу воспроизводства присущи такие фундаментальные свойства как наследственность и изменчивость. В биологической литературе термином «наследственность»⁴ обозначают биогенетическую идентичность родителей и потомков, подчеркивая, что сходство индивидов в ряду поколений репродукции не случайно. Другими словами, наследственность — это способность биообъектов воспроизводить в непрерывном ряду поколений архетипические признаки и свойства клеток, организмов, видов, родов и пр. «Наследственность —

³ Инерция — мера массы или свойство тела сохранять свое состояние покоя или прямолинейного равномерного движения, пока какая-либо внешняя сила не выведет из этого состояния.

⁴ «Закон наследственной передачи <...> состоит в том, что каждое растение или животное производит однородных себе потомков, причем эта однородность заключается не столько в повторении индивидуальных признаков, сколько в повторении <...> *общего строения.* <...> Пшеница производит пшеницу, <...> каждый развивающийся организм принимает форму, свойственную классу, порядку, роду и виду, от которого он происходит. <...> В этом-то и проявляется, главным образом, наследственность» [12, с. 173].

<http://www.bulletennauki.com>

это сохранение сходного (неизменного), изменчивость — возникновение несходного. <...> Под наследственностью разумеют сохранение и передачу сходного как во внешнем или внутреннем строении, так и в физико-химических особенностях и в жизненных отправлениях организмов» [10, с. 165]. Глагол «наследовать», от которого возник термин «наследственность», по-видимому, пришел в биологию из юриспруденции («наследовать престол», «он наследовал этот дом от отца»), и из литературы («его жестоко мучил наследственный алкоголизм», М. Горький; «наследовать пороки предков») [11, с. 501].

Если феноменологически *наследственность* — это морфофизиологическая идентичность родителей и потомков в ряду поколений, то *изменчивость* указывает на некоторую неполноту этой идентичности. «Нет двух растений, которые нельзя бы было различить, и нет двух таких животных. Наследственность всегда сопровождается изменчивостью» [12, с. 188]. Под изменчивостью понимаются не вариации каких-то сущностных свойств живых тел во времени (изменения, связанные с возрастом, полом, стадией онтогенеза и пр.), а вариации по морфофизиологическим (фенотипическим) признакам в течение жизни индивидов. В теории наследственности различают два типа изменчивости — наследственная изменчивость (связана с мутациями, эпимутациями, хромосомными перестройками в геномах и др.), и ненаследственная (паратипическая), вызываемая воздействиями на процесс биогенеза факторов внешней или внутренней среды.

Значительный вклад в понимание природы изменчивости был сделан в середине XIX в. Г. Менделем, открывшим у *Pisum sativa* дискретные «факторы наследственности». Менделевские представления о материальных основах наследственности, в свою очередь, получили в последующем поддержку в рамках *хромосомной теории наследственности* Т. Моргана в 1911–1915 г. г. (хромосомы — носители генов) и теории мутаций⁵ Х. Де Фриза (1901 г.), а в середине 1950-х г. г. химического кода — открытие кодирующих способностей полимерных молекул ДНК. Последнее позволило заменить менделевский «наследственный фактор» на более конкретное понятие — «ген» — последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК хромосом [13].

Одним из первых синергетических итогов развития идей менделизма о наследственных факторах стала концепция мутаций Х. Де Фриза — «прерывистое изменение в хромосомах, передающиеся потомству, и определенным образом влияющие на признаки» [14, с. 246]. В дальнейшем в экспериментальной ботанике и селекции растений стали идентифицировать многочисленные мутации, возникающие у растений при их обработке разнообразными химическими и физическими факторами. Это привело к рождению особой отрасли биотехнологии — *мутационной селекции растений*. У мутантов, как выяснилось, изменениями могут быть затронуты не только отдельные последовательности ДНК или отдельные участки хромосом, но и более крупные структуры. В частности, открытые в середине XX в. И. А. Рапопортом супермутагены позволили получать наследственные изменения, не локализуемые на хромосомах, но затрагивающие очень сложные комплексы признаков [15]. Подводя итоги длительных наблюдений по использованию супермутагенов у озимых пшениц, ученица А. И. Рапопорта Н. Эйгес с сотр. констатирует: «В наших исследованиях было найдено наиболее эффективное воздействие супермутагенов на озимую пшеницу, состоящее в преобразовании генома при возникновении множества генных мутаций без повреждения генетического аппарата клетки, включая эпигенетические процессы. <...> Получено широкое разнообразие мутантов. Разнообразие связано, в том числе с возникновением новых признаков,

⁵ Мутации — наследуемые изменения в хромосомах зародышевых клеток, затрагивающие либо отдельные основания ДНК (генные мутации), либо вызывающие крупные перестройки хромосом (структурные изменения), передающиеся потомству, и определенным образом влияющие на признаки.

<http://www.bulletennauki.com>

не характерных для озимой пшеницы. <...> Рассматриваются два новых селекционно ценных признака: устойчивость к мучнистой росе и очень высокие адаптивные свойства (на уровне ржи) <...> составляющие признак зимостойкости» (16, с. 117–118). Наследуемые изменения у озимой пшеницы затрагивали различные сложные признаки, включая и систему воспроизводства пшеницы.

По современным представлениям, «наследственная информация» вовсе не предполагает того, что ее носитель находится только в хромосомах (последовательности нуклеотидов в полимерах ДНК), которые бы должны бы обладать гигантской информационной емкостью. Значительная часть информационных потоков в клетках реализуется без прямого участия кодирующих молекул ДНК (цифровой формы информации) [17]. В онтогенезе постоянно реализуются иные информационные коды, определяющие рост и развитие индивидов (*аналоговые формы информации*) [18, 19]. С информационной точки зрения, наследственность — это передача информации от одного поколения другому, реализуемая на разных уровнях организации. Она включает: а) передачу информации от одних молекул другим в пределах клетки; б) передачу информации от одних клеток другим клеткам в пределах органов и тканей; в) передачу информации от родительских организмов потомкам и т. д. Другими словами, наследственность охватывает не только кодовые характеристики полимеров нуклеиновых молекул, но также и информационные свойства молекулярных и надмолекулярных компонентов живых структур — клеток, тканей, органов, определяющих ход синергетических взаимодействий частей организмов в ходе роста и развития. Можно говорить, что любые синергетические процессы, протекающие в клетках, тканях, организмах, в ходе онтогенеза сопряжены с информационными потоками [20]. «Для передачи наследственной информации с позиций синергетики не требуется, чтобы хромосомы, например, растений, заключали в себе всю информацию о форме, цветовых оттенках стебля, листьев, клеток, что предполагало бы гигантскую информационную емкость носителя информации. На нем достаточно хранить информационные коды для управления диссипативными структурами, которые образуются за счет самоорганизации элементов живого. На эти коды и могут воздействовать повреждающие факторы различной природы» [21, с. 29]. С позиций теории информации, самоподдержание и развитие во времени биоструктур определяются контурами положительной и отрицательной обратной связи. Кроме того, воспроизводство сопряжено с информационными обмена не только между компонентами живых объектов, но и между организмами и окружающей средой.

Воспроизводство и наследственность у растений. Воспроизводство новых поколений у растений осуществляется либо путем клонирования (вегетативное размножение), либо путем семенного воспроизводства (полового размножения). Феномен наследования у растений при половом воспроизведении включает процессы, реализуемые как на уровне отдельных молекул и отдельных клеток, так и морфогенетические процессы, реализуемые на уровне тканей, органов и целых растений. Выделим три системы (три типа) воспроизводства у семенных растений: а) *самоудвоение*; б) *дробление (деление целого на две части)*; в) *воспроизводство семян*. Каждой системе воспроизводства присуща и своя наследственность и изменчивость. В ядрах и цитоплазме клеток самоудваиваются молекулы ДНК, субклеточные органеллы (хлоропласты и митохондрии), хромосомы, с завершением самоудвоения которых обычно происходит деление (дробление) клетки как целого на две части: а) кариокинез (митоз) — деление ядра и хромосом с помощью внутриклеточного веретена; б) цитокинез — образование перегородки между дочерними клетками с последующим их обособлением. При самоудвоении молекул ДНК, хромосом и внутриклеточных органелл реализуется первая форма наследования – удвоенные полимерные молекулы и внутриклеточные

<http://www.bulletennauki.com>

структуры — точные копии материнских молекул и внутриклеточных структур. При карио- и цитокинезе реализуется вторая форма наследования: дочерние клетки могут быть либо точными копиями материнских, либо нет (например, в случае асимметричного деления), а, например, точного распределения органелл между дочерними клетками вообще не существует. Первые два типа репродукции реализуются у всех представителей растительного царства, размножаемых как вегетативным, так и половым путем, а третий тип (воспроизводство семян) связан со сменой поколений и реализуется в ходе спорогенеза и связанного с ним полового процесса [19]. Воспроизводство семян происходит при смене фаз развития (спорофит → гаметофит → спорофит). Гаметофиты растений, сформированные на спорофитах, в ходе репродукции воспроизводят новое поколение спорофитов (семян) либо двуродительским (двойное оплодотворение — зиготический эмбриогенез), либо однородительским (партеногенез — апозиготический эмбриогенез) способами.

Несмотря на формирование в начале XX века теории мутаций, природа наследственности и изменчивости у растений таит еще множество вопросов. Возникли два дискурса, с одной стороны, в рамках менделизма, а с другой, в рамках более ранних представлений о наследственности и изменчивости Ж. Б. Ламарка [22]. Ж. Б. Ламарк рассматривал изменчивость, как ступенчатое совершенствование организмов в ходе эволюции под влиянием условий среды и наследование приобретенных признаков. Вопрос о наследовании «приобретенных признаков» никогда не уходил полностью в тень и активно обсуждался в научных публикациях XIX и XX веков как у нас в стране, так и за рубежом. Например, Л. С. Берг в знаменитой монографии «Номогенез» за 1922 год [23] обозначал внешнюю среду (географический ландшафт) как доминирующий фактор в изменчивости организмов и в отличие от Ч. Дарвина подчеркивал отсутствие случайностей в эволюции: «Ландшафт влияет на организмы не одним каким-либо из составляющих его факторов <...>, а всей совокупностью элементов, слагающих собой данный ландшафт. Географический ландшафт воздействует на организмы принудительно, заставляя все особи варьировать в определенном направлении, насколько это допускает организация вида. Здесь не место случайностям: следствия наступают с такой же фатальной необходимостью, как реакции в химии или явления в физике» [23, с. 238].

С философской точки зрения расхождения между менделизмом и ламаркизмом коренятся в метафизике описания предмета наследственности и изменчивости: в рамках номотетизма⁶ или в рамках идиографизма⁷. Отношения между двумя парадигмами наследования современной биологии (ГЦП — номотетический принцип и ЭГП⁸ — идиографический принцип) трудно совместимы: ГЦП рассматривает только закономерности передачи наследственных факторов от одного поколения к другому (правила наследования по Менделю и вытекающие из этих правил следствия), тогда как ЭГП рассматривает процессы осуществления фенотипов во времени в онтогенезе как уникальные события [24]. Почти полный отказ менделизма от идиографизма оказался не продуктивным, породив лишь острые дискуссии. «В основе номотетизма (геоцентризм — автор) лежит фундаментальный отказ от идеи времени, предполагающий динамику и эволюционные изменения самих законов как таковых, что не допускает формирования и самой идеи уникального события» [25, с. 408]. Отказ от идеи времени при описании наследования характеризует не только менделизм, но и возникшую на его основе ГЦП наследования со статическими способом передачи маркерных (ДНК-овых) признаков,

⁶Номотетизм — повторяющиеся (закономерные) явления, способ действия которых всегда одинаков.

⁷Идиографизм — описание реальности, не подлежащей познанию посредством поиска общих понятий и общих закономерностей.

⁸ЭГП — эпигенетическая парадигма наследования, рассматривает наследуемые в ходе развития новообразования и соответствует ламаркистским механизмам изменчивости.

<http://www.bulletennauki.com>

тогда как такие процессы как, например, морфогенез непременно должны включать временную координату [26, 27]. Отметим, что в учении В. И. Вернадского о биосфере проблема времени у биообъектов — одно из центральных звеньев его учения о земной биоте [7].

