

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



СЕРИЯ «НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА»
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Основана в 1959 году

РЕДКОЛЛЕГИЯ СЕРИИ
И ИСТОРИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКАЯ КОМИССИЯ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ
им. С.И. ВАВИЛОВА РАН ПО РАЗРАБОТКЕ
НАУЧНЫХ БИОГРАФИЙ ДЕЯТЕЛЕЙ
ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ:

академик *Н.П. Лаверов* (председатель),
академик *Б.Ф. Мясоедов* (зам. председателя),
докт. экон. наук *В.М. Орёл* (зам. председателя),
докт. ист. наук *З.К. Соколовская* (ученый секретарь),
докт. техн. наук *В.П. Борисов*, докт. физ.-мат. наук *В.П. Визгин*,
канд. техн. наук *В.Л. Гвоздецкий*, докт. физ.-мат. наук *С.С. Демидов*,
академик *А.А. Дынкин*, академик *Ю.А. Золотов*,
докт. физ.-мат. наук *Г.М. Идлис*, академик *Ю.А. Израэль*,
докт. ист. наук *С.С. Илизаров*, докт. филос. наук *Э.И. Колчинский*,
академик *С.К. Коровин*, канд. воен.-мор. наук *В.Н. Краснов*,
докт. ист. наук *Б.В. Лёвшин*, член-корреспондент РАН *М.Я. Маров*,
докт. биол. наук *Э.Н. Мирзоян*, докт. техн. наук *А.В. Постников*,
академик *Ю.В. Прохоров*, член-корреспондент РАН *Л.П. Рысин*,
докт. геол.-минерал. наук *Ю.Я. Соловьёв*,
академик *И.А. Шевелёв*

О. В. Яковлева

**Василий
Георгиевич
АЛЕКСАНДРОВ**
1887 – 1963

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Е. А. МИРОСЛАВОВ



МОСКВА
НАУКА
2007

УДК 58(092)
ББК 28.56г
Я47

Рецензенты:

академик *А.Л. Тахтаджян*,
кандидат биологических наук *И.А. Корчагина*

Яковлева О.В.

Василий Георгиевич Александров, 1887–1963 / О.В. Яковлева ; отв. ред. Е.А. Мирославов. – М. : Наука, 2007. – 180 с. – (Научно-биографическая литература). – ISBN 5-02-035316-7.

Книга посвящена жизни и деятельности выдающегося русского анатома и морфолога, основателя отечественной школы анатомии растений, труды которого вошли в золотой фонд отечественной и мировой биологической науки и никогда не утратят своего значения.

Для биологов, специалистов в области систематики, морфологии, анатомии, эмбриологии растений.

Темплан 2006-II-191

ISBN 5-02-035316-7 © Яковлева О.В., 2007
© Российская академия наук
и Издательство «Наука»,
серия «Научно-биографическая литература»
(разработка, оформление),
1959 (год основания), 2007
© Редакционно-издательское оформление.
Издательство «Наука», 2007

От ответственного редактора

Книга посвящена описанию жизненного пути и роли в науке крупнейшего ученого XX в. – ботаника, анатома, морфолога, доктора биологических наук, профессора Василия Георгиевича Александрова. Талантливый ученый и прекрасный организатор, он на протяжении 41-го года заведовал сначала физиологической лабораторией в Тифлисе, затем анатомической лабораторией ВИР в Ленинграде и, наконец, созданной им лабораторией, затем отделом морфологии и анатомии в БИН. Это был великий труженик, представитель той плеяды ученых с большой буквы, которые работали по зову сердца, не думали о наживе и двигали фундаментальную науку вперед.

Поражает широта научных интересов Василия Георгиевича. Он внес неоценимый вклад в изучение строения цветка, плода, стебля, корня. Проводимые им и его учениками исследования касаются разработки проблем филогении, систематики, функциональной значимости различных структур, их адаптивной роли к тем или иным факторам внешней среды. Большой интерес представляют включенные в книгу главы неопубликованной рукописи В.Г. Александрова и А.В. Добротворской «Введение в морфологию цветка покрытосеменных растений», иллюстрированные прекрасными оригинальными рисунками. Над проблемами, связанными с цветком, В.Г. Александров вместе со своими учениками и сотрудниками работал в течение многих лет, и данный труд является плодом этих многочисленных исследований и многолетних раздумий автора.

В.Г. Александров написал учебник «Анатомия растений», который переиздавался четыре раза, был переведен на украинский и китайский языки. Василий Георгиевич был редактором пяти изданий 7-й серии Трудов БИН АН СССР и автором многочисленных статей.

Неоценим вклад Василия Георгиевича в создание школы анатомов и в координацию работ по анатомии и морфологии растений. В лаборатории всегда было много творческой моло-

дежи из всех республик Советского Союза. Более 50 из них защитили кандидатские диссертации. К нему часто приезжали видные ученые для обсуждения и выбора наиболее перспективных направлений исследований. До настоящего времени ученики Василия Георгиевича широко используют его идеи в своей работе.

Е.А. Мирославов

Введение

В 2007 г. исполняется 120 лет со дня рождения Василия Георгиевича Александрова – выдающегося советского анатома и морфолога, основателя и главы отечественной школы анатомии растений. Только благодаря личным качествам, целеустремленности, трудолюбию и преданности науке В.Г. Александрову, сыну сторожа, удалось стать всемирно признанным авторитетом в области анатомии растений.

В.Г. с первых шагов своей научной деятельности стал искать свой собственный путь в науке. Он обладал способностью провидения: четко представлял не только, какие теоретические и практические вопросы требуют своего разрешения в настоящий момент, но и какие вопросы необходимо решать, какие направления анатомической дисциплины развивать в будущем.

В.Г. был прекрасным организатором и генератором идей. Это выразилось в том, что, начиная с 1919 г. и до конца своей жизни, он последовательно заведовал тремя лабораториями. После смерти В.Г. Александрова лаборатория морфологии и анатомии, созданная им в Ботаническом институте АН СССР (БИН), в основном состояла из его учеников.

Толчком к написанию данной книги послужил доклад «Василий Георгиевич Александров – основатель отечественной школы анатомии растений», сделанный мной в 2003 г. на однодневной конференции «Петербургская ботаника к трехсотлетию города» (специальное заседание Ученого совета БИН, посвященное трехсотлетию С.-Петербурга). Вдохновителем этого доклада был заведующий лабораторией анатомии и морфологии Е.А. Мирославов. Неоценимую помощь при подготовке доклада оказала мне М.И. Савченко (1907–2003), ученица и ближайший сотрудник В.Г. Александрова [215, 227]. По материалам доклада в 2005 г. опубликована статья [233]. При подготовке материалов о В.Г. Александрове выяснилось, что все меньше людей помнят, а молодежь практически не знает об основателе отечественной школы анатомии растений.

При написании книги использованы документы и письма, находящиеся в домашнем архиве и в архиве БИН. Помимо документов и писем в архиве найдена неопубликованная книга В.Г. Александрова и А.В. Добротворской, которую М.И. Савченко считала пропавшей. В нашей книге приводится несколько глав из нее, в основном касающихся вопросов, которыми В.Г. занимался в последние годы жизни. В настоящей книге также приводится анализ статей В.Г., которые в существующих публикациях о нем [226, 229, 232] остались без внимания.

Я сердечно благодарна своему рецензенту, ученице В.Г., И.А. Корчагиной, поделившейся со мной своими воспоминаниями и явившейся, по сути, первым читателем моего труда. За внимание к моему труду и советы я признательна сотруднице БИН доктору биологических наук И.М. Кислюк.

Выражаю глубокую признательность сотрудникам БИН докторам биологических наук И.А. Ильинской и Т.К. Юрковской, а также Е.Р. Мохову, оказавшим мне помощь в идентификации сотрудников на фотографиях. Я благодарна Е.Н. Немирович-Данченко, которая пыталась помочь идентифицировать на фотографии сотрудников кафедры физиологии и анатомии Томского университета, а также прислала мне выписки из работ томских сотрудников, писавших о моем отце. За помощь в наборе текста я сердечно благодарна О.П. Быковой и К.Р. Шишкиной, за компьютерную обработку фотографий научному сотруднику лаборатории анатомии и морфологии БИН А.Н. Ивановой, за оказанную помощь заведующей архивом БИН Т.И. Симоненко. Особую благодарность я выражаю своему мужу Ю.Б. Яковлеву, который участвовал в обсуждении ряда вопросов и помог мне в создании композиции работы. Большое участие в обсуждении написанного труда принимали мои школьные подруги О.Ю. Саенко, Д.Ю. Мартынкина, Т.Б. Оводкова, Т.А. Станкевич, М.К. Ножилова, которым я также приношу свою искреннюю благодарность.

Формирование научных взглядов В.Г. Александрова

Образование

С ранних лет В.Г. стремился к получению знаний. По окончании 4-классного городского училища в 1903 г. В.Г. самостоятельно подготовился и в 1907 г. сдал экзамены на аттестат зрелости. В 1908 г. В.Г. поступил в Императорский С.-Петербургский университет на естественное отделение физико-математического факультета. Еще до поступления в университет он стал интересоваться ботаникой, читал книги, собирал растения, производил опыты и наблюдения. В университете В.Г. избрал себе специальность – физиология растений, очень интересовался также анатомией растений. Заведующий кафедрой физиологии и анатомии проф. В.И. Палладин охотно давал на лето микроскопы интересующимся студентам, и В.Г. уже с 1-го курса, уезжая каждое лето куда-либо на уроки, брал с собой микроскоп и как мог, без системы и руководства, занимался анатомией растений и, вообще, ботаникой. Закончив специальный практикум по физиологии растений, он написал дипломную работу, которая была опубликована [1]. Окончил университет в 1912 г. с дипломом 1-й степени, со всеми правами и преимуществами. Дополнительно в период 1913–1915 гг., В.Г. отработал специальные практикумы в лабораториях органической и физической химии, а также прошел испытания по физической географии с метеорологией, кристаллографии и минералогии.

Свою самостоятельную научную деятельность В.Г. начал в 1912 г. как фитофизиолог с биохимическим уклоном на кафедре физиологии и анатомии под руководством профессора В.И. Палладина. В.Г. проводил исследования по физиологии растений (по ферментативному распаду белковых веществ и дыханию в семенах гороха различных стадий прорастания [2]). В это же время он начал вести практические занятия по анатомии растений. *«Необходимость подготовки к практическим занятиям способствовала сосредоточению особого внимания на анатомии растений – научной дисциплине, очень понравившейся мне»* [215, с. 62]. На кафедре физиологии и анатомии, возглавляемой проф.



Фото 1. Безенчукская станция. Крайний справа В.Г. Александров. 1914 г.
Публикуется впервые

В.И. Палладиным, вопросы анатомии совершенно не разрабатывались, хотя сам В.И. Палладин не только прекрасно и вполне доступно читал курс анатомии студентам, но и написал учебник по анатомии растений. У В.Г. появилось большое желание приобщиться к исследованиям по анатомии растений. В связи с этим у него возникла идея обратиться на опытные сельскохозяйственные станции, и он написал на Безенчукскую опытную станцию, вблизи Самары. Его предложение приняли и ему удалось поработать на станции в качестве практиканта летом 1914 г. (фото 1). Здесь ему было предложено изучить влияние разной степени засоления почвы на некоторые сорта пшеницы. Проведенное исследование усилило его интерес к анатомии [215].

Годы научной деятельности в Тифлисе

В 1915 г. В.Г. был приглашен проф. Н.А. Максимовым в Тифлис (ныне Тбилиси) для работы во вновь созданной физиологической лаборатории при Ботаническом саду. Главной задачей созданной лаборатории было изучение водного режима и особенно



Фото 2. Физиологическая лаборатория Тифлисского ботанического сада.
1923 г.