Биопространство и поля сил у живых тел. Значительная часть учения о биосфере посвящено пространственно–геометрическим свойствам живого вещества. В. И. Вернадский вводит понятие «*поле существования жизни*», напрямую связанное с геометрией живых систем, с геометрией органических молекул и структур, входящих в состав организмов. Очевидно, что реализация наследственных свойств и изменчивость живого напрямую определяются геометрией органических и неорганических молекул клетки, а также геометрией надмолекулярных структур, частей и органов организма со спецификой их пространств и полями взаимодействующих сил. «Мы должны резко отделять пространство, являющееся доступным научному изучению в пространстве–времени, от идеального однородного изотропного пространства геометрии — пространства Ньютона. Ньютоново пространство <...> есть одно из очень многих пространств, геометрически возможных. <...> Оно отличается от физического пространства, которое неоднородно и не идеально изотропно, т. е. изотропно не для всех явлений природы. Мы должны говорить о строении пространства, так как геометрическое его строение, и симметрическое его строение неизбежно отражаются в изучаемых в науке физико–химических и биологических явлениях» [5, с. 147].

В. И. Вернадский подчеркивал, что геометрия пространств и поля сил у живых и косных тел не совпадают: геометрия пространства, присущая живым телам, радикально отличаются от таковой у косных тел. Он писал: «Одно из самых основных различий в нашем мышлении — натуралистов, с одной стороны, и математиков — с другой, — это характер пространства. Для математиков <...> пространство является бесструктурным. Оно характеризуется измерениями, и только. Для естествоиспытателя <...> *пустое, незаполненное пространство не существует. <...> Реальное пространство натуралиста совпадает с той физической средой, в которой идут наблюдаемые им явления. <...>* Говоря о природном <...> пространстве, натуралист говорит о геометрическом строении физической среды. <...> Идеальное пространство геометра не существует для натуралиста: оно было бы для него реальным только в том случае, если бы наблюдения указали ему, что <...> пространство изотропно, однородно везде и всюду. В действительности этого нет — физическая среда явно разнородна» [5, с. 15]. Далее: «Можно утверждать, что пространство, изучаемое в науке, не есть пространство Евклида. Оно не является таким, потому что обладает строением. Это строение проявляется, с одной стороны, *в существовании физических полей*, т. е. это неоднородности в разных частях, с другой, <...> — его изотропностью. <...> Мы допускаем физическое поле в пустоте, т. е. в пространстве, не занятом весомой материей.<...> Но понятие физического поля <...> требует, чтобы около каждого материального тела, будь то огромная звезда или ничтожный электрон, было свое поле сил. <...> Физическое пространство глубоко неоднородно, так как каждая материальная частица окружена своим особым состоянием пространства, доступным в своей особенности научному изучению. <...> Это не есть статическая система, это есть сложная неоднородная динамическая система. Точно также другое явление <...> диссимметрия живых организмов и их комплексов является резким проявлением неоднородности пространства — особой неоднородности, неизвестной пока в изученных нами физических полях» [5, с. 145].

<http://www.bulletennauki.com>

«Состояние пространства тесно связано с понятием физического поля⁹. <...> Физическое поле не является полем в обыденном смысле, так как имеет кривизну и в целом ряде явлений физические поля, в которых распределяются силовые линии — поля электрические, магнитные, тепловые, тяготения, электромагнитные, явно представляют собой часть геометрического пространства, резко разным образом отграниченного. <...> Во всех этих случаях мы имеем дело с состоянием пространства, свойства которых проявляется не материально, а энергетически. <...> Гельмгольц отличал физическое пространство от геометрического, как обладающее своими свойствами, например, правизной и левизной» [5, с. 52].

Представления о полях жизни, структуре физического пространства живого вещества, геометрии органических и неорганических молекул, а также геометрии живых и косных тел тесно связаны с представлениями о процессах морфогенеза у растений и животных. Структура пространства и поля сил актуальны, например, для понимания таких фундаментальных свойств живого как симметрия, изначально присущая всем природным объектам, и реализуемая в ходе морфогенеза. Вернадский выделяет исторический аспект в понимании роли симметрии у живых тел: «Само понятие о симметрии сложилось при изучении живых организмов. <...> Здесь еще древними греками были найдены числовые законности, которые дальше и до сих пор не поддались охвату обобщающей математической мысли. <...> Можно ясно видеть, что между симметрией кристаллических многогранников и симметрией живых организмов существует коренное, глубокое различие. В первом случае мы имеем дело с выражением атомной структуры твердого вещества, во втором — со стремлением к организованности живого вещества, обособленно и отдельно существующего в чуждой ему косной среде биосферы. <...> Законы этой симметрии нам совершенно не известны. Но ее существование, существование морфологической правильности, не возбуждает сомнения. Ясно, что эта симметрия подчинена совсем другим законам, чем симметрия кристаллов. Геометрически в глаза бросаются два явления. *Во-первых, в живых организмах проявляется оси пятого и шестого порядков.* Это указывает, что мы здесь не имеем дело с симметрией однородного твердого тела, с его атомным строением. Однородность внутреннего строения, которая так характерна для кристалла, здесь отсутствует. Внутренняя среда живого организма резко неоднородна, находится в непрерывном движении атомов, не возвращается в те же точки, где они бывали, как это имеет место в кристаллах, где они не смещаются миллиарды лет, если это не вызывается внешними силами. *Внутри живого организма мы имеем дело с динамическими, вечно сменяющимися устойчивыми равновесиями, регулируемые биогенной миграцией атомов*» [5, с. 56]. В свою очередь, симметрия более высоких уровней есть итог синергетических процессов, связанных с динамическими преобразованиями объектов (структур) более низкого уровня. «Мы можем сейчас утверждать, что между симметрией живых организмов — живого вещества и кристаллических пространств, т. е. симметрией кристаллов, мы имеем резкое различие. <...> Мы имеем здесь дело с двумя природными явлениями, резко друг от друга отличными» [5, с. 177–178].

Примером молекулярной симметрии служат изомерия белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов и др. «*Изомерия — существование одинаковых по составу и молекулярной массе соединений, но различающихся по строению или расположению атомов в пространстве и вследствие этого по свойствам*» [28, с. 210]. В химии оптическая изомерия (стереоизомерия) регистрируется как правизна и левизна молекул. «В евклидовом трехмерном пространстве <...> правизна и левизна

⁹ *Поле* — пространство, в пределах которого рассматривают действие каких-либо сил (напр., электромагнитное поле, поле тяготения и др.).

<http://www.bulletennauki.com>

тождественны геометрически и физически. Эта тождественность сказывается в том, что число образующихся кристаллографически правых и левых многогранников при кристаллизации <...> одинаково. Это число отвечает законам теории вероятности. <...> Великое открытие Пастера показало, что этого никогда не бывает при явлениях кристаллизации в живых организмах и даже глубже, при биохимическом образовании правых и левых молекул в живых организмах. Я вполне признаю гениальной интуицией идею Пастера о связи этого явления с геометрическим пространством живых организмов» [5, с. 54]. Понятие изомерии включает не только органические молекулы, но охватывает также клетки, ткани, органы — *биоизомерия* [29].

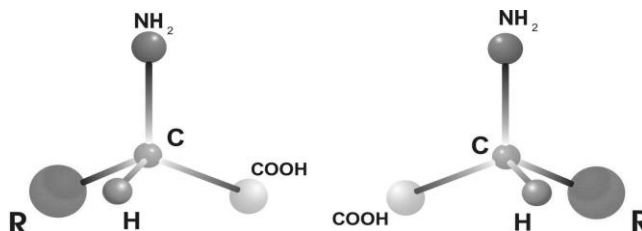


Рисунок 1. Зеркальные изомеры L– и D– аминокислот.

Геометрия органических молекул и их полимеров обозначают термином «диссимметрия¹⁰» (иногда «хиральность»). В. И. Вернадский относит диссимметрию органических молекул к фундаментальным свойствам живой материи. «Диссимметрическое состояние пространства биологами, насколько я знаю, совсем не учитывалось, оно введено было мною в 1924–1926 г. г. в биогеохимию» [30, с. 231]. При воспроизводстве органических полимеров в клетках их диссимметрия воспроизводится из поколения в поколение. Вернадский подчеркивал, что «правизна» и «левизна» молекул определяет жизнь как пространство, отличное от пространства косного вещества. Жизнь на Земле — это хирально чистая среда, включающая лишь один тип хиральных органических молекул — белков (зеркальные изомеры L– и D– аминокислот, Рисунок 1), нуклеиновых кислот, полисахаридов и др. Самопроизвольное возникновение из рацемической смеси органических веществ хирально чистых термодинамически невозможно. «Правые и левые химические соединения действуют в одинаковой обстановке и при одинаковых условиях, в сложной термодинамической среде живого вещества, как химически резко разные тела. <...> Неравенство правизны и левизны выражается не только в этих химических и физических проявлениях, оно охватывает всю морфологию организма, и больше того, ее динамику. Чрезвычайно характерно значение спиралей в форме организмов и неравенство правых и левых спиралей. Это выражается в неравенстве правых и левых завитков раковин, бактерий, семян, усиков растений и т. п.» [5, с. 58].

Диссимметрия молекул в клетках оказывает прямое влияние на реализацию цепных и каскадных химических и биохимических реакций. Хиральность ДНК необходимое условие их саморепродукции, матричного синтеза полипептидов, определяющих нормальный ход развития живого. «Все наиболее важные вещества, из которых построены живые организмы, состоят из *диссимметричных*, или, *хиральных*, молекул, существующих в двух зеркально–

¹⁰ *Диссимметрия* — свойство биообъектов синтезировать вещество в одной из двух возможных пространственных конфигураций. По законам физики и химии левых и правых форм должно синтезироваться в равном количестве, что соответствует второму началу термодинамики. В живых организмах *самые важные вещества (нуклеотиды, белки, полисахариды и др.) стопроцентно диссимметричны, то есть синтезируются только в одной форме, менее важные — в неравном количестве левых и правых форм.*

<http://www.bulletennauki.com>

симметричных формах. При этом вещества, составляющие конституциональную основу клеток и несущие основные жизненные функции, во всей биосфере встречаются только в одной определенной из этих двух форм, и поддержание «оптической чистоты», т. е. *недопущение или устранение другой, является важной составляющей жизненных процессов*. <...> Эта диссимметрия, видимо, связана с какими-то первостепенной важности особенностями жизненных процессов и является неотъемлемым свойством живого вещества. В живых системах хиральны не только простейшие, первичные «строительные элементы» — молекулы, но и все более сложные образования вплоть до белковых полимеров. Более того, морфологическая диссимметрия характерна и для самих живых организмов и их функций. Столь ясно выраженное «неравноправие правого и левого» в живых системах, не наблюдаемое в неорганическом мире (на что обратили внимание еще Л. Пастер и П. Кюри), до сего времени представляется несколько загадочным или, во всяком случае, трудно объяснимым» [31, с. 209–210].

Морфогенез и морфогенетические поля. «В классической эмбриологии под морфогенезом понимают возникновение многоклеточных структур. Они образуются благодаря размножению <...> и перемещению клеток. <...> Морфогенез <...> осуществляется благодаря эпигенетическим взаимозависимостям клеток и их комплексов, <...> решающее значение имеют контактные, в меньшей степени – дистантные взаимодействия клеток. <...> Морфогенез определяется совместным действием факторов <...> общих для всех организмов (полярность, симметрия, морфогенетические корреляции). <...> *Симметрия* как определяющий фактор морфогенеза может быть радиальной (в корнях, стеблях, цветках), билатеральной (в листьях), винтовой симметрией подобия (спиральность расположения листьев на стебле, зачатков листьев и цветков на конусе нарастания) [4, с. 381]. Кстати, систематика растений К. Линнея в значительной степени построена на признаках симметрии репродуктивных частей растений.

Представления о пространстве, полях сил и симметрии у растений не могут не быть тесно связанными с представлениями о морфогенезе. «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» [32, с. 9].

Общей концепции морфогенеза не существует, и потому представления авторов, придерживающихся альтернативных парадигм на процессы развития, не одинаковы. Например, в рамках ГЦП морфогенетические новообразования связывают с активностью генов. Рассматриваются такие *симулякры* как: «один ген — один признак», «два гена — один признак», «три гена — один признак» и т. п., включая и случаи полигенной детерминации признаков. В рамках ЭГП морфогенез не связывают напрямую с активностью генов, а рассматривают его как синергетический процесс самосборки и самоусложнения биосистем, осуществляемый как на базе косных, так и органических молекул.

Морфогенез, будучи одной из ипостасей процессов воспроизводства, являет собой арену концептуальных столкновений в биологии. Можно констатировать, что отказ биогенетики морфогенеза от идеи поля означал и отказ от идиографизма в описании морфогенетических событий и замену его номотетическим подходом. Это привело к тому, что при описании процессов развития и морфогенеза отсутствует временная координата. Не лишне напомнить, что сравнительную эмбриологию в первой половине XX в. сменила экспериментальная эмбриология или *механика развития*, в основу которой была положена концепция *морфогенетического поля*. «Основной парадигмой эмбриологии — идеей, сообщавшей ей

<http://www.bulletennauki.com>

структуру и цельность, была концепция морфогенетического поля. <...> Это было одно из тех представлений, которые легче воспринимаются, чем доказываются. <...> Компоненты полей создают сеть взаимодействий таким образом, что любая клетка определяется ее положением в соответствующем поле. <...> Как и электромагнитное поле, этот термин обозначал информационные и пространственные отношения» [33, с. 328].

Между тем, воспроизведение архетипических свойств и признаков вида в ходе онтогенеза — это длительный по времени процесс, начинающийся с момента образования зигот (слияния двух клеток) или партеногенеза, и последующими делениями и дифференцировкой клеток. В соответствии с представлениями члена Петербургской АН К. Ф. Вольфа (XVIII в.), все части будущего индивидуума развиваются закономерно из первоначально однородного вещества, а в ходе индивидуального развития происходит как дифференциация органов и тканей, так и интеграция всех частей эмбриона в единое целое (эпигенетическая парадигма развития). Эти взгляды К. Ф. Вольфа на развитие привели к зарождению *эмбриологии*, а в последующем и *сравнительной эмбриологии*, актуальной для понимания эволюционных изменений в живом мире.

Концепция морфогенетического поля в конце 1930-х г.г. была заменена «более перспективной концепцией» — генетической парадигмой развития. К тому времени были получены многочисленные мутанты, затрагивающие как морфогенетические, так и физиологические признаки и, как тогда казалось, это существенно углубило понимание закономерностей морфогенеза. В рамках ГЦП морфогенез описывается так: «Формирование сложных организмов виделось как следствие небольших изменений в экспрессии генов, также как изменения сложной морфологии объяснялось накоплением небольших изменений в генах. <...> Подобно тому, как эволюция была переопределена как наука, изучающая изменения частот генов, так и эмбриология была переопределена как наука, изучающая изменения экспрессии генов» [33, с. 329].

Профессор МГУ Л. В. Белоусов в течение длительного времени публикует претензии к генетическому (или номотетическому) подходу к процессам морфогенеза как не соответствующего эмпирическим фактам и наблюдениям. Он пишет: «Трудно избежать парадоксального на первый взгляд утверждения, что генетические факторы при своей важности вовсе не содержат в себе сколь-нибудь однозначной информации о развитии. <...> Долгое время в эмбриологии господствовал преформизм — учение, утверждающее, что морфогенез как процесс самоусложнения вообще фиктивен, а все структуры организмов пространственно размечены «изначально», в некий загадочный момент развития. И хотя открытие Дришем эмбриональных регуляций более 100 лет тому назад строго доказало отсутствие изначальной «разметки», отдельные фрагменты этого воззрения существуют до сих пор. К ним относятся утверждения, что сам по себе развивающийся организм не обладает самостоятельной динамикой, а лишь пассивно воспринимает предельно детализированную информацию, записанную на какой-либо другой матрице. Таковы существующие представления о том, что морфогенез и вообще все процессы развития «запрограммированы генетически». Доведение этого утверждения до его логического предела означало бы, что если мы располагаем полной информацией о структуре генома особи данного вида, мы сможем предсказать его морфогенез. Но вся совокупность имеющихся фактов — как классических, так и недавних — показывает несостоятельность этого утверждения (впрочем, и без того экспериментально не проверяемого). <...> Еще важнее помнить, что геном и морфогенез — сущности совершенно разного порядка. При всех изменениях взглядов на гены со времен Менделя они всегда рассматриваются как статические дискретные факторы, тогда как морфогенез — это разворачивающийся в пространстве–времени континуальный <...> процесс. Даже если принять,

<http://www.bulletennauki.com>

что каждый шаг морфогенеза связан с активацией или репрессией определенных генов (на самом деле это не так), то пространственно временное расписание активации / репрессии генов должно определяться не ими самими, а вне- (эпи) генетическими факторами, прямо или косвенно связанными с морфогенезом. <...> Какие же свойства морфогенеза могут быть адекватно описаны на языке теории самоорганизации? *Прежде всего — это самоусложнение <...> спонтанное (протекающее без внешних воздействий) понижение порядка симметрии объекта (диссимметризация).* <...> Морфогенез представляет собой наиболее подробный и в то же время упорядоченный процесс самоусложнения из всех происходящих как в живой, так и в неживой природе. Тем не менее, общепринятой теории морфогенеза до сих пор не существует» [26, с. 29].

В литературе найдется достаточное число примеров тому, что морфогенез связан не столько с активностью конкретных генов, сколько с влиянием полевых воздействий, формируемых факторами внешней среды. Это утверждение, например, в полной мере относится к *морфозам*¹¹ и *тератам*, возникающие под прямым воздействием среды. «Типичные морфозы представляют собой изменения, вызываемые в развивающихся организмах различными химическими веществами (*хемоморфозы*) и рентгеновскими лучами (*радиоморфозы*)» [14, с. 241]. «Феноменология образования морфозов <...> можно считать эпигенетической — не зависящей от последовательностей ДНК. <...> Морфоз оказывается у одного или у нескольких потомков <...> в то время как у большинства потомков фенотип соответствует генотипу» [34, с. 528]. Б. Ф. Чадов рассматривает морфозы как нарушения симметрии в строении особей в ходе онтогенеза, т. е. их природа, по его мнению, эпигенетическая.

В настоящее время некоторые авторы вновь связывают морфогенез с процессами саморазвития, что объединяет исследования в эмбриологии и эпигенетике в одно целое. «Нормальное развитие и наследственность — это один и тот же феномен, вследствие чего *эмбриология* и *генетика* имеют в принципе *один и тот же предмет исследования*. До начала прошлого века они оставались по существу единой наукой. <...> Экспериментальная эмбриология <...> продемонстрировала системный характер индивидуального развития, показывающий, что *общее детерминируется в нем раньше частного*» [35, с. 189].

БЦПЖ Вернадского предполагает связь динамики геометрических свойств компонентов живых тел с процессами морфогенеза и различными типами симметрии. Очевидно, что всем внутриклеточным элементам и частям растений присущ тот или иной тип симметрии и в ходе роста и развития морфогенетическое пространство непрерывно претерпевает процессы симметризации или диссимметризации. Без полевого воздействия трудно представить морфогенез в целом и объяснить появление таких признаков, которые объединяются термином «признаки симметрии» у растений и животных. «Симметрия — фундаментальное свойство <...>, с которым связаны законы сохранения энергии, количества движения и другие свойства элементарных частиц, строение атомов и молекул, структура кристаллов (кристаллографическая симметрия). <...> В биологии — это зеркальное, билатеральное, радиальное или иное правильное расположение одноименных частей тела или органов по отношению к некоторой оси или плоскости» [36, с. 769]. «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» [30, с. 64].

¹¹ Морфозы — морфогенетические вариации в развивающихся организмах, связанные с воздействиями на организм факторов внешней среды.

<http://www.bulletennauki.com>

Симметрические пропорции развивающегося организма не могут не влиять на ход морфогенеза и формирование признаков с определенной динамикой во времени, которым сопутствует набор физико-химических и волновых свойств, морфогенетические поля молекул, клеток, растения в целом. Пространственные преобразования в ходе морфогенеза нельзя описать в рамках законов и правил ГЦП, но они созвучны представлениям ЭГП о саморазвитии и новообразованиях, и о пространственных изменениях хода морфогенеза во времени.

Симметрия относится к объекту целиком. Такие признаки как симметрия репродуктивных частей растений, с большой точностью воспроизводятся в ряду поколений, и по этим признакам практически отсутствует изменчивость (гештальт–качество¹²). «Если из структуры, состоящей из множества элементов, изъять хотя бы один, то ее симметрия не изменится на «чуть–чуть», а разрушится полностью и сразу, как изменяется, или разрушается мелодия, если в ней изменить (или заменить) хотя бы одну только ноту» [37, с. 115]. «Симметрия, как и другие проявления гештальта, обладает пороговым эффектом: минимальное изменение структуры приводит к резкому изменению связанного с нею гештальта» [37, с. 110]. Например, зеркальная симметрия человеческого лица не складывается отдельно из симметрий глаз, ушей, рта, правой и левой половинки лица, она свойственна лицу целиком, как единому целому (гештальту).

Рассматривая геометрию молекул, Вернадский писал: «В симметрии живых организмов чрезвычайно резко выражается правизна и левизна. <...> Между проявлением правизны и левизны в организмах в аспекте симметрии и проявлением ее в кристаллах <...> существует коренное различие. Это различие заключается в физико–химической тождественности правизны и левизны в кристаллах, проявляющиеся в равном числе их при кристаллизации. <...> Это может быть рассматриваемо как проявление атомного строения твердого состояния материи в евклидовом пространстве трех измерений. Это свойство столько же симметрии, сколько и Эвклидова пространства трех измерений. Совсем другое мы наблюдаем для живого вещества. Здесь резко проявляется неравенство правизны и левизны. <...> Оно передается наследственно и является видовым признаком. Все белки обладают левым вращением плоскости света, как в животных, так и в растениях. Это значит, что в сложном веществе живых тел устойчивы только левые молекулы белковых тел — главной части протоплазмы. Правые изомеры отсутствуют. Как показал Пастер, все кристаллические соединения — алкалоиды, глюкозы, сахара, и т. п., которые входят в состав яиц, зерен, т. е. являются наиболее существенными для жизни, — левые». <...> В симметрии живого организма мы должны считаться с новым элементом — с движением, которое отсутствует в симметрии кристаллов. <...> В морфологии живых организмов господствуют кривые линии и кривые поверхности как первичное проявление их симметрии. В кристаллических многогранниках <...> кривые поверхности и кривые плоскости являются вторичными явлениями» [5, с. 57].

Все живые тела — неравновесные системы, динамическое состояние которых определяются физико–химическим состоянием внутренней и внешней среды. В. И. Вернадский примерно в 1930-е гг. писал: «Фарадей видел основу электромагнитных явлений не в материальной среде, на границе которой наблюдаются электрические состояния <...>, но в окружающей среде <...>, обладающей определенной структурой. <...> Он представлял окружающие, наэлектризованные и магнитные тела, равно и проводники, окруженными измененным пространством — полем, в котором по определенным <...> линиям или «трубкам сил», действуют электрические и магнитные силы. Поле является полем сил. Проводник

¹² Гештальт–качества — свойства целого, целостностей, которые не вытекают из свойств частей этих гештальтов, а присущи самим гештальтам как таковым. Гештальт–качества были открыты Хр. Эренфельсом [38, с. 104].

<http://www.bulletennauki.com>

является осью, вокруг которой ориентированы электрические и магнитные силы. <...> Так как электромагнитные явления (или состояния) охватывают всю среду Мира, то пришлось придать всему пространству строение из электромагнитных полей: такие поля существуют и вокруг планет и звезд, и вокруг атомов, и внутри атомов: всюду на границах разнородности» [5, с. 141–142]. «К физическим полям Кюри приложил принципы симметрии и указал возможность их такого изучения, так же как мы изучаем материальные тела. Одним из основных его выводов явилось то, что электромагнитные поля не выявляют диссимметрии, подобной живым организмам» [5, с. 142].