Публикуется впервые

стей засухоустойчивости ксерофильных, сухолобивых растений. В этой лаборатории В.Г. занимался исследованиями в области познания водного режима и ассимиляции у культурных растений, и, в особенности, растений местной закавказской флоры, с которой усиленно знакомился на многочисленных экскурсиях по Грузии.

До 1919 г. В.Г. работал в должности ассистента, а после отъезда Н.А. Максимова – с 1919 и до 1927 гг. он становится заведующим этой же лабораторией. В лаборатории были развернуты интенсивные исследования по экологии растений, а также исследования с применением анатомических методов (фото 2).

Большое влияние на формирование научных взглядов В.Г. оказали исследования Вячеслава Рафаиловича Заленского. Он указал на существование тесной зависимости количества и размеров анатомических элементов листа от характера естественного местообитания того или другого вида растения. Чем суше и сильнее освещается солнцем место произрастания растения, тем больше устьиц и гуще сеть жилок будет на листьях этого растения по сравнению с растением того же самого вида, но произрастающим в менее инсолируемом и более увлажненном месте. Да-



Фото 3. Сотрудники физиологической лаборатории Тифлисского ботанического сада.

В центре сидит В.Г. Александров, вторая справа сидит О.Г. Александрова (Тарханова), крайние слева: сидит Т.А. Кезели, стоит Л.И. Джапаридзе. 1925 г.
Публикуется впервые

же у одного и того же растения – чем выше расположен лист на стебле, тем больше развивается устьиц на единицу его площади и тем длиннее общая протяженность жилок, рассеянных на этой же площади [189, с. 465]. Это положение получило название закона Заленского. Он же стал широко применять метод количественной анатомии в экологических исследованиях [106, с. 348]. В связи с этим, вероятно, В.Г. был проведен ряд исследований и опубликованы статьи [11, 17, 18, 21, 27, 35, 49].

Тифлисский коллектив (фото 3) и имя В.Г. становятся известными в научных кругах. Результаты исследований публикуются в изданиях Тифлисского ботанического сада, в «Ботаническом журнале СССР», редактором которого в те годы был И.П. Бородин. К этому времени В.Г. (фото 4) убедился, что без знания особенностей строения растений нельзя понять сущности процессов, происходящих в них и обуславливающих формирование тех или иных структур. Под его руководством, помимо физиологических экспериментов по засухоустойчивости, широко проводились исследования в области физиологической анатомии, в том числе, изучение клеточной оболочки.

Фото 4. Тбилиси. 1927 г.

Публикуется впервые

Годы 1919–1927 были трудные, средств на исследования почти не отпускали, тем более на командировки. В Петрограде В.Г. удалось побывать только лишь в 1922 г., а в 1926 г. В.Г. познакомился с Н.И. Вавиловым, занимавшим пост директора Института прикладной ботаники и новых культур.

В 1920 г. открылся Тифлисский государственный университет. В.Г. был приглашен туда на заведование кафедрой анатомии и физиологии растений. Появились многочисленные ученики, которые под его руководством начали энергично

разрабатывать различные вопросы физиологии и, в особенности, анатомии диких и культурных растений (виноград, подсолнечник, плодовые деревья). За этот период вышел ряд работ, опубликованных в изданиях Тифлисского ботанического сада, Тифлисского университета, Ленинграда (Известия Главного Ботанического сада, Журнал Русского ботанического о-ва, Труды Ленинградского о-ва естествоиспытателей и др.), а также в ряде немецких журналов (ботанических).

После перехода В.Г. в 1927 г. на работу в Томский университет, заведовать лабораторией в Тифлисе стал его ученик Ливан Иванович Джапаридзе (фото 3).



Работа в Томске

В 1927 г. В.Г. был избран и утвержден решением Государственного Ученого Совета Наркомпроса* РСФСР в ученое звание профессора Томского государственного университета (ТГУ). Интересно, что документ о присвоении звания профессора был получен им только в 1946 г. Осенью 1927 г. он переехал в Томск и

* Наркомпрос – Народный Комиссариат Просвещения.



Фото 5. Сотрудники физиологической лаборатории. Томск.
В центре сидят: слева В.Г. Александров, справа П.В. Савостин. 1929 г.
Публикуется впервые

стал работать на кафедре анатомии и физиологии растений. «В Томске В.Г. появился по приглашению П.Н. Крылова и с рекомендациями академиков И.П. Бородин, С.П. Костычева и проф. Б.А. Келлера» [231, с. 27]. Дома в бумагах найдено интересное письмо от И.П. Бородин, датированное 10 марта 1927 г. В этом письме И.П. Бородин спрашивает – «конкурировали ли Вы в прошлом году (1926 г.) на кафедру в Томске. В августе ко мне обратился г. Савостин, просил моей рекомендации, но я ему до сих пор ничего не ответил, т.к. мне сообщили, что Вы не прочь занять эту кафедру, и я не хотел парализовать выданную мною Вам рекомендацию. Еще раз благодарю в вашем лице всех Тифлиских ботаников за их сердечные приветствия к юбилею. В январе 28 г., вероятно, состоится новый съезд русских ботаников в Ленинграде. На котором я крепко надеюсь увидеть Вас. Искренне Вам преданный. И. Бородин» (П.В. Савостин (фото 5) начал заведовать кафедрой физиологии растений в ТГУ с 1926 г.). Находясь в Томске, В.Г. преподавал и одновременно заведовал ботанической лабораторией [231]. В Томске В.Г. продол-

жил исследования в области физиологии растений. В 1928 г. в Томском университете учились Л.Н. Березнеговская и В.А. Насонов. В дальнейшем Л.Н. Березнеговская [217, с. 44] написала, что взяла тему дипломной работы у В.Г., а не у П.В. Савостина, чем очень рассердила последнего. Работа, над которой она трудилась – «Анатомическое строение стеблей кориандра разного происхождения», была впоследствии опубликована в центральной печати, и Л.Н. Березнеговская встречала на нее ссылки в литературе [217]. С В.А. Насоновым у В.Г. была опубликована статья [80, 83], когда В.Г. работал уже во Всесоюзном институте растениеводства (ВИР). В период работы в ТГУ В.Г. опубликовано значительное число работ.

Будучи в Томске В.Г. возглавил специальную комиссию, положившую начало работам, направленным на повышение урожайности сельскохозяйственных растений [231]. В 1928 г. В.Г. принимал участие в работе съезда ботаников в Ленинграде. Проработал в ТГУ В.Г. до 1929 г. (фото 5).

Вировский период

Во время работы в Томском университете В.Г. сблизился с Н.И. Вавиловым, который и предложил ему сотрудничать с ВИР и поработать в каком-либо из многочисленных опорных пунктов. Это было Степное отделение в Каменной степи, которым в то время заведовал Л.И. Говоров, ближайший сотрудник Н.И. Вавилова. Вавилов несколько раз приезжал в Каменную степь, и В.Г. имел возможность беседовать с ним относительно направления возможной работы по анатомии культурных растений и развертывания этих исследований в возможно широком масштабе [215]. Николай Иванович заботливо подбирал сотрудников для своего института, а потом столь же заботливо следил за их ростом, помогал и направлял [215; 302]. Томский университет отпускал В.Г. с большим трудом, но он предпочел перейти в ВИР: там была возможность развернуть большую работу, пользуясь громадными и интересными коллекциями по различным культурным растениям. С 1929 г. В.Г. начинает работать в ВИР (с 1925 г. – Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур, с 1930 г. – Всесоюзный институт растениеводства ВАСХНИЛ). Он был принят в отдел генетики и селекции на должность ученого специалиста секции цитологии и анатомии, находящейся в Детском Селе (фото 6) и возглавляемой Г.А. Левитским. Вначале В.Г. заведовал подсекцией анатомии культурных растений, а в

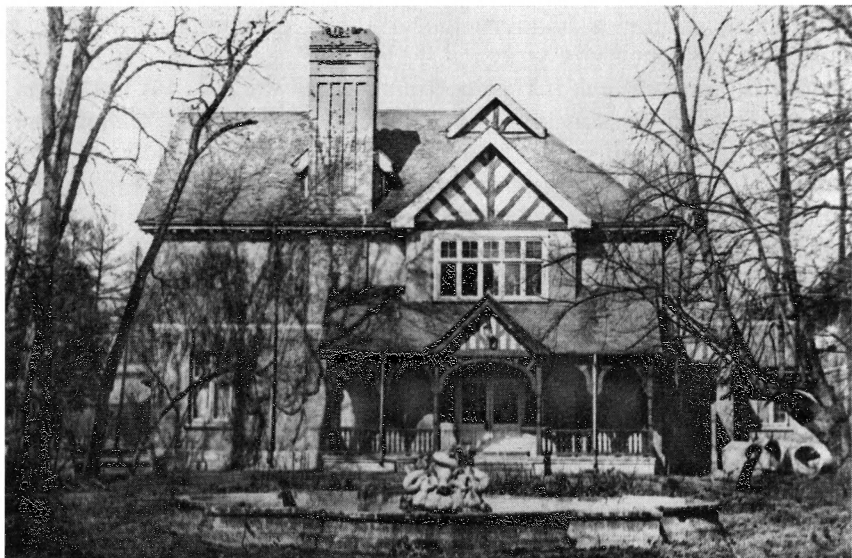


Фото 6. Корпус, в котором находятся отдел генетики и отдел цитологии и анатомии ВИР, г. Пушкин.

Публикуется впервые

марте 1931 г. эта подсекция по инициативе Н.И. Вавилова была преобразована в самостоятельную секцию, и В.Г. был назначен заведующим лабораторией анатомии [229]. Первая в стране анатомическая лаборатория была создана в 1927 г. по инициативе Н.И. Вавилова [112]. До этого времени самостоятельных анатомических лабораторий не существовало, а были физиологические лаборатории, одной из которых и руководил в Тифлисе В.Г. Александров. Первое время весь штат лаборатории (секции) ВИР, расположенной в Детском Селе (Пушкине), состоял из заведующего и двух лаборантов (М.С. Яковлева и А.Н. Мельникова), а также прикомандированной к лаборатории лаборантки Степного отделения О.Г. Александровой. Ольга Геннадиевна Александрова была женой и ближайшим помощником В.Г. [153, 215, 228].

Секция анатомии в ВИР при сложившихся благоприятных условиях смогла широко развернуть исследовательскую деятельность. Хорошее оборудование, энергичный, увлеченный своим делом коллектив и интереснейшие, первоклассные по полноте и разнообразию коллекции почти всех культурных растений из разных стран мира вскоре дали возможность лаборатории анатомии зарекомендовать себя как перспективный научный коллек-

тив. По своим задачам и разнообразию изучаемых культур лаборатория являлась единственной в стране. Н.И. Вавилов постоянно проявлял интерес к исследованиям лаборатории. В ВИР были развернуты обширные работы по анатомии различных культурных растений (текстильных, бобовых, эфирноносных, картофеля, хлебным злакам, каучуконосам и др.). Результаты в большинстве опубликованы. Был выращен ряд аспирантов. Все они защитили диссертации и стали кандидатами наук.

В 1934 г. решением квалификационной комиссии ВАСХНИЛ за разработку анатомии культурных растений В.Г. была присуждена ученая степень доктора биологических наук без защиты диссертации. Документ же был получен только в 1946 г. По сведениям, имеющимся в журнале «Советская ботаника», присуждение ученых степеней доктора и кандидата биологических наук производилось как с защитой так и без защиты диссертаций с 1935 г. [325]. По этому факту можно судить о том, как в СССР оформлялись и создавались высококвалифицированные кадры.

Более подробно вировский период описан Г.И. Москалевой в сборнике «Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений» [229].

В 1941 г. Василий Георгиевич перебрался с семьей из Пушкина в Ленинград в БИН, где он мог заняться фундаментальными исследованиями: в ВИР они носили прикладной характер.

Биновский период

Лаборатория анатомии и морфологии в БИН, возглавляемая В.Г., возникла сначала в виде небольшой группы. Вот как В.Г. вместе с М.С. Яковлевым описывают развитие исследований по морфологии покрытосеменных растений в Ботаническом институте, создание и развитие анатомической лаборатории (рукопись о развитии исследований до 1952 г. и [196]). *«Анатомическими исследованиями сотрудники Ботанического института (прежде – Ботанического сада) занимались с давних пор. В 60-х годах 19 века в Ботаническом саду работал, заведая физиологической лабораторией С.М. Розанов, анатомические работы которого широко известны и высоко ценятся до сих пор. Затем можно указать на С.И. Ростовцева, в молодости работавшего в Ботаническом саду и выполнившего ряд ценных анатомических исследований. Ростовцевым создан прекрасный оригинальный практикум по анатомии растений. Классический практический курс ботаники написан В.Л. Комаровым, по которому во всех*

вузах нашей страны, где преподается ботаника, получают первое ознакомление с анатомией растений.

Особенно широко развернулись анатомические исследования в 30-х годах 20-го столетия в связи с задачами палеоботаники и применения анатомического анализа в систематике древесных пород, выполняемые А.А. Никитиным, К.К. Шапаренко, И.В. Ярмоленко.

В 30-х годах в БИН начал работать профессор Д.Э. Янишевский, известный советский фитоморфолог. До последних дней своей жизни он, энергично работая, интересовался и разрабатывал морфологию в применении к проблемам экологии, опубликовав серию целеустремленных интересных работ. Д.Э. Янишевский состоял сотрудником отдела Экологии и физиологии. В этом же отделе работал Ф.Ф. Лейсле методом физиологической анатомии. В отделе растительных ресурсов И.А. Панкова изучала историю развития плодов узловых в систематическом и филогенетическом отношении групп растений.

В 20-х годах 20 столетия, крупнейшим систематиком нашей страны академиком В.Л. Комаровым в БИН была организована специальная лаборатория по экспериментальной морфологии. Владимир Леонтьевич с любовью относился к созданной им лаборатории, уделяя работе в ней много времени и привлекая туда как сотрудников БИН, так и студенческую молодежь. Даже после переезда в Москву, в связи с избранием В.Л. на пост президента Академии наук СССР, он не переставал интересоваться своей лабораторией и работой в ней и в каждый свой приезд в Ленинград обязательно посещал ее. Блокада Ленинграда и эвакуация значительной части научных сотрудников БИН в г. Казань, естественно, сильнее всего неблагоприятно отразились на деятельности лаборатории экспериментальной морфологии, в основе своей состоящей из оранжерей. Вообще можно указать не мало исследований, выполненных анатомическим методом в БИН для решения ряда спорных вопросов систематики (например, Н.А. Буш, М.М. Ильин и др.), но специальной лаборатории анатомии и морфологии цветковых растений до 1943 г. не было. В отделе систематики и географии особенно остро ощущался недостаток такой лаборатории».

В феврале 1942 г. в БИН был зачислен старшим научным сотрудником проф. В.Г. Александров, который в условиях блокады развернул исследования с применением анатомического метода. Летом 1942 г. был поднят вопрос о восстановлении оранжерейного фонда БИН, уничтоженного бомбежками, о восстановлении, хотя бы частичном, по мере сил и возможностей, путем черенко-

вания, уцелевших растений. В связи с этим В.Г. Александровым были произведены исследования структурных процессов, происходящих в черенках различных оранжерейных растений при их укоренении. Начатая работа была закончена в Казани, куда осенью 1942 г. эвакуировался В.Г. Александров вместе с сотрудниками БИН. Но тут, разумеется, исследовались те растения (кок-сагыз, шиповник), при культуре которых черенкование вообще широко применяется. Исследования велись младшим научным сотрудником (первой сотрудницей лаборатории анатомии и морфологии) Н.В. Первухиной (фото 8, 10, 24) под руководством В.Г. Александрова. Результаты этих работ опубликованы в журнале Советская ботаника за 1943 г. [152] и в 1945 г. Н.В. Первухиной. Обобщения же сделаны в учебнике «Анатомия растений» изданной в 1954 г. [189].

Официально лаборатория анатомии и морфологии в БИН была организована в начале 1943 г. как одно из учреждений отдела Систематики и географии. Процесс развития лаборатории показал, что возникновение ее в БИН вполне своевременно.

В том же 1943 г. состав лаборатории, состоящей лишь из двух лиц, В.Г. Александрова и Н.В. Первухиной, увеличился включением доктора биологических наук И.Н. Коновалова (фото 9, 24).

С января 1944 г. в анатомо-морфологической лаборатории стал работать докторантом М.С. Яковлев, развернувший исследования по эмбриогенезу злаков в связи с их филогенией. Летом этого же года В.Г. Александровым и М.С. Яковлевым (фото 8, 24) было произведено исследование морфологии и истории развития плода маиса. Исследование велось над выведенным в Казани сортом.

«С середины 1944 г. в состав сотрудников лаборатории была включена кандидат биологических наук Л.В. Климочкина (фото 24). Ей было поручено исследование анатомии плодов редких зонтичных, в связи с тем, что обработка зонтичных для Флоры СССР только что была начата и для решения ряда вопросов о положении некоторых видов в системе семейства требовалась тщательная проработка анатомии плодов.

Осенью 1944 г. Ботанический институт был окончательно эвакуирован в Ленинград, и анатомо-морфологическая лаборатория в полной мере развернула исследования над развитием плодов злаков, зонтичных, розоцветных, сложноцветных, жимолостных, крушиновых, и ряда других семейств, представляющих интерес для решения различных вопросов филогении растений и построения филогенетической системы. Развиваясь таким естественным путем, исследовательская деятельность

лаборатории, тесно связанная с проблемами, разрабатываемыми Ботаническим институтом, начала все больше склоняться к разрешению задач в области эволюционной морфологии, пользуясь анатомией лишь как методом.

В мае 1945 г. в состав штата лаборатории была включена кандидат биологических наук М.И. Савченко, начавшая интенсивные исследования по развитию и морфологии плодов сложноцветных, а в мае этого же года защитил диссертацию на степень доктора биологических наук М.С. Яковлев, написав ценную в научном отношении работу по эмбриологии злаков. Затем М.С. развернул исследования по эмбриогенезу и морфологии плодов порядка Многоплодниковые. В 1946 г. в лаборатории приступили к работе первые аспиранты: З.Т. Артюшенко (фото 8), над развитием плодов жимолостных с целью выяснения закономерностей, управляющих формированием плодов из верхней и нижней завязей, и В.В. Вихирева, над плодами крушинных, получив задание разработать рациональное морфологическое понятие такого типа плода, как костянка.

Тематика исследований анатомо-морфологической лаборатории по мере усиления ее штата неуклонно эволюционировала. Поэтому совершенно логичен был вывод комиссии Биологического отделения АН СССР, обследовавшей под председательством академика В.Н. Сукачева в 1948 г. деятельность БИН, наметивший усиление разработки эволюционной морфологии растений, с реорганизацией анатомо-морфологической лаборатории в отдел Морфологии и анатомии растений (фото 7). Преобразование лаборатории в отдел официально осуществилось в 1949 г. Разумеется, этому предшествовала довольно напряженная работа. Так еще в 1947 г., с целью возможно правильнее наметить план дальнейших исследований по морфологии растений, было созвано все-союзное совещание по вопросам плана исследований в области морфологии и анатомии растений (фото 8). Это совещание было организовано и проведено в значительной доле инициативой и трудами сотрудников анатомо-морфологической лаборатории БИН.

В связи с организацией отдела Морфологии и анатомии, отдел получил самостоятельный печатный орган в виде 7-ой серии трудов БИН. До этого сотрудники печатали свои даже основные работы в различных периодических изданиях и в 1-ой серии трудов БИН отдела Систематики и географии растений.

Получив возможность опубликовать результаты своих исследований специальным изданием, отдел Морфологии и анатомии БИН мог еще шире развернуть свою исследовательскую деятельность по разработке основных вопросов морфологии и



Фото. 7. Здание Экологии БИН. На первом этаже находится лаборатория анатомии и морфологии.

Снимок Е.Р. Мохова, публикуется впервые

анатомии» (рукопись о развитии исследований до 1952 г. и [196]). Последовательно выходят пять выпусков 7-й серии Трудов БИН и все под редакцией В.Г. Александрова.

«Как всякий живой, возникший в связи с естественными потребностями дела, организм, отдел Морфологии и анатомии не переставал развиваться. В 1950 г. в число сотрудников отдела были зачислены видные специалисты: д-р биол. наук М.С. Навашин и канд. биол. наук Е.Н. Герасимова-Навашина (фото 15), а в 1952 г. – д-р биол. наук, проф. В.Я. Александров. За этот период отдел выпустил ряд аспирантов, специалистов по анатомо-морфологическому циклу биологических наук, и подготовил перспективных лаборантов, энергично участвующих в процессе научных исследований, в лице А.В. Добротворской (фото 8, 10, 19), Л.А. Александровой и Л.М. Макушенко.

Таким образом, организовался мощный исследовательский коллектив, разрабатывающий, наряду с морфологией и анатомией цветковых растений, эмбриологию этих растений, а также физиологию растительной клетки. В тематике разрабаты-



Фото 8. Анатоми и морфологи на крыльце клуба БИН
во время конференции по анатомии растений в БИН.

Сидят (слева направо): В.А. Рыбин, В.А. Яблокова, В.Г. Александров, В.С. Соколов, М.С. Яковлев, ? Стоят (слева направо): 1-й ряд – ? В.А. Поддубная-Арнольди, ? М.И. Савченко; 2-й ряд – А.В. Добротворская, Н.В. Первухина, Н.А. Анели, З.Т. Артюшенко. 1947 г. Опубликовано в 232

ваемых отделом вопросов естественно наметилось два определенно дифференцировавшихся течения: морфологии с анатомией и эмбриологии, включая исследования над образовательными тканями. Эти течения исследовательской работы определили разграничение отдела на два сектора: 1) общей анатомии и морфологии; 2) эмбриологии.

Несомненно, что изучение той или другой структуры должно быть неизбежно связано с представлением о функциональном отпращивании этой структуры, и общая анатомия неизбежно становится физиологической анатомией.

Приведем краткое содержание работ сотрудников отдела.

1. Разработка общих вопросов анатомии (физиологическая анатомия).

а) Изучение структуры и биологии, как зеленых пластид, так и пластид, накапливающих запасные питательные вещества в плодах и семенах.

б) Изучение биологии клеточного ядра и структурных процессов, развертывающихся в каллусах черенков различных растений.

2. Применение анатомического анализа для решения вопросов систематики и морфологии.

По существу отдел Морфологии и анатомии создан в БИН для разработки и уяснения в первую очередь различных спорных вопросов систематики и морфологии цветковых растений.

В первые годы по возникновении отдела, в нем особенно обстоятельно изучалось три обширных семейства: 1) зонтичные, 2) злаки и 3) сложноцветные. Преимущественное внимание было обращено на изучение развития органов семенного размножения, как обладающих наиболее важными признаками с точки зрения построения филогенетической системы.

По зонтичным, наряду с изучением истории развития плодов и выявления филогенетического значения ряда структурных признаков их, исследовался очень трудный в морфологии вопрос о сущности природы завязи этого семейства.