Поля сил и морфогенетические поля молекул, клеток и тканей можно рассматривать как метафоры для обозначения движущих сил морфогенеза. Судьба молекул или отдельных клеток определяется их положением в пространстве и влиянием на них соседних молекул или клеток. «Всякая клетка является тем, что она есть, лишь благодаря ее взаимосвязи со всеми остальными клетками тела. Организм представляет собой совершенный союз, или федерацию, клеток на основе высокой специализации каждой клетки, строгого разделения труда и глубокой взаимозависимости между ними» [39, с. 12]. «Специализация клеток в тканях тела частично определяется пространственным расположением каждой клетки по отношению к другим клеткам этой области. <...> Пространственную информированность на клеточном уровне можно представить как *врожденную геометрию жизни*. Все наши чувственные органы функционируют в ответ на геометрические — не количественные — различия, свойственные, получаемым ими воздействиям. Когда мы нюхаем розу, мы реагируем не на химические вещества <...>, а на геометрию их молекулярной конструкции. <...> Любое химическое вещество, которое структурно образовано по той же геометрии, на запах будет ощущаться как душистое. <...> Наше зрительное восприятие отличается от осязания <...> потому, что нервы сетчатки настроены не на тот же диапазон частот, что и нервные окончания, расположенные в коже. Если бы наша тактильная или осязательная чувствительность реагировала на те же частоты, что и глаза, то все материальные объекты воспринимались бы такими же бесплотными, как отображение света и тени. <...> Различные способности к восприятию, <...> зрение, слух, обоняние и осязание, являются результатом различных пропорциональных преобразований одного большого спектра колебательных частот. Мы можем понимать такие пропорциональные отношения как своего рода геометрию восприятия» [40, с. 5].

Пространственное положение клеток в пределах тканей по-разному определяет их участие в воспроизводстве следующих поколений у авто- и гетеротрофов. Например, положение соматических клеток растений влияет не только на их судьбу в пределах конкретного органа или ткани, но и на передачу наследственных свойств другому поколению. Этого нельзя однозначно сказать о соматических клетках животных. Согласно концепции Вейсмана, передача наследственных свойств от одного поколения другому осуществляется посредством клеток зародышевого пути (*стволовых клеток*), тогда как соматические клетки животных в этом участия не принимают. Это положение актуально для гетеротрофов. У них передача мутаций от соматических клеток к зародышевым невозможна в силу ранней специализации первичных половых клеток. Иная ситуация у автотрофов. Любая соматическая клетка растений при определенных обстоятельствах может конвертироваться в стволовую, и в следующем поколении будет воспроизводить мутации, возникшие в предыдущем поколении. Соматические клетки легко попадают в зародышевые пути, которые у растений, в отличие от животных, весьма многочисленны [41, 42]. Это обстоятельство использовано нами для описания перехода растений от двуродительского способа воспроизводства семян к однородительскому (партеногенезу) [43, 44].

<http://www.bulletennauki.com>

Поля сил в пределах биообъекта создают пространства неравновесия, описываемые термодинамикой Пригожина¹³ (теория диссипативных структур) [45, 46]. В сложных системах, каковыми являются клетки, ткани, организмы и пр., потоки вещества и энергии находятся вдали от термодинамического равновесия, формируя структуры, способные к самоусложнению и развитию (синергетика¹⁴). Любые морфоструктуры возникают в ходе автономных процессов самоорганизации и реализуются в границах определенных морфогенетических полей. Поля сил, присущие развивающимся живым объектам, можно обозначить как *термодинамические поля морфогенеза*. Это следуют из всюдности «полей сил», присущих телам как живой, так и косной материи.

Морфогенетические поля растений формируются под влиянием геохимической энергии, определяющие ход метаболизма. «Химическая энергия биосферы в ее действенной форме выявляется из лучистой энергии Солнца совокупностью живых организмов Земли — ее живым веществом. Создавая фотосинтезом — солнечным лучом — бесконечное число новых в биосфере химических соединений — многие миллионы различных комбинаций атомов. Оно непрерывно, с непостижимой уму быстротой, покрывает ее мощной толщей молекулярных систем, чрезвычайно легко дающих новые соединения, богатые свободной энергией в термодинамическом поле биосферы, в нем неустойчивые и неуклонно переходящие в новые формы устойчивого равновесия» [6, с. 16].

Солнечный свет используются растениями двояко: а) источник энергии для фотосинтеза; б) информационный (световой) сигнал. Поля сил, питаемые энергией Солнца, определяет ход фитоморфогенеза¹⁵: свет воспринимается системой фоторецепторов (*фитохромов*) в цитоплазме клеток, оптимизируя рост и развитие растений в различных условиях освещения. Молекула фитохрома содержат хромофорную группу, выполняющая роль приемника, активную в широком диапазоне интенсивности света, участвуя во многих морфофизиологических процессах — в регуляции прорастания семян, цветении растений и др., контролирует синтеза разнообразных биополимеров, фотосинтетических пигментов, окислительном фосфорилировании, определяет процессы дыхания, проницаемости мембран и др. [47].

Полярность у растений. Наглядной иллюстрацией роли пространственных свойств биообъектов, влияющих на ход морфогенеза (траекторию развития) служит биполярность — наличие у растений двух противоположных полюсов (полей) (Рисунок 2). *Полярность* — это формирующиеся в ходе роста и развития пространственно ориентированные оси и плоскости, вдоль которых располагаются симметричные части (ветви, листья, цветки). Полярность — «свойственная организмам специфическая ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфогенетических различий на противоположных концах (или сторонах) клеток, тканей, органов или организма в целом. Особенно четко полярность выявляется у растений. <...> У высших семенных растений полярность обнаруживается уже в зиготе и развивающемся зародыше, где формируются два зачаточных органа — побег с верхушечной почкой и корень. У формирующихся растений полярность проявляется в преобладающем делении клеток, их роста и дифференцировки. Ведущая роль в этом процессе принадлежит фитогормонам» [4, с. 498].

¹³ Термодинамика Пригожина — термодинамика неравновесных систем, которые рассматриваются как непрерывные среды, а их параметры состояния — полевые переменные, то есть непрерывные функции координат и времени.

¹⁴ Синергетика — междисциплинарное направление научных исследований, задача которого — изучение природных явлений и процессов на основе принципов самоорганизации систем.

¹⁵ Фотоморфогенез — морфологические изменения у растений под воздействием светового излучения.

<http://www.bulletennauki.com>

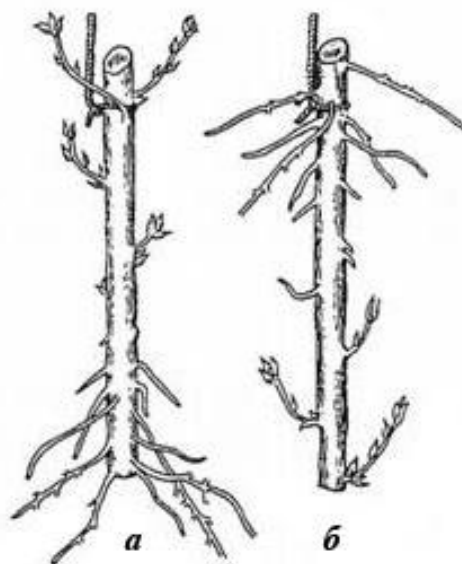


Рисунок 2. Полярность побегов ивы:
а) черенок в нормальном положении; б) в перевернутом положении.

Полярность характеризует не только пространственную морфологию, но и ориентацию ростовых процессов. Растениям присуща хорошо развитая продольная ось, вдоль которой образуются боковые ветви и корни, листья и цветы. Каждый орган имеет два полюса: верхний — апикальный, и нижний — базальный, и эта пространственное размещение вегетативных и генеративных частей растений автоматически реализуется в ходе их роста и развития. В базальной части побега развиваются придаточные корни, а в верхней части — стеблевые и листовые почки. У любой древовидной структуры есть верх и низ, выполняющие разные функции. Различия верха и низа, а также направление силы тяжести, определяют ориентацию поворотной оси «древесного конуса» и симметрию органов растений. Этот же тип симметрии встречается у цветков, однако, у них зеркальная симметрия чаще выступает в сочетании с поворотной.

Полярность регулируется факторами (раздражителями) из внешней среды (свет, земное притяжение, химические вещества и др.) и проявляется в направлениях ростовых и сократительных движений (изгибов) органов. Пространственные ростовые движения зависят от вида раздражителя, механизм действия которых на растениях достаточно сложен. Эти движения могут возникать в растущих частях, как следствие более быстрого роста клеток, расположенных на одной стороне органа (стебля, корня, листа), по сравнению с аналогичным процессом на другой стороне. Во многих органах возникают растяжения, связанные с асимметричным характером распределения в них фитогормонов роста — ауксина, абсцизовой кислоты и др.

Процесс роста растений сопровождается дифференциацией клеток — расчленение системы, состоящей из одинаковых элементов, на более или менее разнокачественные и обособленные части. В основе дифференциации, как и в основе роста, лежит полярность, т. е. возникновение вдоль оси роста градиента какого-либо фактора (например, гормонов). Внутренние (биополя) и внешние условия, складывающиеся вокруг зачатка растения, напрямую влияют на морфогенез и на формирование симметрии у различных частей и органов растения. «В живой природе симметрия порождается не постепенным приложением равных частей друг

<http://www.bulletennauki.com>

другу как в кристаллах, а неравенством скоростей роста в разных направлениях, т. е. она имеет динамическую природу. <...> Симметрия очень простых биологических структур <...> зависит от симметрии составляющих их атомов и молекул. Однако на субклеточном уровне эта зависимость становится практически не ощутимой, и симметрия сложной структуры определяется уже не столько формой и взаимным расположением ассоциирующихся молекул, сколько кинетическими характеристиками процесса роста» [29, с. 17].

Селекция растений и ноосферная деятельность человека. Развитие человеческих цивилизаций базируется на доступных пищевых ресурсах. Перейдя от кочевья, охоты и собирательства съедобных частей растений к оседлому образу жизни, человек занялся возделыванием растений (земледелием). С зарождением земледелия возникла и селекция, насчитывающая уже не одно тысячелетие. С тех пор человек использует для питания не только природные образцы растений, но и измененные формы (биотехнология *in vivo*). Достижения земледелия и селекции растений в последние столетия позволяют обеспечивать продовольствием все более возрастающую численность населения планеты.

Селекция как наука представляет собой особый вид познавательной деятельности, направленный на выработку объективных, системно организованных и обоснованных знаний о путях преобразования растений в ходе их воспроизводства. Она базируется на целостном видении растительного организма, растительных сообществ, что выгодно отличает ее от других научных дисциплин с доминированием редуционистских подходов. Будучи отраслью научной биологии, она одновременно представляет и отрасль производства. Такое положение селекции в системе наук позволяет ей постоянно расширять поле своей деятельности, активно воспринимать научные сведения из различных отраслей естествознания, расширяя тем самым научный фундамент. В своем творчестве селекционеры опираются, с одной стороны, на идеи традиционных отраслей биологии растений (ботаника, систематика и физиология растений, анатомия и эмбриология, генетика и эпигенетика и др.), а с другой, на достижения фундаментальных отраслей естествознания (физика, математика, химия, теория информации и др.). Селекционными изменениями бывают затронуты, как правило, морфогенетические, репродуктивные и временные признаки растений актуальные для разных экологических условий.

Воспроизводство семян центральный и завершающий пункт селекционного процесса. Отметим, что во всех без исключения, аграрных университетах РФ существуют кафедры «Селекции и семеноводства (воспроизводства семян)» Н. И. Вавилов писал: Селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека <...> «Селекцию можно рассматривать как науку, как искусство и как определенную отрасль сельскохозяйственного производства» [48, с. 1 и с. 7]. Как отрасль производства, селекция неотделима от семеноводства (воспроизводство семян новых поколений), которое можно определить как «сборочный цех» биотехнологического прогресса человечества. Другими словами, селекция — это одна из наиболее актуальных областей *ноосферной деятельности человека*¹⁶, преобразующая природные биосферные ландшафты на искусственные агроландшафты.