Почти такой же путь исследований был использован и в отношении сложноцветных. Наибольшее внимание при изучении обращалось на взаимоотношения отдельных триб внутри семейства, в связи с особенностями экологии мест их природного обитания.

По злакам преимущественно производились исследования эмбриологического характера.

3. Эмбриология покрытосеменных и образовательные ткани.

Работы этого раздела дифференцировались уже во вторую очередь. Их выдвинул живой интерес современности и сознание значимости их с точки зрения передовой биологии. Физиология зародышевого мешка и значение антипод, выяснение вопроса об однодольности, а также установление внутри семейственных филогенетических отношений злаков, вот часть того, что исследовалось отделом в отношении злаков.

Механизм оплодотворения, биология опыления цветковых вообще, связь эмбриогенеза покрытосеменных с голосеменными, разрешались в отделе в плане всего мира цветковых растений и имели большое теоретическое значение. Несмотря на универсальность значения меристем для цветковых растений, они (в те времена) очень слабо изучены и надлежащим образом не классифицированы. Например, почти ничего не известно о меристемах цветка, меристемах, возникающих при регенерации органов, прививках, вегетативном размножении и т.д. Отдел

Морфологии и анатомии БИН, сознавая серьезность положения дела о меристемах, организовал исследования образовательных тканей» (рукопись о развитии исследований до 1952 г.). Исследования в указанных направлениях были широко отражены в печати.

С 1951 г. в отделе начато выполнение темы «Подготовка материала и написание сводного труда – руководства – “Морфология покрытосеменных растений”».

«Необходимость создания сводного обобщающего труда по морфологии растений и, в первую очередь, по морфологии цветковых (покрытосеменных) растений, в особенности – на русском языке, назрела давно. Конечно, сводные труды по морфологии растений неоднократно опубликовывались и в прежние годы, и продолжают выходить в свет за рубежом и в настоящее время. Но в большинстве своем эти работы имеют чисто описательный (органографический) характер. Естественно, что при современном состоянии биологических науки чисто органографические работы уже не могут удовлетворять ни одного биолога эволюциониста, тем более советских биологов, воспитанных на методологии диалектического материализма.

Сводный труд по морфологии покрытосеменных растений, создаваемый в те времена советскими ботаниками, по характеру методологических позиций и намечаемому плану, в действительности должен был во многом превзойти аналогичные труды, выполненные за рубежом. Оттуда же раздаются, пока еще одиночные заявления видных исследователей о разном мнении и отсутствии согласованности в воззрениях биологов по коренным вопросам, имеющим решающее значение. В Советском Союзе, где в связи с решениями XIX съезда партии, где намечается широко проводимая организация научной работы по определенно намеченному плану, развертывание их по принципу теснейшей координации научных сил, объединения их для решения важнейших проблем, не должно быть места такому распылению сил. Только таким путем возможно, с уверенностью на успех, подойти к решению труднейших задач в области биологии, они не под силу разрозненным отдельным работникам. В реорганизации научной работы советские ботаники, в частности фитоморфологи, следуют указаниям решений XIX съезда партии: «полнее использовать научные силы для решения важнейших вопросов развития народного хозяйства, обобщения передового опыта, обеспечивая широкое практическое применение научных от-

крытий». Необходим труд, в достойной мере удовлетворяющий требованиям передовой биологической науки и соответствующий уровню советского мировоззрения. Так как силы отдела весьма недостаточны для выполнения всей работы по созданию руководства по морфологии, то при этом указаны те научные учреждения, сотрудников которых следует привлечь к разработке различных разделов морфологии цветковых растений. Следует признать определенную недостаточность разработки теоретических вопросов морфологии растений. Разработка теоретической стороны особенно важна в такой науке, как морфология. Еще до сих пор не только не решен основной вопрос в морфологии цветковых растений, вопрос о происхождении цветка, но в этой области создан настоящий хаос мнений. На этот счет существует ряд теорий, отрицающих друг друга, сторонники которых опираются на совершенно различные предпосылки (псевданциевая, эвантовая или стробильная, теломная теории). Естественно, что создавшийся хаос воззрений должен быть преодолен. Существенную помощь в разрешении всех многочисленных вопросов, возникающих при разработке морфологических проблем, должны оказать установление плановости в работе и организации творческих дискуссий, периодически созываемых ведущими по проблеме учреждениями. Однако устраивать действительно полезные делу дискуссии, на которых критика и самокритика были бы реальными двигателями к успеху, надо серьезно учиться. Дискуссии должны быть развернуты не только на заседаниях семинаров, конференций, съездов, но и в печати, особенно – в периодической, как наиболее оперативной и охватывающей наиболее широкий круг читателей. В практике отдела морфологии и анатомии БИН можно указать в течении 1952 г. лишь на один случай плодотворной дискуссии. Имеется в виду дискуссия в связи с опубликованием в 1947 г. статьи В.Г. Александрова и И.Н. Коновалова “О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных” [167]. В 1951 г. в Вестнике МГУ, доцентом этого университета Н.Н. Каденом опубликована критика на вышеупомянутую статью. На семинаре отдела, в специально посвященном этому заседании, критика Н.Н. Кадена разбиралась и из этого разбора сделаны выводы, полезные для дальнейшей работы. В настоящее время одного накопления фактов определенно недостаточно. Хотя факты – это воздух ученого, но оставаться у поверхности фактов, как указывает И.П. Павлов,

нельзя. Следует пытаться проникнуть в тайну их возникновения, искать законы, ими управляющие. В добавление к этому, при всей идейной безукоризненности наших позиций, в теоретических вопросах необходимо быть особенно строго принципиальным и быть “подкованным” и бдительным настолько, чтобы не протащить незаметно для себя чуждых нашему мировоззрению концепций» (из объяснительной записки к отчету отдела Морфологии и анатомии БИН о проделанной научно-исследовательской работе за 1952 г.).

В архиве БИН хранится служебная записка от 9 апреля 1953 г., в которой описывается ход мероприятий по координации работ, относящихся к вопросам морфологии и эмбриологии покрытосеменных растений и написания сводных руководств по этим дисциплинам. В этом документе сообщается, что установлен деловой контакт с такими видными учеными, как И.Г. Серебряков, Н.Н. Каден, В.Х. Тутаюк, Н.Л. Шарова. Указывается, что следует привлечь к разработке различных разделов морфологии покрытосеменных растений Л.И. Джапаридзе, Т.А. Кезели, К.Е. Цхакая, А.А. Яценко-Хмелевского, Н.В. Козлову, Н.Н. Карташову, А.Л. Тахтаджяна, В.К. Василевскую (фото 13), Л.Н. Брегетова, Б.М. Козо-Полянского, Е.А. Мокееву. Со многими из вышеуказанных лиц уже велись переговоры и теперь следует официально привлечь их к общей работе по морфологии и анатомии. *«Например, Л.И. Джапаридзе и его сотрудников можно было бы привлечь к разработке ряда разделов экспериментальной морфологии. К этой же работе необходимо привлечь доктора биол. наук, зав. Отделом экологии и физиологии растений БИНа И.Н. Коновалова, который согласился принять участие по линии разработки экспериментальной морфологии. Доцент Томского госуниверситета Карташова Н.Н. так же работает по экспериментальной морфологии, разрабатывая тему докторской диссертации «Нектарники северных медоносных растений, их строение, функции и биологическое значение». Работа производится на объектах таежной зоны Западной Сибири. Тов. Карташову тоже желательно привлечь к работе. Проф. А.А. Яценко-Хмелевский и К.Е. Цхакая в настоящее время заняты разработкой вопросов анатомии, но они заявили о своем согласии участвовать в общей работе, руководя многочисленными и сильными коллективами сотрудников. Так как анатомия растений по существу своему должна быть отнесена к наукам морфологическим, то необходимо официально привлечь их к работе, используя их опыт и возможности для морфологии (участие в разработке анатомии цвет-*

ка и плода различных растений, что с успехом может быть использовано для морфологии). То же можно сказать и о доценте Средне-азиатского университета Е.А. Мокеевой и докторе биол. наук В.К. Василевской. Профессора же А.Л. Тахтаджян и В.М. Козо-Полянский, как сильные теоретики, могли бы дать очерки по истории развития концепций эволюционной морфологии растений и филогенетическом значении морфологии или вообще о роли морфологии в изучении филогенетических взаимоотношений среди покрытосеменных.»

«В отношении эмбриологии следует отметить, что задача значительно расширена и вместо труда “Эмбриология покрытосеменных растений”, намечено создать в течение 5-ой пятилетки 10-томный труд “Эмбриология растений”. Из 10-ти томов, 3 тома взяли на себя обязательство написать научные работники других учреждений: 1) Сравнительная эмбриология покрытосеменных – доктор биол. наук В.А. Поддубная-Арнольди (фото 8) (Главный Ботанический сад АН СССР); 2) Эмбриология архегонияльных споровых растений – проф. К.И. Мейер (Московский госуниверситет им. М.В. Ломоносова); 3) Эмбриология голосеменных растений – проф. И.Д. Романов (фото 15) (Среднеазиатский госуниверситет, г. Ташкент).

Вышеупомянутых трех лиц необходимо привлечь на совещание и официально оформить их участие в работе.

Кроме того, в последнее время стало известно, что проф. К.И. Мейером и доц. Д.А. Транковским представлены в Главное управление университетов проекты руководства по эмбриологии растений для вузов (В.Г. писал рецензию на проект), а также проф. Я.С. Модилевский из Ботанического института Украинской ССР запроектировал написание книги по истории эмбриологии (помещено в планах). Следует снестись с вышеуказанными научными работниками о необходимости координирования намеченных работ с планами БИН.» (подписано: Зав. отд. Морфологии и анатомии БИН, проф. В.Г. Александров).

В архиве имеется документ, в котором оценивается работа Отдела за прошедшее пятилетие (1951–1955 гг.). В нем в частности говорится, что «в течение пятилетки основное внимание в своих исследованиях отдел сосредоточивал на разработке коренных теоретических вопросов, таких как принципы эволюционной морфологии, вопросы оплодотворения, органогении, а также разработки методики изучения физиологии растительных клеток в связи с холодо- и теплоустойчи-

востью растений. В свое время, приступая к работе по созданию монографий по морфологии цветка и эмбриологии покрытосеменных растений, коллектив отдела оказался в очень трудном положении, ввиду дискуссионности основных теоретических положений в этих областях науки. В настоящее время можно считать преодоленной значительную часть трудностей и коллектив может с уверенностью в свои силы приступить к литературному оформлению результатов своих исследований. Значительная часть труда уже написана, а некоторые разделы, при этом важнейшие, подготовлены к печати и вошли в находящийся в производстве 4-ый том трудов отдела, составляющий 7-ю серию трудов БИНа, называемый "Морфология и анатомия растений"».

В архиве находится подробный план предстоящего коллективного труда «Цветок покрытосеменных» (датирован 1954 г.).

Из протокола заседания партгруппы отдела Морфологии в 1956 г. становится ясным, что планировалось издание ряда монографий по морфологии и эмбриологии покрытосеменных растений. По этим вопросам, вероятно, имелись разногласия, т.к. из протокола видно, что «*найден рациональное решение. В первую очередь было решено представить к опубликованию первую часть монографии "Морфология цветка покрытосеменных растений" – "Общая органография цветка", написанную В.Г. Александровым совместно с А.В. Добротворской [192], объемом 8–10 печатных листов. Эту часть решено было представить в конце декабря 1956 г. Вторую же часть монографии, самую обширную, и написанную: а) Введение и морфология околоцветника, около 8 печ. листов, Н.В. Первухиной; б) Морфология андроцея, около 8 печ. листов, В.Г. Александровым; в) Морфология гинецея, около 5 печ. листов, М.И. Савченко, решено представить во вполне готовом для опубликования виде в конце 1957 г.*»

Из приведенных выше документов, а также из обширной переписки, сохранившейся в институтском и домашнем архивах, видно, какая велась активная и напряженная деятельность, координирующая работы по морфологии и анатомии растений и по разработке теоретических основ эволюционной морфологии.