Ноосферная деятельность Н. И. Вавилова и его коллег отражена в фундаментальном 3-х томном труде «Теоретические основы селекции» [48], которая продолжена многочисленными последователями его школы и в настоящее время. Описание путей и методов семенного воспроизводства растений, изложенные в трехтомнике, позволяет узреть гомологию

¹⁶ Ноосфера — новое состояние биосферы, при котором разумная деятельность человека становится главным, определяющим фактором ее развития... Ноосфера — высший тип управляющей целостности, для которой характерна тесная взаимосвязь законов природы с законами мышления и социально-экономическими законами общества [4, с. 410].

<http://www.bulletennauki.com>

взглядов Н. И. Вавилова как теоретика и практика агрономии, растениеводства и селекции растений, автора закона гомологических (геометрических) рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова [48, с. 75], с взглядами мыслителя — натуралиста, автора учения о биосфере и ноосфере В. И. Вернадским [5, 8]. Как отмечено выше, Вернадский рассматривал воспроизводство в качестве фундаментального свойства живого вещества биосферы, актуальной и для составляющей его части растительного царства. Основная доля обзорно-теоретических публикаций Н. И. Вавилова и его сотрудников в «Теоретических основах селекции» [48] посвящены различным аспектам воспроизводства семян и методам регуляции этого процесса. К воспроизводству семян относятся такие разделы как: а) инбридинг и кроссбридинг; б) внутривидовая и межвидовая гибридизации; в) полиплоидия, гетерозис и мутагенез; г) цитоплазматическая и генная мужская стерильность и др. Эпистемологическую общность учения Н. И. Вавилова и учения В. И. Вернадского можно иллюстрировать конкретными примерами модуляций воспроизводства семян у растений в XX веке. Достижения селекции растений в XX веке связаны напрямую со способами воспроизводства семян, позволившие менять уровень хозяйственной продуктивности и качества селективируемых растений. Весьма значимыми для селекции растений оказались представления репродуктивной биологии растений, развиваемые в рамках общей биологии (ботаники, физиологии, теории селекции) и теории наследования в рамках как геноцентрической, так и эпигенетической парадигм [49]. В качестве примеров такой взаимосвязи селекции и воспроизводства семян рассмотрим методы селекции у кукурузы (*Zea mays L.*) и сахарной свеклы (*Beta vulgaris L.*) в XX веке.

Кукуруза (Zea mays L.). Наиболее известным примером модуляции системы воспроизводства семян у растений можно отнести кукурузу, сыгравшую решающую роль в реализации эффекта *гетерозиса* (гибридная мощь) и гетерозисных методов селекции в XX веке. Эти исследования породили новое поле исследований в селекции растений — выведение гетерозисных гибридов. Изменения в способах воспроизводства семян у кукурузы можно обозначить как переход от кроссбридинга к инбридингу [50, 51, 52]. Этот переход был ключевым при создании гетерозисных межлинейных гибридов, полностью вытеснивших из производства сорта-популяции [51, 53]. Отметим также, что аналогичные методы позже были перенесены на многие другие виды растений, включая и сахарную свеклу.

Термины «*гибридная мощь*» или «*гетерозис*» впервые в начале XX века ввел в дискурс американский генетик и селекционер Shell [54]. Эффект гетерозиса, описанный у кукурузы — это высокая биологическая и хозяйственная продуктивность растений, получаемых от скрещивания инбредных (гомозиготных) линий. Гетерозис, получаемый от скрещивания гомозиготных линий, противоположен по знаку *эффекту депрессии*, воспроизводимый у родительских линий путем инбридинга (самоопыления). Прибавка урожая зерна у межлинейных гибридов в опытах Shell по отношению к родительским депрессивным линиям составляла 200–300 %, а по отношению к стандартным сортам популяциям кукурузы 25–30%, что с лихвой компенсировала все затраты на длительное выведение инбредных линий [54].

Американские авторы утверждают, что максимальная величина гетерозиса у гибридов наблюдается лишь у семян первого гибридного поколения (F_1) с участием двух линий, а в последующих поколениях воспроизводства (гибриды F_2 , F_3 и т. д.) эффект гетерозиса постепенно затухает [52, 55]. Из подобных обобщений сделан вывод: «Эффект гетерозиса максимально проявляется только в F_1 и не передается по наследству» [14, с. 99]. Урожай зерна у гибридов кукурузы в поколении F_2 на 10–30% ниже, чем урожай зерна у гибридов F_1 [52].

<http://www.bulletennauki.com>

Немаловажное значение в распространении гибридов кукурузы сыграло использование в селекции цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) для получения семян F_1 без затрат ручного труда при переопылении линий в поле. Использование в производстве только растений поколения F_1 , получаемых на основе скрещивания депрессивных линий с признаком ЦМС (*терминаторная технология воспроизводства семян*), резко удорожает стоимость таких семян и не позволяет использовать в производстве другие поколения гибридных растений. Не удивительно, что за последнее столетие предпринимались попытки понять природу снижения уровня продуктивности в гибридных поколениях (F_2 , F_3 и т. д.) и, если возможно, как-то избавиться от этого ограничения.



Рисунок 3. Листовой полог в высокостебельном агрофитоценозе кукурузы.

Для кукурузы, выращиваемой на зерно, эффект гетерозиса оценивается по массе початков, или точнее, по массе зерна, собранной с единицы площади. На наш взгляд, различие в уровне зерновой продуктивности у растений двух смежных гибридных поколений (F_1 и F_2) следует связать не столько с генотипическими различиями растений поколений F_1 и F_2 , сколько со структурой посева этих гибридов и с ходом у них продукционного процесса. Посевы гибридов кукурузы F_1 и F_2 существенно различаются по генетической и морфологической однородности. Посев гибрида F_1 представлен одним генотипом (гибрид между двумя гомозиготными линиями) и морфологически однороден, а посев F_2 представлен сегрегирующей популяцией генотипов (их число составит величину 3^k , где k — число гетерозиготных локусов у растений F_1). Это обстоятельство имеет большие последствия для формирования урожая зерна. В плотных гетерогенных посевах кукурузы наблюдается конкуренция между растениями за свет — затенение высокорослыми растениями низкорослых (Рисунок 3). Растения с более короткими стеблями в плотном посеве кукурузы угнетены (не хватает света) и не могут сформировать початок. В поколении F_2 доля растений без початков в посевах гибридной кукурузы может достигать 20%, что ведет к заметному снижению урожая зерна с единицы площади (негативная компенсация). Поэтому падение продуктивности или «гетерозиса» в F_2 ,

<http://www.bulletennauki.com>

вероятно, связано не столько со снижением уровня гетерозиготности геномов, сколько с изменениями структуры листового полога посевов. М. И. Хаджинов частично «решил» проблему удешевления производства гибридных семян кукурузы в СССР и частичного закрепления гетерозиса, создав еще в 1949 г. на основе 13 инбредных линий синтетик «Краснодарская 1/49», который успешно репродуцировали в течение более 30 лет. Хотя по уровню продуктивности он несколько уступал гибридам F_1 , но относительно высокий уровень зерновой продуктивности и дешевизна производства семян позволяла этому синтетику занимать в СССР до 4 млн. га посевных площадей [56].

Сахарная свекла (Beta vulgaris L.). Сахарная свекла введена в культуру в конце XVIII в. Из литературы по репродуктивной биологии известно, что растения свеклы воспроизводят семена исключительно с помощью перекрестного оплодотворения (двуродительский способ воспроизводства семян) [57, 58, 59]. Этому, как будто бы, способствует и то обстоятельство, что основная часть растений в популяциях свеклы самонесовместимы (СН), т. е. не образуют зигот от самоопыления (Owen, 1942). При попадании пыльцы на рыльце собственного цветка она начинает рост, но вскоре он замедляется, и пыльцевые трубки не успевают в течение 8–9 дней пройти всю длину пестика и погибают [58, 59, 60]. При перекрестном же опылении пыльцевые трубки достигают микропиле и производят оплодотворение уже к концу первых суток. Принято считать, что все СН растения в популяциях воспроизводят семена, благодаря пыльце, принесенной с других растений [57, 58].

Модифицировать процесс воспроизводства семян у свеклы удается при пониженных температурах в период цветения: при 10–13 °С растения становятся частично самофертильными (псевдосовместимость между рыльцем цветка и пыльцевыми зернами). С этой целью растения свеклы культивируют при температуре 12–13 °С, лишь кратковременно повышая ее до 15–17 °С [60]. Этот же результат можно воспроизвести, выращивая растений в высокогорных условиях с умеренными среднесуточными летними температурами [61, 62]. Подобные приемы воспроизводства семян у сахарной свеклы позволяют получать инбредные линии аналогичные линиями кукурузы [63].

Оказалось, что семена у свеклы можно воспроизводить не только зиготическим, но и апозиготическим способом. Партеногенез (апозиготический способ воспроизводства) у сахарной свеклы впервые описан Н. В. Фаворским в 1928 г. на Украине [64]. Информация о партеногенезе долгое время не была востребована, и статью Н. В. Фаворского стали цитировать лишь в 1970-е г. г. Украинские биологи, повторив опыты Фаворского, обнаружили у свеклы нуцеллярную эмбрионию (партеногенез) — дополнительные зародыши, возникающие из клеток нуцеллуса [65]. Вскоре исследования по однородительской репродукции семян у свеклы расширились, и кроме украинских биологов [65, 66], исследовательские работы по партеногенезу у свеклы и его механизмам стали проводить казахстанские [67, 68] и российские исследователи [69, 70, 71].

Экспериментальные наблюдения по партеногенезу позволили изменить представления о механизмах воспроизводства семян у *B. vulgaris*. Был сделан вывод, что культурной свекле, как и ее диким сородичам, присущи как двуродительский, так и однородительский способы воспроизводства семян [43, 44, 69]. Однородительское размножение у свеклы можно терминологически обозначить как партеногенетический или беспыльцевой способ воспроизводства семян. Для воспроизводства партеногенетических семян выращивают пыльцестерильные растения свеклы (растения с признаком ЦМС). К настоящему времени работы по получению семян в беспыльцевом режиме выполнены на обширном материале и в течение многих поколений репродукции [43, 70, 72]. Отмечено, что пыльцестерильные

<http://www.bulletennauki.com>

растения свеклы при партеногенетическом воспроизводстве дают достаточно большое число семян и лучшего качества [73]. Наиболее «удивительным» оказалось то, что при беспыльцевой репродукции семян в потомствах наблюдается сегрегация по любым маркерным признакам — автосегрегация по генным маркерам [69, 74, 75, 76], что следовало ожидать, так как партеногенез — это одна из форм половой репродукции семян [77].



Рисунок 4. Автосегрегация по окраске кожицы и мякоти корня в партеногенетическом потомстве сахарной свеклы [66].

Автосегрегация представлена на Рисунке 4 — разнообразие по окраске кожицы и мякоти корня в апозиготическом потомстве растения, имевшую белую окраску корня. Отмечено, что апозиготической репродукции семян у сахарной свеклы сопутствуют эпигенетические изменения в геноме: от материнского растения с белыми корнями возникли растения, корни которых имеют красную (розовую) или желтую окраску (Рисунок 5). Анализ автосегрегации по признакам окраски корня показал, что наблюдаемый феномен (Рисунок 5), вероятно, связан с активацией локуса *Pp*, участвующего в контроле синтеза пигментов у свеклы. Другими словами, в апозиготическом потомстве произошла активация новых генов окраски, что можно рассматривать в качестве примера эпигенетической изменчивости их активности [43, 78]. Если в менделевских расщеплениях на горохе по моногенно наследуемым маркерам возникают пропорции генотипов как 1AA : 2Aa : 1aa (или 3:1 по фенотипу), то в апозиготических потомствах свеклы эта пропорция иная — 3AA : 8Aa : 3aa (или 11:3 по фенотипу) [43, 69].