«По окончании работ по морфологии цветка и эмбриологии покрытосеменных растений в отделе предполагалось развернуть исследования по экспериментальной морфологии и физиологической анатомии. Этого требовали разработка проблем по морфогенезу и выяснению закономерностей взаимоотноше-



Фото 9. Репродукция картины Э. Борисенко. Сотрудники отдела Морфологии и анатомии БИН.

Слева стоят В.Г. Александров, М.М. Лодкина, сидит И.Н. Коновалов; справа стоят М.И. Савченко и Л.Р. Петрова. Публикуется впервые

ния между растительным организмом и средой» (документ датирован 4 марта 1955 г.). Предполагалось провести «*комплексные исследования по биологии развития растений – проблеме громадной и сложной*» (из письма В.Г. к Ф.М. Куперман от февраля 1959 г.).

Работы в лаборатории велись очень интенсивно, к исследованиям привлекалось много народа. Лаборатория становится известной не только в научных, но в более широких кругах. Сведения о В.Г. и его деятельности имелись во многих изданиях справочного характера [218–224, 230]. Была даже написана картина, на которой сотрудники лаборатории обсуждают вопросы, связанные со строением цветка. Эта картина была дипломной работой Э. Борисенко и сейчас хранится в заказниках Русского музея (фото 9).

В.Г. принадлежит идея привлечения электронного микроскопа для анатомических исследований, он много сделал для этого. По воспоминаниям его ученицы И.А. Корчагиной, которая работала с ним в одной комнате, В.Г. постоянно обсуждал вопрос о применении электронного микроскопа, долго думал,



Фото 10. В.Г. Александров с сотрудниками и учениками на крыльце здания Экологии в БИН.

Слева направо: 1-й ряд – В.Г. Александров, А.В. Добротворская, Н.В. Первухина; 2-й ряд – Л.Р. Петрова, Д.А. Табенцкий, М.Ф. Данилова, М.И. Савченко; 3-й ряд – М. Хажмуратов, Е.А. Мирославов. 1961 г. Опубликовано в 232

где его поставить, поручил заняться этим вопросом Е.А. Мирославову.

Из документов видно, что В.Г. заведовал лабораторией анатомии с 1946 г. по 1948 г. и с 1960 г. по 1963 г. В период с 1948 г. и по 1960 г. он заведовал отделом, в состав которого входили три лаборатории: морфологии и анатомии, эмбриологии и цитологии. Кроме того, в отделе были начаты работы по цитоэкологии и физиологии клетки. В дальнейшем лаборатория цитологии и группа цитоэкологии и цитофизиологии вышли из состава отдела. С 1960 г. заведовать отделом морфологии и анатомии стал М.С. Яковлев (фото 10), ученик В.Г. Александрова.

Основные направления научной деятельности В.Г. Александрова

В.Г. Александров посвятил науке более 50 лет своей жизни. За это время им опубликовано свыше 200 работ, из них четыре издания учебника по анатомии растений и два его перевода на украинский и китайский языки. Круг научных интересов В.Г. был весьма широк. Он работал над разными проблемами морфологии и анатомии, у него было очень много идей. Его исследованиям подверглись разные органы растений, разные структуры, явления. Судить о многих вещах довольно трудно, так как надо было жить в те времена, дышать тем воздухом и быть в курсе проблем, решавшихся в науке. В настоящее время многие проблемы уже не существуют: они или забыты, или превращены в постулаты.

На мой вопрос о том, какие же открытия сделал В.Г., его ученица М.И. Савченко, подумав, ответила, что когда они работали в ВИР и БИН, вопрос об открытиях вообще не стоял. По существу, почти каждое исследование было для них целым открытием, они восхищались и любовались проделанной работой [233].

Анализ научных трудов

Я не претендую на исчерпывающий анализ работ В.Г. Александрова. Остановлюсь лишь на тех, которые близки мне по духу, произвели на меня впечатление или, на мой взгляд, трактование изложенных в них фактов является спорным до сих пор.

Например, вопрос о происхождении пластид [165, 173, 175, 186]. В этих работах сообщается, что еще с конца 19 в. относительно происхождения пластид существовало два мнения. Наиболее распространенная точка зрения об индивидуальности пластид принадлежала А. Schimper [378–380] и его последователям и состояла в том, что пластиды обязательно передаются по наследству в процессе оплодотворения от одного организма к другому и ни в коем случае не могут создаваться вновь. А. Schimper утверждал, что пластида может возникнуть от пластиды же, и что

крахмал образуется только как продукт деятельности пластид. Вторая точка зрения принадлежала E. Belzung. Сущность суждений E. Belzung [361] заключалась в том, что зеленые пластиды вновь создаются в клетке из протоплазмы в известные моменты жизни растительного организма. Это показано им на ряде различных объектов. *«Возникновение зеленых пластид иногда бывает тесно связано с существованием крахмальных зерен. Никакой наследственной передачи зеленых пластид от организма к организму не требуется; они возникают свободно вновь и вновь из протоплазмы и развиваются на основе вещества крахмальных зерен. Сознавая, что в воззрениях E. Belzung все же есть какое-то зерно истины, мы (В.Г. Александров, М.С. Яковлев, Л.В. Климочкина – расшифровка автора) однако еще не можем всецело присоединиться к мнению этого исследователя. Вообще вопрос о происхождении пластид в растениях еще очень темен, судя по утверждению такого авторитетного цитолога как Sharp-Jaretsky [381]. И все же в течение нашей исследовательской деятельности мы столкнулись с рядом фактов, как будто бы говорящих в пользу, если не целиком, то, по крайней мере, частичного возникновения крахмала непосредственно из протоплазмы, минуя пластиды»* [165, с. 153]. Одним из выводов этой работы [165] стало заключение, что в органах, где отлагаются запасные вещества в виде белка или крахмала, отложения этих веществ пластидами могут быть обратимыми или необратимыми. В последних случаях происходит соответствующее белковое или крахмалистое перерождение вещества пластиды. В 3-ем издании своего учебника [189, с. 39] В.Г. пишет, что один род пластид может превращаться в другой, и что вопрос о происхождении пластид в растительной клетке отнюдь не может считаться окончательно решенным. Среди нескольких предположений на этот счет наиболее приемлемыми В.Г. признаются два взгляда: а) пластиды возникают из так называемых хондриосом (хондриосомами называются мелкие тельца в виде зернышек и пр., всегда обнаруживаемые в клетке); б) пластиды образуются из очень мелких обособившихся в протоплазме зернистых образований, называемых пропластидами. Состав, структура и пути возникновения хондриосом, а тем более пропластид, в те времена еще были не выяснены из-за исключительной их мелкости. В статье 1950 г. посвященной этому же вопросу [175], В.Г. делает заключение, что теория A. Schimper о так называемой «индивидуальности пластид» приводимыми В.Г. фактами не подтвердилась. В 4-ом издании учебника [216, с. 38] В.Г. в главе «Растительная клетка» (написанной заново А.Е. Васильевым) в § 6 «Пластиды»

отмечается, что «единой точки зрения по вопросу происхождения и развития пластид пока не существует. Известно, что в молодых, эмбриональных клетках дифференцированных хлоропластов нет. Вместо них имеются, так называемые, пропластиды. Это очень мелкие (доли микрона) тельца, находящиеся на грани разрешающей способности светового микроскопа. Первоначально они имеют амебоидную форму, отграничены от цитоплазмы двойной мембраной и не содержат на внутренних мембранах хлорофилла. Существует несколько гипотез относительно образования гран внутри пропластид. Все эти гипотезы исходят из принципа непрерывности пластид и отрицают их происхождение из других органоидов протопласта и, прежде всего, из цитоплазмы».

В ноябре 2005 г. в лаборатории анатомии БИН сделала очень интересный доклад сотрудница группы палинологии доктор биологических наук Н.И. Габараева. Она, с точки зрения коллоидной химии, показала, как могут организовываться в растительных клетках многие структуры в зависимости от степени обводненности матрикса. Основываясь на этом, но боясь навлечь осуждение коллег, могу сказать, что я в своем материале уже давно видела структуры, которые можно было бы трактовать как самосборку пластид (в зимующих почках липы). Хочу отметить, однако, что данное явление, вероятно, бывает очень редко и при определенных условиях состояния организма. Затронутый вопрос ждет своего дальнейшего развития и решения.

На мой взгляд, интересна небольшая работа о новом типе водоносных клеток, написанная в 1926 г. [40]. Среди палисадных клеток обычного типа встречаются более или менее часто в зависимости от высоты расположения листа на стебле, клетки, резко выделяющиеся своей величиной и характером пластид. Когда эти клетки выражены хорошо, то они отличаются от палисадных клеток несколько более толстыми стенками и редуцированными пластидами. Наблюдается тесная связь их с жилками: они непосредственно примыкают к паренхимной обкладке. На основании своих исследований В.Г. приходит к выводу, что водоносные клетки с жилками составляют единый анатомический комплекс – водоносную ткань. Такие комплексы встречаются в основном в верхних ярусах растений, выросших в жаркое и сухое время года. Вообще, водоносная ткань свойственна только ксерофитам, в особенности суккулентам. Водоносные клетки, контактирующие с подустьичной полостью, энергично тянут воду из жилок и легко отдают воду в подустьичную полость. Под сильным напором паров воды закрытые устьица, открываются и дают возмож-

ность проникнуть внутрь ткани листа углекислоте. Следующий вывод В.Г.: водоносные клетки листа должны рассматриваться не только как клетки запасующие воду, но так же и как конечный пункт непрерывного водного тока в растении, и как приспособление, повышающее ассимиляционную способность листа. Листья с таким строением, будучи сорванными, быстро завядают. В.Г. отмечает, что разработанная им конструкция листьев не есть единственное приспособление для успешной ассимиляции. Природа многообразна.

По моим наблюдениям, водоносные клетки описываемого типа встречаются часто с адаксиальной стороны листа и контактируют они действительно с ксилемными элементами. Я столкнулась с такими клетками при изучении слизеобразующих клеток в адаксиальной эпидерме листьев двудольных растений (большинство из изученных видов гипостоматные). Согласно литературным данным, многие из изученных видов обладают высокой кутикулярной транспирацией, которая осуществляется клетками адаксиальной эпидермы [263, 264, 334, 354, 360, 383]. Над пучком у многих видов слизеобразующие клетки отсутствуют [345, 351], и тогда под эпидермой находятся описанные В.Г. водоносные клетки. В свое время я только отметила наличие водоносных клеток, не придав этому явлению особого значения. Возможно, пересмотр материала с новых позиций, даст возможность объяснить наличие слизеобразующих клеток в адаксиальной эпидерме преимущественно у древесных растений, относящихся по классификации Ю.В. Гамалея к симпластным растениям [281]. Действительно, отмечая транспортные потоки в листовых пластинках симпластных растений, он изображает именно такие пути разгрузки ксилемы, которые предполагаем мы для изучаемых видов со слизеобразующими клетками. Как показали наши исследования, слизеобразующие клетки соединены между собой плазмодесмами в области сосредоточения цитоплазмы, и составляют вместе с водоносными клетками и сосудистой системой единую систему.

Одной из разновидностей водоносных клеток являются гидроциты. Первая работа, в которой упоминаются гидроциты, появилась в 1946 г. [162]. В этой работе, выполненной совместно с Н.В. Первухиной, описываются особенности строения плодов зонтичных. В ней в частности говорится, что клетки мезокарпия имеют весьма характерные утолщения на оболочках. В работе отмечается, что в деталях рисунок утолщений у разных видов различен. К сожалению, термин гидроцит не был мною обнаружен ни в одной имеющейся у меня под руками сводке, даже в кни-

ге G. Haberlandt [369], на которую авторы ссылаются в статье. Насколько мне представляется, термин гидроциты чаще употребляется в отечественных изданиях. E. Werker [384] такие клетки называет трахеидальными.

Авторы [162] отмечают, что гидроциты довольно широко распространены среди высших и низших растений. Гидроцитные клетки имеются у представителей разных семейств в разных органах и тканях. Действительно, это так. Согласно имеющимся в настоящее время в литературе сведениям, гидроциты обнаруживаются в перикарпии (экзокарпий и мезокарпий) у многих представителей *Urticaceae* [299, 300, 359], *Moraceae* [312], *Lamiaceae* [364, 377], *Asteraceae* [166, 171, 308]. Гидроцитные клетки находятся в эндокарпии у *Brassicaceae* [372, 373] и *Plantaginaceae* (собственные неопубликованные данные). При выполнении проекта РФФИ № 04-04-48758 «Система подрода *Esula* рода *Euphorbia* и обзор его секции *Tulocarpa*» (рук. Д.В. Гельтман) гидроциты обнаружены в мезотесте у видов *Euphorbia*. Вторичные утолщения, расположенные на очень тонких первичных стенках у разных видов имеют различную конфигурацию. Во вторичных утолщениях *Euphorbia falcata* и *E. virgata* имеются мелкие электронно-прозрачные участки преимущественно прямоугольной формы, предположительно места отложения оксалата кальция. У четырех из пяти изученных мною видов *Euphorbia* гидроциты заполнены сферокристаллами (собственные неопубликованные данные). К гидроцитам относятся и клетки так называемого «бахромчатого слоя» (эндотегмен) у представителей рода *Alcea* [275]. Клетки этого слоя на поперечных срезах тонкостенные с сильно развитой сетью утолщений, отходящих от внутренних периклиналиных стенок. Слишком тонкие первичные клеточные стенки, с одной стороны, и сильно развитые разветвленные их утолщения, с другой стороны, способствуют разрыву первичной клеточной стенки. Клетки бахромчатого слоя вкупе с крупными межклетниками мезотегмена, вероятно, представляют собой систему, обеспечивающую жизнеспособность эндосперма и зародыша. Эти клетки, с одной стороны, поддерживают водонепроницаемый и, вероятно, газонепроницаемый слой мальпигиевых клеток (виды рода *Alcea* относятся к твердосемянным), а с другой стороны, имея сеть межклетников, создают пространство, заполненное воздухом [275]. Гидроциты имеются и в эндокарпии *Viscum album* [349]. К гидроцитам, вероятно, можно отнести и фиброзный слой пыльников [195]. Наконец, гидроциты развиваются в каллусах во время укоренения черенков или у привоев [189]. Речь о регенерации пойдет ниже.

Гидроциты, по Александрову и Первухиной [162], образуются преимущественно там, где бывает необходимо накопление воды в связи с различными потребностями водного режима растительного организма. Они часто сообщаются с сосудами. Виды рода *Prangos*, произрастающие в сухих местах, могут прорасти и при отсутствии дождей, поглощая гидроцитными клетками воду в парообразном состоянии. Виды же рода *Ferula*, гидроцитных клеток в своих покровах не имеют, их прорастание могло происходить лишь при хорошем увлажнении почвы. В разных случаях функция гидроцитных клеток все же может немного видоизменяться. Так у *Urtica dioica* два наружных слоя перикарпия, состоящие из слизеобразующих и гидроцитных клеток, образуют по нашему мнению систему, обеспечивающую относительное постоянство влажности внутри плода [359]. Действительно по гидроцитам экзокарпия с целлюлозно-пектиновыми утолщениями [300] и гидроцитам субэпидермального слоя (мезокарпия) происходит перемещение влаги по периметру перикарпия. Субэпидермальный слой гидроцитов связан с проводящими пучками, расположенными в ребрах плода. В отличие от семян сложного цветка поглощение или выделение влаги, скорее всего, осуществляется через гидроциты экзокарпия. Слизеобразующие клетки крапивных, препятствуют спонтанному испарению воды из гидроцитов субэпидермы. Они способны обратимо набухать: о такой возможности и связанной с ней способностью изменять размеры клеток свидетельствуют их тонкие извитые антиклинальные стенки. Мы полагаем, что такая система клеток выработалась в связи с физиологическими особенностями плодов крапивы, имеющих, по данным М.Г. Николаевой с соавторами [318], обязательный период покоя после созревания (3–5 мес.) и способность к прорастанию в течение нескольких сезонов.

Писал В.Г. и о связи гидроцитов со слизеобразующими («ослизняющимися») клетками. В семянках сложного цветка трибы *Anthemideae*, согласно исследованиям В.Г. Александрова и М.И. Савченко [171], имеется комбинация слизеобразующих и гидроцитных клеток. У видов произрастающих в условиях сильно напряженного водоснабжения, по В.Г. Александрову и М.И. Савченко, относительно рано наступает разобщение развивающейся и созревающей семянки от материнского растения, вследствие чего происходит нарушение целостности водопроводящей системы, идущей из плодоножки в семянку. Изоляция семянок от материнского растения сопровождается выработкой на поверхности семянок специальных приспособлений для поглоще-

ния воды из запасов ее из атмосферы и росы, выпадающей по утрам в засушливых местах, а также аппарата для проведения поглощенной воды к сосудисто-волокнистым пучкам. «Ослизняющиеся» клетки перикарпия семян поглощают воду (механизм действия этих клеток будет обсужден ниже), а дальнейшее ее проведение к сосудистым пучкам осуществляется системой гидроцитных клеток, тяготеющих к сосудисто-волокнистым пучкам семязки. Сочетание слизеобразующих клеток с гидроцитными обнаружено нами у представителей таких родов как *Urtica* [359], *Viscum* [349], *Euphorbia*. У *Viscum album* гидроцитные клетки (спиральные сосуды) располагаются под висциновым слоем, состоящим из слизеобразующих клеток.

Особо следует отметить, что клеточные стенки гидроцитных клеток по В.Г. Александрову и М.И. Савченко [171] состоят из целлюлозы и всегда неодревесневшие. Как показали наши исследования, клеточные стенки этих клеток пропитаны аморфными соединениями кремния (полимерами кремниевой кислоты) [346].

Таким образом, суммируя все сказанное про гидроциты, можно заключить, что функция гидроцитных клеток, несмотря на их тяготение к проведению воды, может видоизменяться. У зонтичных гидроциты, поглощая воду, способствуют прорастанию семян; у сложноцветных – они участвуют в дозревании семян, обеспечивая их водой; у крапивных гидроцитные клетки в совокупности со слизеобразующими регулируют влажность внутри плода во время периода покоя; у мальвовых, относящихся к твердосемянным видам – участвуют в поддержании жизнеспособности эндосперма и зародыша.

Особое внимание В.Г. уделяет вопросу ослизнения клеточных оболочек, в связи с тем, что это явление широко распространено и имеет большое биологическое значение [189, с. 113]. Наиболее интересными примерами «ослизнения» клеточных оболочек, как с анатомической, так и с биологической точек зрения, он считает «ослизнение» семян сложноцветных, произрастающих в пустынных местностях [166]. Поверхность семян пустынных видов ромашек наряду с обычными клетками покрыта рядами очень крупных чешуек. Если такую семянку положить в воду, то она скоро разбухнет и вся семянка покроется густым слизевым футляром. Чешуйчатые клетки имеют довольно сложную структуру. Они целиком заполнены складками, состоящими из целлюлозы. На продольных срезах хорошо заметно, что каждая складка целлюлозного вещества примыкает к оболочке, подстилающей «ослизняющиеся» клетки. В капле воды целлюлозные складки каждой клетки сильно разбухают и разрывают по-

крывающую их общую клеточную стенку, распрямляются и превращаются в образования, сильно напоминающие волоски. Вещество каждой складки не только разбухает, но еще расслаивается на многочисленные нити. Свободные концы развернувшихся нитей несколько раз расщепляются вдоль, причем сильно утончившиеся вследствие этого концы распадаются на мелкие зернышки. Расщепление же нитей и особенно распад их на мелкие зернышки приводит к образованию клейстероподобного вещества, растворимого в воде с образованием клейкой слизи. «Ослизнение» у изученных видов ромашек, по В.Г. Александрову и М.И. Савченко, происходит в результате взаимоотношений между условиями среды и волосками, чешуйками и др. находящимися на поверхности репродуктивных органов. Благодаря «ослизняющимся» клеткам, семянки пустынных ромашек после случайного дождя или росы слипаются в более или менее тяжелые комки, которые падают на землю в пределах произрастания материнского растения. Слизистый комочек прилипает к почве. Покрытый слизью участок почвы высыхает значительно медленнее, чем открытые места. В этом ограниченном трудно усыхающей слизью пространстве семянки прорастают и могут сравнительно легко укорениться, давая начало новому растительному индивидууму. Тяжелые слизистые комки семян не приспособлены к переносу на дальние расстояния. «Ослизнение», по В.Г. Александрову и М.И. Савченко, в данном случае есть приспособление, выработанное для удержания вновь образовавшихся особей внутри ассоциации данного вида. Поэтому сообщества пустынных растений нередко бывают очень однородными, состоящими из одного или очень малого количества видов, биологически сходных друг с другом.

По данным В.Г., «ослизнение» оболочек растительных клеток не идет у разных организмов по одному и тому же типу. По их мнению «ослизнение» может осуществляться не только в результате «слизистого перерождения» или клеточной оболочки (деятельность гидролитических ферментов), или содержимого клетки (чаще всего – крахмала), но и в природе происходит «ослизнение» патологического характера, обусловленное деятельностью специальных бактерий. Пример последнего – выделение слизи на побегах плодовых, в особенности вишневых деревьев, слизистое или гуммозное истечение, образование хорошо известного «вишневого клея». Нормально чаще всего «ослизнение» происходит у клеток семян и плодов. Так в семенах царградских рожков и гледичии слизистое вещество отлагается в качестве запасного, используемого при прорастании. Слизь, об-

*разующаяся на семенах омелы, очень липкая, приклеивая семена к ногам и клювам птиц, является хорошим приспособлением для распространения семян орнитохорным способом. В зависимости от биологического предназначения слизь бывает то липкой, то лишенной этого свойства. Например, в плодах белокрыльника (*Calla palustris*) ко времени созревания образуется слизь, выделяющаяся при намачивании зрелых початков в воде объемистыми массами прозрачного бесцветного вещества. Повидимому, эта слизь, слабо растворяясь в воде, увеличивая объем плодов и усиливая плавучесть их, способствует распространению плодов с семенами по воде. На рыльцах злаков в ряде мест их поверхности происходит слизистое перерождение клеточных оболочек, в результате чего образуются участки, легко растворимые под воздействием выделений пыльцевых трубок. Через такие легко растворимые участки из ослизненных клеток пыльцевые трубки проникают в ткани рыльца и столбика» [189, с. 118].*

Описанные выше чешуеподобные («ослизняющиеся») клетки часто встречаются на поверхности семян у представителей рода полынь – *Artemisia* [166, 297, 358, 365, 376]. С точки зрения современных представлений о строении слизевых клеток термин ослизняющиеся клетки неправомерен [345, 349–351, 353–355]. В.Г. Александровым и М.И. Савченко почти точно описано строение слизеобразующих клеток на поверхности семян пустынных ромашек. Нами с применением просвечивающего электронного микроскопа (ТЭМ) удалось уточнить строение такого типа клеток на представителях р. *Artemisia* и высказать свой взгляд на функционирование данных образований [358]. На поперечных и продольных срезах слизесодержащие клетки отличаются от основных клеток экзокарпия разбухшими электронно-прозрачными наружными клеточными стенками, в которых отсутствуют соединения кремния. Складки целлюлозного вещества разделены между собой тонкими клеточными стенками. Полости таких клеток заполнены слизью, в которую погружены подковообразно изогнутые тяжи, состоящие из целлюлозного вещества. Подковообразная структура изогнутой частью обращена к наружной тангентальной клеточной стенке, а концами упирается во внутреннюю тангентальную. Тяжи состоят из сдвоенных мембран, упакованных в столбики. Сдвоенные мембраны, составляющие тяжи, являются парными, причем каждая отдельная мембрана сложена из более коротких мембран, которые в виде черепицы налегают друг на друга. Клетки с подковообразно изогнутыми тяжами (складки

целлюлозного вещества) никогда не бывают одиночными, а образуют комплексы. Количество слизесодержащих клеток, входящих в комплекс может быть 4–5 и более. Комплексы вытянуты вдоль оси семянки. С поверхности они возвышаются над основными, не содержащими слизи, клетками и имеют вид плотно прижатых друг к другу костяшек с выпуклой поверхностью. Слизевой комплекс снаружи имеет общую, состоящую из рыхло расположенных волокон, оболочку, которая, вероятно, принадлежит материнской клетке. Внутренняя тангентальная стенка слизевого комплекса электронно-плотная и в 4–5 раз тоньше наружной.