Несколько иначе, чем у кукурузы, можно трактовать и эффект гетерозиса у свеклы. Нами было сделано предположение, что у розеточных растений (типа сахарной свеклы) в поколении F_2 продуктивность посева (урожай корней с единицы площади) может оставаться на том же уровне, что и у гибридов поколения F_1 [78, 79]. Это предположение базировалась на исследованиях продуктивности посевов у анизоплоидных гибридов сахарной свеклы, представляющих собой смесь растений с различной пloidностью клеток (диплоиды, триплоиды

<http://www.bulletennauki.com>

и тетраплоиды), возникающая при свободном переопылении ди- и тетраплоидных форм свеклы [80, 81, 82, 83]. Подобные смеси растений на 10–15% более продуктивными (урожай корней и сбор сахара с единицы площади), чем их родительские компоненты (ди- и тетраплоиды). Было показано, что уровень хозяйственной продуктивности анизоплоидных сортов свеклы определяется не столько эффектом гетерозиса у триплоидов (их доля в посеве не превышает 50%) [84], сколько эффекту сверхкомпенсации, возникающего при выращивании в посеве растений с различной геометрией листовых розеток [78, 85].



Рисунок 5. Листовой полог в агрофитоценозе, представленном розеточными растениями сахарной свеклы.

Оказалось, что эффект сверхкомпенсации можно наблюдать и в посевах свеклы одного уровня плоидности, если формировать посев из растений с разной геометрией листовых розеток — фитоценотический или групповой признак [79]. В смешанных посевах диплоидных линий сахарной свеклы с разной геометрией листовых розеток содержание сухих веществ превышало содержание этих веществ у растений в чистых посевах на 10–15% [85, 86]. В дальнейшем эти наблюдения позволили сформулировать предположение, что *эффект гетерозиса у сахарной свеклы можно закрепить в потомствах гибридов, репродуцированных партеногенетическим способом* [43], что и было продемонстрировано в сортоиспытательных опытах в Белоруссии [87]. Для закрепления эффекта гетерозиса в сортоиспытательных опытах используются гибридные потомства, прошедшие несколько поколений апомитотической репродукции (поколения А₁–А₃).

Сравнивая реализацию эффекта гетерозиса у кукурузы и сахарной свеклы (Рисунки 3 и 5), подчеркнем, что отмечаемое многими авторами падение уровня зерновой продуктивности в ряду гибридных поколений (F_2 , F_3 и т. д.) у кукурузы, не обязательно должно воспроизводиться в гибридных поколениях у других культурных растений. Это следует из того, что в качестве конечного продукта (урожае) используются различные части растений. У одной группы растений урожаем является биомасса надземных частей (кормовые травы, некоторые овощные растения и др.); у другой — биомасса подземных частей (корнеплодные растения —

<http://www.bulletennauki.com>

свекла, редис и др.); у третьей — масса репродуктивных частей растения — зерно (кукуруза, рожь). Эффект гетерозиса связан со схемами воспроизводства семян и продукционным процессом и все это необходимо рассматривать отдельно для растений различных групп. У розеточных растений (Рисунок 5) конкуренция между растениями в плотных посевах носит иной характер, чем у высокостебельных растений (кукуруза) (Рисунок 3). Если у кукурузы гетерогенность посева ведет к снижению урожая початков, то у розеточных растений гетерогенность растений в посевах является источником повышения биомассы корнеплодов за счет оптимизации геометрии листового полога (компенсационные эффекты в плотных посевах) [78, 84, 86, 88]. Если высота листового полога у кукурузы достигает 300-400 см и более, то у свеклы эта же высота не превышает 40–60 см. Затенение листьев у свеклы в посевах возможно лишь в плотных рядках между близко расположенными растениями, а также между верхними и нижними листьями в ряду. В итоге конкуренция за свет между растениями не оказывает негативного влияния на конечный продукт (массу корнеплодов), если сравнивать ее с конкуренцией за свет между высокостебельными растениями (кукуруза) в плотном посева.

Если обобщить представления по наследственности и системам воспроизводства семян у сахарной свеклы, то у нее воспроизводство семян включает систему аналогичную для гороха (двуродительский способ воспроизводства), и систему воспроизводства семян, аналогичную ястребинкам (партеногенетический способ) (другой вид растений, использованным Менделем в своих экспериментах) [89, 90]. В мире растений примеров подобного полиморфизма в способах воспроизводства семян, вероятно, должно существовать множество и эффект гетерозиса следует оценивать с учетом этого обстоятельства.

Список литературы:

1. Вернадский В. И. Биосфера и ноосфера. М.: Айрис пресс, 2003. 576 с.
2. Малецкий С. И. Морфогенез и биосфероцентрическая парадигма жизни В. И. Вернадского // Факторы экспериментальной эволюции организмов. Киев: Логос, 2014. Т. 14. С. 240–244.
3. Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Гос. изд. Украины. 1924. 204 с.
4. Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1989, 786 с.
5. Вернадский В. И. Размышления натуралиста. Пространство и время в неживой и живой природе. М.: Наука, 1975. 176 с.
6. Вернадский В. И. Избранные сочинения. Т.5. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 423 с.
7. Аксенов Г. П. В. И. Вернадский о природе времени и пространства. М.: Красанд, 2010. 352 с.
8. Вернадский В. И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
9. Harper R. The Effect of Neighbours. Population Biology of Plants. London et al., Academic Press, 1977, 892 p.
10. Тимирязев К. А. Исторический метод в биологии. Соч. Т. 6. М.: Сельхозгиз, 1939. 238 с.
11. Ушаков Д. Н. Большой толковый словарь современного русского языка. М.: Альта-Принт, 2007. 1239 с.
12. Спенсер Г. Наследственность // Основания биологии. СПб: Издание Н. П. Полякова, 1870. С. 173–187.
13. Уотсон Дж. Молекулярная биология гена. М.: Мир, 1978. 720 с.
14. Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 697 с.

<http://www.bulletennauki.com>

15. Рапопорт И. А. Карбонильные соединения и химический механизм мутаций // Докл. АН СССР. 1946. Т. 54. №1. С. 65–68.
16. Эйгес Н. С., Волченко Г. А., Волченко С. Г. Метод химического мутагенеза И. А. Рапопорта в создании комплексов ценных признаков и биоразнообразия у озимой пшеницы // Proc. inter. scien. conf. “Science, technology and life — 2014” (27–28 December 2014). Karlovy Vary, 2014, pp. 117–126.
17. Лен Ж. М. Супрамолекулярная химия. Концепции и перспективы. Новосибирск: Наука, Сиб. предприятие РАН, 1998. 234 с.
18. Инге-Вечтомов С. Г. Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // Вестник РАН. 2000. №70 (4), С. 299–306.
19. Малецкий С. И. Семантическая структура понятий «наследственность» и «эволюция»: онтологические аспекты // Информационный вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. №4. С. 820–852.
20. Чернавский Д. С. Синергетика и информация: Динамическая теория информации. М.: Книжный дом «Либроком», 2009. 304 с.
21. Захаров И. С., Пожаров А. В., Гурская Т. В., Финогенов А. Д. Биосенсорные системы в медицине и экологии. СПб: СПб ГУТ им. М. А. Бонч-Бруевича, 2007. 102 с.
22. Владимирский А. П. Передаются ли по наследству приобретенные признаки? Гос. изд. М.-Л., 1927, 184 с.
23. Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. С. 95–311.
24. Гришко Н. Н., Делоне Л. Н. Курс генетики. М.: Сельхозгиз, 1938. 354 с.
25. Можейко М. А. Идиографизм // Новейший философский словарь. Минск: Книжный дом, 2003. С. 407–412.
26. Белоусов Л. В. Морфогенез, морфомеханика и геном // Вестник ВОГиС. 2009. №13 (1). С. 29–35.
27. Драгавцев В. А., Малецкий С. И. Эволюция парадигм наследования и развития и их ведущая роль в создании инновационных селекционных технологий // Биосфера. 2015. Т. 7. №2. С. 155–168.
28. Большой энциклопедический словарь. Химия. М.: Большая Российская энциклопедия, 2000. 792 с.
29. Касинов В. Б. Биологическая изомерия. Л.: Наука, 1973. 268 с.
30. Вернадский В. И. Науки о жизни в системе научного знания // Труды по философии естествознания (Библиограф. тр. акад. В. И. Вернадского). М.: Наука, 2000. С. 414–451.
31. Кизель В. А. Оптическая активность и диссимметрия живых систем // Успехи физических наук. 1980. Т. 131. Вып. 2. С. 209–238.
32. Заренков Н. А. Биосимметрия. М.: Книжный дом «Либроком», 2009. 320 с.
33. Гильберт С. Ф., Опиц Д. М., Рэф Р. А. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28. №5. С. 325–343.
34. Чадов Б. Ф. Эпигенетическая феноменология у условных мутантов *Drosophila melanogaster*: морфозы и модификации // В кн. Эпигенетика. Новосибирск: Наука СО РАН, 2013. С. 500–533.
35. Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. №3. С. 179–198.
36. Захаренко Е. Н., Комарова Л. Н., Нечаева И. В. Новый словарь иностранных слов, М.: Азбуковник, 2008. 1040 с.
37. Уфимцев Р. Метафизика метафоры. Калининград: Оттокар, 2010. 294 с.
38. Философский энциклопедический словарь. М.: ИНФРА-М., 2009. 570 с.

<http://www.bulletennauki.com>

39. Пресман А. С. Идеи Вернадского в современной биологии (планетно–космические основы организации жизни). М.: Знание, 1976. 64 с.
40. Лолор Р. Сакральная геометрия. Философия и практика. М.: Варфоломеев А. Д., 2010. 112 с.
41. Синнот Э. Морфогенез растений. М: Иностранная литература, 1963. 603 с.
42. Малецкий С. И., Юданова С. С. Зародышевый путь и ствольные клетки у высших растений // Цитология и генетика. 2007. Т. 41. №5. С. 67–80.
43. Малецкий С. И. Биномиальные распределения в генетических исследованиях на растениях. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. 163 с.
44. Малецкий С. И. Семенное размножение сахарной свеклы // Энциклопедия рода Beta. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: Сова, 2010. С. 52–62.
45. Зотин А. И. Лауреаты Нобелевской премии 1977 г. По химии — И. Пригожин // Природа. 1978. №1. С. 125–128.
46. Климантович Н. Введение в физику открытых систем // Соросовский образовательный журнал. №8. 1996. С. 109–116.
47. Кулаева О. Н. Как свет регулирует жизнь растений // Соросовский образовательный журнал. 2001. Т. 7. №4. С. 6–12.
48. Вавилов Н. И. Селекция как наука. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. М.–Л.: Гос. изд-во с/х литературы, 1935.
49. 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.
50. Писарев В. Е. Инцухт // Теоретические основы селекции растений. М.–Л.: Гос. изд-во с/х литературы, 1935. С. 597–643.
51. Хаджинов М. И. Гетерозис // Теоретические основы селекции растений. М.–Л.: Гос. изд-во с/х литературы, 1935. С. 435–462.
52. Allard R. W. History of Plant Population Genetics. Ann. Rev. Genetics, 1999, v. 33, pp. 1–27.
53. Хаджинов М. И. Генетическая и селекционные основы использования гетерозиса у растений // Сельскохозяйственная биология. 1980. Т. 15. №1. С. 3–11.
54. Shull G. H. Experiments with maize. Botanical Gazette, 1911, v. 52, pp. 480–483.
55. Sprague G. F. Heterosis in maize: theory and practice. Heterosis. Reappraisal of theory and practice. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer–Verlag, 1983, pp. 47–93.
56. Романенко А. А. Сто лет научного поиска: история и достижения // Земледелие. 2014. №3. С. 3–4.
57. Харечко–Савицкая Е. И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы // Свекловодство. Т. 1. 1940. С. 453–550.
58. Owen F. V. Inheritance of cross– and self–sterility and self–fertility in *Beta vulgaris* L. J. Agric. Res., 1942, v. 64, pp. 679–698.
59. Зайковская Н. Э. Биология цветения, цитология и эмбриология сахарной свеклы // Биология и селекция сахарной свеклы. М.: Колос, 1968. С. 137–207.
60. Харечко–Савицкая Е. И. Метод получения семян при самоопылении аутостерильных рас свеклы // Доклады АН СССР. 1938. Т. 18. С. 469–474.
61. Oldemeyer R. K., Smith P. V. Importance of sugar beet hybrid development. J. Intern. Inst. Res. Beet., 1965, v. 1, pp. 16–27.
62. Малецкий С. И., Денисова Э. В., Лутков А. Н. Получение самоопыленных линий у самонесовместимых растений сахарной свеклы // Генетика. 1970. Т. 6. С. 180–184.