При поступлении воды в клетку через рыхлую наружную клеточную стенку столбики распрямляются. Их парно сложенные мембраны можно рассматривать как капилляры, по которым быстро всасывается вода. Парные мембраны раздуваются и раздвигаются благодаря подвижности более коротких, слагающих их мембран. Короткие мембраны ориентируются под углом друг к другу и постепенно вся конструкция распадается на части. Вся эта система действует очень быстро. Разработанная нами схема процесса [358], согласуется с данными авторов, которые отмечают, что при смачивании водой, самый внешний слой оболочки не ослизняется, а прорывается разбуханием лежащих под ним слоев [166, 235]. Слизь же находящаяся в каждой клеточке и содержащая соединения кремния, скорее, всего и служит для прикрепления семянок к почве [350]. То, что слизь служит только для прикрепления семян к субстрату, рядом экспериментов установил М. Grubert [367].

Относительно того, что слизь бывает то липкой, то лишенной этого свойства, могу высказать собственное мнение. В слизи часто содержатся соединения кремния в разной форме [346, 357]. Именно в аморфном состоянии соединения кремния имеют клеящие свойства (типа жидкого стекла) [346]. У омелы в слизи, находящейся в экзокарпии также имеются соединения кремния в аморфном состоянии [349] и именно при помощи этого слоя семена приклеиваются к ветке растения-хозяина после прохождения через кишечный тракт птиц (349).

К истинному ослизнению, по нашему мнению, можно отнести перерождение клеточных оболочек внутренних клеток экзокарпии *Viscum album*. Это перерождение, вероятно, происходит при помощи ферментов. В описанных выше случаях, происходит разбухание от воды клеточных стенок, не пропитанных кремнием, и в дальнейшем их разрыв под действием содержимого клеток.

Работы по регенерации. В.Г. Александровым были проведены исследования структурных процессов, происходящих в черенках различных оранжерейных растений при их укоренении. В этих исследованиях обращалось особое внимание на то, что происходит в каллусе черенков [152, 189]. Ткань каллуса, как отмечает В.Г., в смысле образовательной способности весьма многогранна (тотипотентна) и при этом содержит в себе вещества, необходимые для начального развития возникающих органов, пока они еще не связаны с проводящими тканями черенка специально сформировавшейся проводящей тканью или не начали жить самостоятельно. Согласно исследованиям В.Г., оказалось, что первыми в каллусах формируются элементы сосудистой системы: трахеиды, а около них, кнаружи, т.е. в сторону первичной коры, ситовидные трубки. Трахеиды принадлежат к широко распространенному типу водоносных элементов, называемых гидроцитами. Гидроциты каллуса отличаются от водоносных элементов других систем тем, что в них сравнительно долго сохраняются клеточные ядра, хотя утолщения оболочек их одревесневают. Интересно, что при выполнении проекта РФФИ № 04-04-49417 «Белоксодержащие пластиды: их классификация, распределение, значение для диагностики и филогении» (рук. О.В. Яковлева) мы столкнулись с тем, что листья видов, имеющих белоксодержащие пластиды в паренхимных клетках именно ксилемной группы довольно легко образуют корни. Что происходит с этими пластидами и вообще в клетках при регенерации корней, мы пока не знаем. Однако еще В.Г. показал, что от первичной коры каллус отделен слоем кристаллоносной паренхимы [189, с. 253]. Для этих клеток характерно «погружение» ядра в массу вещества кристаллического оксалата кальция. Это явление В.Г. рассматривал как процесс выведения ядра из жизненного цикла клетки [189, с. 31]. Однако позже, в работе М.И. Савченко и Г.А. Комар [327] говорится, что, несмотря на кристаллизацию ядра и полное его разрушение, протопласт клетки долго сохраняет свои жизненные функции. Вопрос о способности растений к регенерации очень интересен и требует своей дальнейшей разработки.

В связи с вышесказанным, меня заинтересовал ряд работ В.Г., посвященных изучению поведения оксалата кальция в растениях [7, 22, 24]. В.Г. с сотрудниками обнаружили, что в разных органах и тканях оксалат кальция может откладываться в разных формах. Этими исследованиями удалось выяснить, что оксалаты не являются отбросами растений, как это считалось ранее, а принимают активное участие в метаболизме растений.

Оксалат кальция может накапливаться и растворяться. Кристаллы могут накапливаться в особых клетках – идиобластах и в клетках ассимиляционной паренхимы [24]. Было установлено, что в ассимиляционных клетках с кристаллами оксалата кальция пластиды значительно мельче, чем в клетках этого же типа без кристаллов (мне довелось видеть такое явление в листьях некоторых представителей сем. *Malvaceae*, но в этом случае кристалл оксалата кальция был отложен в периплазматическом пространстве). По В.Г. Александрову и М.А. Шанидзе в пластидах клеток с оксалатом кальция накапливается значительно меньше крахмала, но он и быстрее расходуется, чем в соседних без кристаллов. Особенно усиленно кристаллы оксалата кальция растворяются во время начала созревания плодов. Оксалат кальция может растворяться в воде и в концентрированных растворах селитры. Растворение в воде можно усилить, повышая температуру до 30–35 °С или добавлением слабого раствора щавелевой кислоты. Авторы (В.Г. Александров и М.А. Шанидзе) пришли к выводу, что кристаллы оксалата кальция, образующиеся в растении, не состоят из чистой соли, а содержат, по видимому, какие-то другие вещества, возможно, органического характера. Особый фермент (по мнению авторов), растворяющий кристаллы оксалата кальция в растении, по-видимому, отсутствует. По их мнению, достаточно изменить физико-химические условия клеточной среды, дабы кристалл в растительной клетке растворился. Растворитель кристаллов в растении – вода. Группы клеток, содержащие оксалат кальция, часто располагаются по бокам проводящей системы. У виноградной лозы [26] и в черешках липы, например, кристаллы откладываются со стороны флоэмы. Обращает внимание лишь то, что не все клетки в кристаллоносной ткани одинаковы. Некоторые клетки, размещенные среди кристаллоносных, выделяются своими относительно большими размерами и хорошо выраженными порами и иногда содержат крахмал. У *Amaranthus retroflexus*, *Atriplex laciniatum* кристаллы также располагаются вдоль жилок, но не отмечено у какого типа элементов (сосудов или флоэмы) [106, 189]. Я со своей стороны встречала отложения кристаллов оксалата кальция на окончаниях жилок и преимущественно в районе ксилемных элементов. Все приведенные примеры говорят о значительной роли оксалата кальция в метаболизме растительных организмов. Особого внимания заслуживает, по моему мнению, расположение кристаллов оксалата кальция вдоль жилок, а так же возможность их растворения водой или селитрой. Известно, что некоторые растения содержат в кси-

лемном соке нитраты [363], в частности виноград. Я полагаю, что динамичное состояние оксалата кальция может регулировать поступление нитратов в растения.

Исследование опийных маков проведено совместно с О.Г. Александровой [81]. Я хочу остановиться на этой работе в связи с тем, что мне иногда приходится рецензировать и редактировать работы для журнала «Растительные ресурсы». Мне, в частности, пришлось иметь дело со статьей, в которой описывалось морфолого-анатомическое строение вегетативных органов двух алкалоидоносных видов *Papaver*. Если сравнить эти работы, то первая (В.Г. и О.Г.) подробная, тщательно проработана, сделаны оригинальные выводы. Вторая написана небрежно, из нее не понять, есть ли алкалоиды в листьях и где содержатся алкалоиды в корневищах: в сосудах или млечниках. В статье указывается, что алкалоиды у обоих видов мака локализируются в млечниках, однако в разделе результаты отмечено, что алкалоиды у мака горного находятся в клетках мезофилла листьев. Вот бы этим горе-авторам поучиться у В.Г. и О.Г. тщательно исследования!

Из отчета лаборатории за 1956 г. видно, что В.Г. Александровым и А.В. Добротворской подготовлена к печати рукопись книги «Краткая органография цветка покрытосеменных растений» со 127, в большинстве оригинальными, иллюстрациями, общим объемом 8 печатных листов. В архиве БИН обнаружено только 84 страницы этого труда, озаглавленного «Органография цветка покрытосеменных растений» [192]. В семейном архиве имеется копия письма в издательство «Советская наука» с просьбой включить эту рукопись в план издания. Однако работа так и не была опубликована.

В архиве БИН хранится также рукопись книги В.Г. Александрова и А.В. Добротворской «Введение в морфологию цветка покрытосеменных растений», датированная 1962 годом [211], с 302 страницами текста и 245 рисунками (так же не увидевшая свет). В работе представлены в основном оригинальные данные. Вероятно, предполагалась дальнейшая работа над книгой, так как описи рисунков не обнаружено. В Приложении 1 приводятся некоторые главы и оригинальные рисунки из обнаруженной неопубликованной книги.

Одна из последних работ В.Г. [213] посвящена особенностям организации бутонов цветковых растений. В ней особое внимание уделено значению при развитии бутонов различным эпидермальным выростам в виде сосочков или волосков. Авторы отмечают, что создается вполне отчетливое представление о

большем биологическом значении трихом в процессе развития частей цветка, чем им обычно приписывается. Трихомы и волоски, о которых речь идет в статье, часто сосредоточиваются на кончиках брактеей и лепестков. На кончиках брактеей и лепестков трихомы и волоски противоположных членов бутона переплетаются, образуя своеобразные пробки, замыкающие сверху возникшие таким путем полости бутонов, где происходит развитие споронных элементов цветка. По мнению авторов, таким образом, получается «влажная камера», в которой создаются более благоприятные условия для развития споронных элементов цветка. В 1965 г., уже после смерти В.Г., вышла еще одна статья, посвященная роли волосков в развитии цветка [214]. В.Г. придавал очень большое значение наличию волосков и папилл не только на концах лепестков или чашелистиков, но и тем, которые покрывали завязь или цветочные бутоны снаружи. Вот что он говорит о функциональном значении подобных образований. *«Сущность физиологического взаимодействия трихомных образований с формирующимися частями цветка пока еще далеко не ясна, но постоянное присутствие трихом в бутонах и концентрация их в определенных местах бутона, для каждого вида растения характерная, убеждают в существенной роли трихом при дифференциации частей цветка. Активное участие трихом в физиологических процессах при формировании цветка вполне вероятно. Все части бутона жизнедеятельностью своих клеток то доставляют питательный материал для построения зачатков будущего цветка, то вырабатывают различные гормоны и стимуляторы, обуславливающие соответственное направление морфогенетических процессов. К числу клеток, специально вырабатывающих различные стимуляторы роста и развития, следует отнести и разнообразно построенные сосочки и волоски. Многие волоски выделяют летучие ароматические вещества, содержащие эфирные масла. Вполне возможно, что летучие вещества, выделяемые волосками, являются стимуляторами роста и развития зачатков цветка, обуславливая их дифференциацию в соответствующие органы. Эта проблема заслуживает внимания и разработки»* [214, с. 16]. Вот как заканчивают статью авторы: *«Настоящее сообщение, излагающее результаты анализа бутонов представителей весьма немногих семейств, предпринято с целью, поставить вопрос о значении трихомных образований в процессе развития цветка. Исследование, которое по существу своему можно считать предварительным, вскрыло ряд интересных, имеющих общее значение сторон*

развития бутонов, заслуживающих внимания и требующих более углубленной разработки» [214, с. 17].