<http://www.bulletennauki.com>

63. Малецкий С. И. Популяционно–генетическое исследование несовместимости и селективного оплодотворения у растений (на примере сахарной свеклы и кукурузы): дис. ... д–ра биол. наук. Новосибирск, 1978. 267 с.
64. Фаворский Н. В. Материалы по биологии и эмбриологии сахарной свеклы // Труды научного института селекции. Киев, В.С.Н.Х. Вып. II. Сортоводно–семенное управление сахаротреста. 1928. С. 3–11.
65. Ширяева Э. И., Ярмолюк Г. И., Кулик А. Г., Червякова В. А. Апомиксис у самоопыленных линий сахарной свеклы и использование его в селекции на гетерозис // Цитология и генетика. 1989. Т. 24. №3. С. 39–44.
66. Роик Н. В., Ковальчук Н. С., Яцева О. А., Малецкий С. И. // Окраска корнеплодов в апозиготических потомствах сахарной свеклы (*Beta vulgaris L.*) // Сахарная свекла. 2012. №9. С. 85–93.
67. Сеилова Л. Б. Апомиксис у сахарной свеклы и его использование в практической селекции: автореф. дис. ... д–ра биол. наук. Алматы, 1996. 44 с.
68. Сеилова Л. Б. Эмбриология агамоспермии у линейных форм сахарной свеклы // Энциклопедия рода *Beta*. Биология, генетика и селекция свеклы. Новосибирск: Сова, 2010, С. 158–163.
69. Малецкий С. И., Малецкая Е. И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris L.*) // Генетика. 1996. Т. 32. №12. С. 1643–1650.
70. Юданова С. С., Малецкая Е. И. Связь эпигеномной изменчивости с семенной продуктивностью при апозиготическом способе размножения сахарной свеклы (*Beta vulgaris L.*) // Достижения и проблемы генетики, селекции та биотехнологии. Киев: Логос, 2007. Т. 2. С. 221–225.
71. 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. №5. С. 633–642.
72. Малецкий С. И., Малецкая Е. И., Юданова С. С. Новая технология воспроизводства семян у сахарной свеклы (партеногенетический способ) // Международная научно–практическая конференция «Пути повышения конкурентоспособности отечественных сортов, семян, посадочного материала и технологий в условиях мирового рынка»: материалы. 2015. Вып. 3 (54). С. 204–213.
73. Цильке Р. А., Позняк С. И., Малецкая Е. И., Юданова С. С., Малецкий С. И. Завязываемость плодов у гибридов сахарной свеклы при апозиготической репродукции в контрастных условиях выращивания // Вестник НГАУ. 2010. Т. 5, №3. С. 19–25.
74. Левитес Е. В., Шкутник Т., Овечкина О. Н., Малецкий С. И. Псевдосегрегация в агамоспермных потомствах пыльцестерильных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris L.*) // Докл. РАН. 1998. Т. 362. №3. С. 430–432.
75. Левитес Е. В., Малецкий С. И. Авто– и эписегрегация по репродуктивным признакам в агамоспермных потомствах свеклы (*Beta vulgaris L.*) // Генетика. 1999. Т. 35. №7. С. 939–948.
76. Левитес Е. В., Овечкина О. Н., Малецкий С. И. Авто– и эписегрегация по признакам окраски в агамоспермных потомствах свеклы (*Beta vulgaris L.*) // Генетика. 1999. Т. 35. №8. С. 1086–1092.
77. Холодковский Н. А. Биологические очерки. М.–Петроград: Гос. изд., 1923. 365 с.
78. Малецкий С. И. Фотосинтез и продуктивность в посевах анизопloidной сахарной свеклы // Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981, С. 487–498.
79. Малецкий С. И. Групповые признаки растений // Популяционно–генетические аспекты продуктивности растений. Новосибирск: Наука, 1982, С. 5–27.

<http://www.bulletennauki.com>

80. Лутков А. Н. Полиплоидия и селекция. М.–Л.: Наука, 1965, С. 211–222.
81. Лутков А. Н., Таранюк М. И., Малецкий С. И. Полиплоидия и селекция свеклы. М.: Наука, 1970. С. 7–25.
82. Турбин Н. В., Бормотов В. Е. Полиплоидия и селекция. М.–Л.: Наука, 1965. С. 223–231.
83. Магаша Л. Полиплоидия и селекция свеклы. М.: Наука, 1970. С. 217–233.
84. Малецкий С. И. Зависимость выхода триплоидных семян у сахарной свеклы от коэффициента селективности // Генетика. 1976. Т. 12. №6. С. 37–42.
85. Вепрев С. Г., Кудрявцева О. А., Малецкий С. И. Экспериментальный анализ взаимодействия растений в анизоплоидных популяциях сахарной свеклы // Популяционно-генетические аспекты продуктивности растений. Новосибирск: Наука, 1982. С. 43–64.
86. Вепрев С. Г. Фитоценогенетический анализ продуктивности посевов сахарной свеклы (*Beta vulgaris L.*): дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1983. 225 с.
87. Малецкий С. И., Мелентьева С. А., Татур И. С., Юданова С. С., Малецкая Е. И. Сохранение гибридной мощности в апозиготических потомствах сахарной свеклы (*Beta vulgaris L.*) // Весты НАН Белоруссии. Серия Аграрных Навук. 2013. №1. С. 65–72.
88. Harper R. The Effect of Neighbours. Population Biology of Plants. London et al., Academic Press, 1977, 892 p.
89. Малецкий С. И. Эпигенетические и синергетические формы наследования репродуктивных признаков у покрытосеменных растений // ЖОБ. 2004. Т. 65. №2. С. 116–135.
90. Ostefeld C. H. Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia // Zeitschrift für Inductive Abstammungs und Vererbungsehre, 1910, v. 3, issue 1, pp. 241–285.

References:

- Vernadskii V. I. Biosfera i noosfera. Moscow, Airis press, 2003. 576 p.
- Maletskii S. I. Morfogenez i biosferotsentricheskaya paradigma zhizni V. I. Vernadskogo. Faktory eksperimental'noi evolyutsii organizmov. Kiev, Logos, 2014, v. 14, pp. 240–244.
- Sobolev D. N. Nachala istoricheskoi biogenetiki. Gos. izd. Ukrainy, 1924, 204 p.
- Biologicheskii entsiklopedicheskii slovar. Moscow, Sovetskaya entsiklopediya, 1989, 786 p.
- Vernadskii V. I. Razmyshleniya naturalista. Prostranstvo i vremya v nezhivoi i zhivoi prirode. Moscow, Nauka, 1975, 176 p.
- Vernadskii V. I. Izbrannye sochineniya, v. 5. Moscow, Izd-vo AN SSSR, 1960, 423 p.
- Aksenov G. P. V. I. Vernadskii o prirode vremeni i prostranstva. Moscow, Krasand, 2010, 352 p.
- Vernadskii V. I. Zhivoe veshchestvo. Moscow, Nauka, 1978, 358 p.
- Harper R. The Effect of Neighbours. Population Biology of Plants. London et al., Academic Press, 1977, 892 p.
- Timiryazev K. A. Istoricheskii metod v biologii. Soch., v. 6, Moscow, Sel'khozgiz, 1939, 238 p.
- Ushakov D. N. Bol'shoi tolkovyi slovar' sovremennogo russkogo yazyka. Moscow, Alta-Print, 2007, 1239 p.
- Spenser G. Nasledstvennost'. Osnovaniya biologii. St. Petersburg, Izdanie N. P. Polyakova, 1870, pp. 173–187.
- Uotson Dzh. Molekulyarnaya biologiya gena. Moscow, Mir, 1978, 720 p.
- Riger R., Mikhaelis A. Geneticheskii i tsitogeneticheskii slovar'. Moscow, Kolos, 1967, 697 p.

<http://www.bulletennauki.com>

15. Rapoport I. A. Karbonil'nye soedineniya i khimicheskii mekhanizm mutatsii. Dokl. AN SSSR, 1946, v. 54, no. 1. pp. 65–68.
16. Eiges N. S., Volchenko G. A., Volchenko S. G. Metod khimicheskogo mutageneza I. A. Rapoporta v sozdanii kompleksov tsennykh priznakov i bioraznoobraziya u ozimoi pshenitsy. Proc. inter. scien. conf. "Science, technology and life — 2014" (27–28 December 2014). Karlovy Vary, 2014, pp. 117–126.
17. Len Zh. M. Supramolekulyarnaya khimiya. Kontseptsii i perspektivy. Novosibirsk, Nauka, Sib. predpriyatie RAN, 1998, 234 p.
18. Inge–Vechtomov S. G. Priony drozhzhei i tsentral'naya dogma molekulyarnoi biologii. Vestnik RAN, 2000, no. 70 (4), pp. 299–306.
19. Maletskii S. I. Semanticheskaya struktura ponyatii «nasledstvennost'» i «evolyutsiya»: ontologicheskie aspekty. Informatsionnyi vestnik VOGiS, 2009, v. 13, no. 4, pp. 820–852.
20. Chernavskii D. S. Sinergetika i informatsiya: Dinamicheskaya teoriya informatsii. Moscow, Knizhnyi dom «Librokom», 2009, 304 p.
21. Zakharov I. S., Pozharov A. V., Gurskaya T. V., Finogenov A. D. Biosensornye sistemy v meditsine i ekologii, St. Petersburg, SPb GUT im. M. A. Bonch–Bruevicha, 2007, 102 p.
22. Vladimirovskii A. P. Peredayutsya li po nasledstvu priobretennye priznaki? Gos. izd. Moscow–Leningrad, 1927, 184 p.
23. Berg L. S. Nomogenez, ili evolyutsiya na osnove zakonomernosti. Trudy po teorii evolyutsii. Leningrad, Nauka, 1977, pp. 95–311.
24. Grishko N. N., Delone L. N. Kurs genetiki, Moscow, Sel'khozgiz, 1938, 354 p.
25. Mozheiko M. A. Idiografizm. Noveishii filosofskii slovar'. Minsk, Knizhnyi dom, 2003, pp. 407–412.
26. Belousov L. V. Morfogenez, morfomekhanika i genom. Vestnik VOGiS, 2009, no. 13 (1). pp. 29–35.
27. Dragavtsev V. A., Maletskii S. I. Evolyutsiya paradigm nasledovaniya i razvitiya i ikh vedushchaya rol' v sozdanii innovatsionnykh selektsionnykh tekhnologii. Biosfera, 2015, v. 7, no. 2, pp. 155–168.
28. Bol'shoi entsiklopedicheskii slovar'. Khimiya. Moscow, Bol'shaya Rossiiskaya entsiklopediya, 2000, 792 p.
29. Kasinov V. B. Biologicheskaya izomeriya. Leningrad, Nauka, 1973, 268 p.
30. Vernadskii V. I. Nauki o zhizni v sisteme nauchnogo znaniya. Trudy po filosofii estestvoznaniya (Bibl. tr. akad. V. I. Vernadskogo). Moscow, Nauka, 2000, pp. 414–451.
31. Kizel' V. A. Opticheskaya aktivnost' i dissimetriya zhivykh sistem. Uspekhi fizicheskikh nauk, 1980, v. 131, issue 2, pp. 209–238.
32. Zarenkov N. A. Biosimetrika. Moscow, Knizhnyi dom «Librokom», 2009, 320 p.
33. Gilbert S. F., Opits D. M., Ref R. A. Novyi sintez evolyutsionnoi biologii i biologii razvitiya. Ontogenez, 1997, v. 28, no. 5, pp. 325–343.
34. Chadov B. F. Epigeneticheskaya fenomenologiya u uslovnykh mutantov *Drosophila melanogaster*: morfozy i modifikatsii. V kn. Epigenetika, Novosibirsk, Nauka SO RAN, 2013, pp. 500–533.
35. Shishkin M. A. Individual'noe razvitie i uroki evolyutsionizma. Ontogenez, 2006, v. 37, no.3, pp. 179–198.
36. Zakharenko E. N., Komarova L. N., Nechaeva I. V. Novyi slovar' inostrannykh slov, Moscow, Azbukovnik, 2008, 1040 p.
37. Ufimtsev R. Metafizika metafory. Kaliningrad, Ottokar, 2010, 294 p.
38. Filosofskii entsiklopedicheskii slovar'. Moscow, INFRA–M., 2009, 570 p.

<http://www.bulletennauki.com>

39. Presman A. S. Idei Vernadskogo v sovremennoi biologii (planetno–kosmicheskie osnovy organizatsii zhizni). Moscow, Znanie, 1976, 64 p.
40. Lolor R. Sakral'naya geometriya. Filosofiya i praktika. Moscow, Varfolomeev A. D., 2010, 112 p.
41. Sinnot E. Morfogenez rastenii. Moscow, Inostrannaya literatura, 1963, 603 p.
42. Maletskii S. I., Yudanov S. S. Zarodyshevyi put' i stvolovye kletki u vysshikh rastenii. Tsitologiya i genetika, 2007, v. 41, no. 5, pp. 67–80.
43. Maletskii S. I. Binomial'nye raspredeleniya v geneticheskikh issledovaniyakh na rasteniyakh. Novosibirsk, ITsiG SO RAN, 2000, 163 p.
44. Maletskii S. I. Semennoe razmnozhenie sakharnoi svekly. Entsiklopediya roda *Beta*. Biologiya, genetika i selektsiya svekly. Novosibirsk, Sova, 2010, pp. 52–62.
45. Zotin A. I. Laureaty Nobelevskoi premii 1977 g. Po khimii — I. Prigozhin. Priroda, 1978, no. 1. pp. 125–128.
46. Klimantovich N. Vvedenie v fiziku otkrytykh sistem. Sorosovskii obrazovatel'nyi zhurnal, no.8, 1996, pp. 109–116.
47. Kulaeva O. N. Kak svet reguliruet zhizn' rastenii. Sorosovskii obrazovatel'nyi zhurnal, 2001, v. 7, no. 4, pp. 6–12.
48. Vavilov N. I. Seleksiya kak nauka. Zakon gomologicheskikh ryadov nasledstvennoi izmenchivosti. Moscow–Leningrad, Gos. izd–vo s/kh literatury, 1935.
49. Maletskii S. I., Roik N. V., Dragavtsev V. A. Tret'ya izmenchivost', tipy nasledstvennosti i vosproizvodstva semyan u rastenii. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya, 2013, no. 5, pp. 3–29.
50. Pisarev V. E. Intsukht. Teoreticheskie osnovy selektsii rastenii. Moscow–Leningrad, Gos. izd–vo s/kh literatury, 1935, pp. 597–643.
51. Khadzhinov M. I. Geterozis. Teoreticheskie osnovy selektsii rastenii. Moscow–Leningrad, Gos. izd–vo s/kh literatury, 1935, pp. 435–462.
52. Allard R. W. History of Plant Population Genetics. Ann. Rev. Genetics, 1999, v. 33, pp. 1–27.
53. Khadzhinov M. I. Geneticheskaya i selektsionnye osnovy ispol'zovaniya geterozisa u rastenii. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya, 1980, v. 15, no. 1. pp. 3–11.
54. Shull G. H. Experiments with maize. Botanical Gazette, 1911, v. 52, pp. 480–483.
55. Sprague G. F. Heterosis in maize: theory and practice. Heterosis. Reappraisal of theory and practice. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer–Verlag, 1983, pp. 47–93.
56. Romanenko A. A. Sto let nauchnogo poiska: istoriya i dostizheniya. Zemledelie, 2014, no. 3, pp. 3–4.
57. Kharechko–Savitskaya E. I. Tsitologiya i embriologiya sakharnoi svekly. Sveklovodstvo, v. 1, 1940, pp. 453–550.
58. Owen F. V. Inheritance of cross– and self–sterility and self–fertility in *Beta vulgaris L.* J. Agric. Res., 1942, v. 64, pp. 679–698.
59. Zaikovskaya N. E. Biologiya tsveteniya, tsitologiya i embriologiya sakharnoi svekly. Biologiya i selektsiya sakharnoi svekly. Moscow, Kolos, 1968, pp. 137–207.
60. Kharechko–Savitskaya E. I. Metod polucheniya semyan pri samoopylenii autosteril'nykh ras svekly. Doklady AN SSSR, 1938, v. 18, pp. 469–474.
61. Oldemeyer R. K., Smith P. B. Importance of sugar beet hybrid development. J. Intern. Inst. Res. Beet., 1965, v. 1, pp. 16–27.
62. Maletskii S. I., Denisova E. V., Lutkov A. N. Poluchenie samoopylennykh linii u samonesovmestimyykh rastenii sakharnoi svekly. Genetika, 1970, v. 6, pp. 180–184.

<http://www.bulletennauki.com>

63. Maletskii S. I. Populyatsionno–geneticheskoe issledovanie nesovmestimosti i selektivnogo oplodotvoreniya u rastenii (na primere sakharnoi svekly i kukuruzy): dis. ... d–ra biol. nauk. Novosibirsk, 1978, 267 p.
64. Favorskii N. V. Materialy po biologii i embriologii sakharnoi svekly. Trudy nauchnogo instituta seleksii. Kiev, V.S.N.Kh, Vyp. II, Sortovodno–semennoe upravlenie sakhartresta, 1928, pp. 3–11.
65. Shiryaeva E. I., Yarmolyuk G. I., Kulik A. G., Chervyakova V. A. Apomiksis u samoopylennykh linii sakharnoi svekly i ispol'zovanie ego v seleksii na geterozis // Tsitologiya i genetika, 1989, v. 24, no. 3, pp. 39–44.
66. Roik N. V., Koval'chuk N. S., Yatseva O. A., Maletskii S. I. Okraska korneplodov v apozigoticheskikh potomstvakh sakharnoi svekly (*Beta vulgaris L.*). Sakharnaya svekla, 2012, no. 9. pp. 85–93.
67. Seilova L. B. Apomiksis u sakharnoi svekly i ego ispol'zovanie v prakticheskoi seleksii: avtoref. dis. ... d–ra biol. nauk. Almaty, 1996, 44 p.
68. Seilova L. B. Embriologiya agamospermii u lineinykh form sakharnoi svekly. Entsiklopediya roda Beta. Biologiya, genetika i seleksiya svekly. Novosibirsk: Sova, 2010, pp. 158–163.
69. Maletskii S. I., Maletskaya E. I. Samofertil'nost' i agamospermiya u sakharnoi svekly (*Beta vulgaris L.*). Genetika, 1996, v. 32, no. 12, pp. 1643–1650.
70. Yudanova S. S., Maletskaya E. I. Svyaz' epigenomnoi izmenchivosti s semennoi produktivnost'yu pri apozigoticheskom sposome razmnozheniya sakharnoi svekly (*Beta vulgaris L.*). Dosiagneniya i problemi genetiki, seleksii ta biotekhnologii. Kiev, Logos, 2007, v. 2, pp. 221–225.
71. Yudanova S. S., Maletskii S. I., Poznyak S. I., Maletskaya E. I. Izmenchivost' zavyazyvaemosti plodov pri apozigoticheskom sposome reproduksii u sakharnoi svekly (*Beta vulgaris L.*). Genetika, 2011, v. 47, no. 5, pp. 633–642.
72. Maletskii S. I., Maletskaya E. I., Yudanova S. S. Novaya tekhnologiya vosproizvodstva semyan u sakharnoi svekly (partenogeneticheskii spodob). Mezhdunarodnaya nauchno–prakticheskaya konferentsiya «Puti povysheniya konkurentosposobnosti otechestvennykh sortov, semyan, posadochnogo materiala i tekhnologii v usloviyakh mirovogo rynka»: materialy. 2015, Vyp. 3 (54), pp. 204–213.
73. Tsil'ke R. A., Poznyak S. I., Maletskaya E. I., Yudanova S. S., Maletskii S. I. Zavyazyvaemost' plodov u gibridov sakharnoi svekly pri apozigoticheskoi reproduksii v kontrastnykh usloviyakh vyrashchivaniya. Vestnik NGAU, 2010, v. 5, no. 3. pp. 19–25.
74. Levites E. V., Shkutnik T., Ovechkina O. N., Maletskii S. I. Pseudosegregatsiya v agamospermnykh potomstvakh pyl'tsesteril'nykh rastenii sakharnoi svekly (*Beta vulgaris L.*) // Dokl. RAN. 1998. T. 362. №3. S. 430–432.
75. Levites E. V., Maletskii S. I. Avto– i episegregatsiya po reproduktivnym priznakam v agamospermnykh potomstvakh svekly (*Beta vulgaris L.*). Genetika, 1999, v. 35, no. 7, pp. 939–948.
76. Levites E. V., Ovechkina O. N., Maletskii S. I. Avto– i episegregatsiya po priznakam okraski v agamospermnykh potomstvakh svekly (*Beta vulgaris L.*). Genetika, 1999, v. 35, no. 8, pp. 1086–1092.
77. Kholodkovskii N. A. Biologicheskie ocherki. Moscow–Petrograd, Gos. izd., 1923, 365 p.
78. Maletskii S. I. Fotosintez i produktivnost' v posevakh anizoploidnoi sakharnoi svekly. Genetika i blagosostoyanie chelovechestva. Moscow, Nauka, 1981, pp. 487–498.
79. Maletskii S. I. Gruppovye priznaki rastenii. Populyatsionno–geneticheskie aspekty produktivnosti rastenii. Novosibirsk, Nauka, 1982, pp. 5–27.
80. Lutkov A. N. Poliploidiya i seleksiya. Moscow–Leningrad, Nauka, 1965, pp. 211–222.

<http://www.bulletennauki.com>

81. Lutkov A. N., Taranyuk M. I., Maletskii S. I. Poliploidiya i selektsiya svekly. Moscow, Nauka, 1970, pp. 7–25.
82. Turbin N. V., Bormotov V. E. Poliploidiya i selektsiya. Moscow–Leningrad, Nauka, 1965, pp. 223–231.
83. Magashi L. Poliploidiya i selektsiya svekly, Moscow, Nauka, 1970, pp. 217–233.
84. Maletskii S. I. Zavisimost' vykhoda triploidnykh semyan u sakharnoi svekly ot koeffitsienta selektivnosti. Genetika, 1976, v. 12, no. 6, pp. 37–42.
85. Veprev S. G., Kudryavtseva O. A., Maletskii S. I. Eksperimental'nyi analiz vzaimodeistviya rastenii v anizoploidnykh populyatsiyakh sakharnoi svekly. Populyatsionno–geneticheskie aspekty produktivnosti rastenii. Novosibirsk, Nauka, 1982, pp. 43–64.
86. Veprev S. G. Fitotsenogeneticheskii analiz produktivnosti posevov sakharnoi svekly (*Beta vulgaris L.*): diss. ... kand. biol. nauk. Novosibirsk, 1983, 225 p.
87. Maletskii S. I., Melent'eva S. A., Tatur I. S., Yudanova S. S., Maletskaya E. I. Sokhranenie gibridnoi moshchnosti v apozigoticheskikh potomstvakh sakharnoi svekly (*Beta vulgaris L.*). Vestsy NAN Belorussii. Seryya Agrarnykh Navuk, 2013, no. 1, pp. 65–72.
88. Harper R. The Effect of Neighbours. Population Biology of Plants. London et al., Academic Press, 1977, 892 p.
89. Maletskii S. I. Epigeneticheskie i sinergeticheskie formy nasledovaniya reproductivnykh priznakov u pokrytosemennykh rastenii, ZhOB, 2004, v. 65, no. 2, pp. 116–135.
90. Ostefeld C. H. Fürther studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Zeitschrift für Inductive Abstammungs und Vererbungshre, 1910, v. 3, issue 1, pp. 241–285.

Работа поступила в редакцию
19.03.2016 г.

Принята к публикации
21.03.2016 г.