При прочтении этих статей и текста рукописи книги, мне захотелось иметь больше конкретных примеров распространения папилл и волосков в бутонах, а не указания, что они широко распространены. Я предприняла небольшое самостоятельное исследование, используя данные, опубликованные в двух последних работах В.Г. Александрова и А.В. Добротворской [213, 214], и из главы неопубликованной книги (Приложение 1) [210], касающихся особенностей организации бутонов цветковых растений и роли волосков в развитии цветка. Оказалось, что волоски широко распространены в репродуктивных органах. Так, волоски встречаются у плодолистиков [289], интегументов [326], на сухих и влажных рыльцах [370, 371]. Рыльцевая поверхность плодолистиков простого типа покрыта сосочками и представляет собой края пластинки, которые смыкаются, формируя карпель. Двойственная природа гребня выявляется по его более или менее выраженной двухлопастной форме по краям. У представителей примитивных таксонов края пластинки прижаты друг к другу, но не срастаются; смыкание carpели достигается у них сцеплением выступающих сосочков [289]. Оказалось, что и не у всех растений микропиле представляет собой полый канал, у некоторых он заполнен более или менее вытянутыми клетками, волосками или сосочками [326]. Часть собранных мною данных отражена в таблице (см. Приложение 2). При сопоставлении полученных фактов оказалось, что волоски в плодолистиках в основном имеются у представителей семейств, стоящих в основании филогенетической системы А.Л. Тахтаджяна 1987 г. [329]. На рыльцевой поверхности или рыльце волоски и папиллы имеются у видов, у которых микропиле без папилл, и наоборот когда волоски и папиллы на рыльце отсутствуют, то они имеются в микропиле. Иногда встречаются исключения, но в этих случаях микропиле или зигзагообразное, или образуются плацентарные obturators, проникающие в микропиле, или имеется нуцеллярный колпачок. У некоторых из указанных видов в полости завязи обнаруживается слизь. Относительно этого явления написано в книге Н.В. Первухиной «Проблемы морфологии и биологии цветка» [320, с. 77]. *«Трудно ответить на вопрос о том, почему у некоторых покрытосеменных ко времени цветения завязь представляет собой резервуар со слизистой жидкостью, а у других этого не наблюдается... «Тем не менее, сам по себе факт наличия таких завязей, резервуаров со слизистой жидкостью, у ряда покрытосеменных,*

по-видимому, также может служить еще одним косвенным подтверждением предположения М.И. Голенкина о значении завязи покрытосеменных как влажной камеры, окончательно освободившей представителей этого отдела растений от зависимости от воды при процессах оплодотворения. Есть основания полагать, что формирование структур, играющих роль влажной камеры, вообще широко свойственно покрытосеменным. Так, например, околоцветник покрытосеменных, формируя на ранних этапах онтогенеза цветка замкнутую полость, создает, как это предполагали В.Г. Александров и А.В. Добротворская [213, с. 227], влажную камеру, в которой развиваются тычинки и плодолистики. Это предположение вполне вероятно» [320, с. 78].

Создание влажной камеры происходит, как выяснилось, и во время развития листа [356]. При формировании листьев видов *Egisa* растущая пластинка заворачивается не к апексу побега, а, наоборот, кнаружи в результате разрастания краевых клеток и клеток абаксиальной эпидермы. В результате образуется замкнутая полость, в результате плотного прилегания друг к другу краевых (маргинальных) клеток листового зачатка. В ТЭМ на поперечных срезах растущих листьев различима узкая щель между кутикулами. В это время развития листа клетки абаксиальной эпидермы меристематические и практически лишены кутикулы, устьица также отсутствуют. На более поздних стадиях на клетках абаксиальной эпидермы начинают развиваться волоски. На основных клетках эпидермы и растущих волосков формируется субкутикулярное пространство за счет гипертрофированного развития кутикулы. Развитие субкутикулярного пространства характерно для многих секреторных структур [276, 283, 292, 293, 374]. В субкутикулярном пространстве и замкнутой полости листа обнаруживаются вещества пектиновой природы и игольчатые кристаллы. Можно предположить, что клетки абаксиальной эпидермы изученных видов секретируют вещества пектиновой природы или простые сахара [276, 292, 374]. По мере роста листа *Egisa* в абаксиальной эпидерме происходит формирование устьиц и волосков, интенсивное отложение кутикулы, в результате чего образуется складчатый кутикулярный футляр, и начинается раскрытие замкнутой полости за счет разрастания краевых волосков. Анализируя полученные результаты можно сказать, на всем протяжении развития гипостоматных листьев видов рода *Egisa* обнаруживаются разные приспособления для защиты от излишней потери воды со стороны абаксиальной эпидермы. Замкнутую полость у молодых листьев видов *Egisa* можно рассматривать

как влажную камеру, аналогично той, которая развивается у бутонов цветковых растений [213]. Находящиеся в полости камеры вещества (слизь, сахара и соединения кремния) являются дополнительными средствами, предотвращающими потерю воды поверхностью, лишенной устьиц и кутикулы. В зрелом состоянии абаксиальная эпидерма изученных видов *Egica* и *Calluna* содержит устьица и волоски. Желобки, в которых располагаются устьица, отмечаются у многих ксерофитов [324, 362, 366]. Нередко в этих желобках сосредоточены трихомы. По мнению некоторых авторов, совокупность волосков служит для уменьшения циркуляции воздуха, замедляет устьичную транспирацию и задерживает внедрение воды в желобки [288, 362]. Все приведенные примеры говорят о широком распространении структур, играющих роль влажной камеры, не только в репродуктивной сфере, но и в вегетативной, немаловажную роль в этих образованиях играют волоски, которым в свое время В.Г. придавал большое значение.

Не все гладко проходило с опубликованием некоторых статей. Например, в домашнем архиве имеется отзыв А.Л. Тахтаджяна, датированный апрелем 1955 г., на статью В.Г. Александрова и А.В. Добротворской «О взаимоотношениях между тычинками, лепестками и природе так называемой тычиночной трубки в цветке мальвовых». В отзыве говорится, что авторы неправильно поставили задачу, ограничившись исследованием только представителей сем. Мальвовых, для выяснения морфологической природы тычинки цветка покрытосеменных растений. Указывается также, что нельзя решать вопросы сравнительной морфологии в полном отрыве от систематики. А.Л. пишет, что он «глубоко убежден в том, что исторический метод в морфологии растений может быть применен только в содружестве с систематикой и на основе систематики. К сожалению, этот принципиальный недостаток характерен не только для рецензируемой работы, но для очень многих морфологических работ последнего времени». «По этому поводу позволю себе заметить», – отмечает А.Л., – «если мы требуем от систематиков серьезной морфологической подготовки, то мы вправе требовать, чтобы и морфологи не были оторваны от систематики и не игнорировали ее». Имеются еще некоторые замечания. К положительным сторонам работы относятся тщательность изучения и описания оригинального материала и прекрасные рисунки, иллюстрирующие работу. Статья была опубликована в 1957 г. в Трудах БИН с измененным названием «О морфологической сущности тычинки, лепестков и так называемой тычиночной трубки в цветке мальвовых» [197].

Еще один пример. О статье «Об особенностях структуры листьев некоторых видов ив, произрастающих на Северо-Западе СССР» написанной совместно с Е.А. Мирославовым. По поводу этой статьи имеется письмо от 11 апреля 1961 г. адресованное Юдифь Львовне Цельникер. *«Многоуважаемая Юдифь Львовна! Получив Ваше письмо с возвратом нашей статьи по ивам, мы были крайне смущены. И не тем, что нашу статью вернули, а тем, что нам не удастся почтить память глубокоуважаемого Леонида Александровича (Иванова). Нас тоже в свою очередь растрогало то, как, по Вашему описанию, Леонид Александрович трогательно реагировал на присылку нашей статьи. По получении Вашего отправления мы энергично, поскольку позволяли наши очередные дела, взялись за разъяснение возникшего недоразумения. Достали работу В.Я. Добровлянского и сводку Солередера. Мы очень благодарны Владимиру Николаевичу Сукачеву на указание обстоятельной работы Добровлянского, которую мы внимательно прочитали и к своему глубочайшему удовлетворению убедились, что описания Добровлянского совершенно совпадают с представленными нами изображениями поперечных срезов листьев тех же самых видов ивы. Солередер ничего нового не дал, он использовал данные Добровлянского и только.*

У нас сохранилось несколько веток ивы черничной, которыми нас снабдил аспирант С.Я. Соколова Н.Е. Бульгин, в то же время преподаватель, человек серьезный, которому можно было доверять. Мы показали наши веточки А.А. Корчагину, которого в нашем институте считают специалистом по ивам, им обработаны ивы для флоры Ленинградской области. Он признал наши веточки, несомненно, принадлежащими иве черничной. Затем бывший ассистент В.Н. Сукачева, Акимов Петр Александрович, при участии которого производилась организация питомника ив в Лесном институте, тоже подтверждает наличие среди насаждений питомника ивы черничной и правильность полученного нами материала (это – со слов Бульгина).

Таким образом, исследование вопроса с получением ивы черничной, убеждает нас, что мы в действительности имели дело с этим видом.

При ознакомлении со строением листьев ивы, меня, работавшего в свое время над ксероморфностью структуры листьев, заинтересовало противоречие с экологией обитания ив и ксерофитов южных районов и особенностями ксероморфности листовой структуры. Жизненные формы ив другие, чем у

ксерофитов засушливых областей, например, окрестностей Тбилиси.

Я согласен с Владимиром Николаевичем, что мое предположение об одинаковости транспирации у всех ив, не обосновано. Поэтому я его вычеркнул весьма охотно. Вообще всю статью я тщательно перечитал, несколько страниц (их и всего то – 8!), переделав, переписал. Думаю, что со стороны Владимира Николаевича теперь возражений не предвидится». В сборник статья не попала, так как он уже был сдан в издательство, но статья вышла в Ботаническом журнале в 1962 г. [209].

Не совсем понятна история с работами, посвященными изучению состояния зеленых пластид коры деревьев в зимний период [173, 176]. В.Г. Александров и М.И. Савченко обнаружили «существование своеобразного обратимого процесса агглютинации (слипания) хлоропластов, который можно рассматривать как приспособление к резким понижениям температуры. Летом хлоропласты клеток зеленых тканей полностью разделены друг от друга, к осени же они начинают слипаться друг с другом, образуя более или менее крупные группы – это и есть начало агглютинации их. Агглютинация заканчивается слиянием пластид в сплошные массы, располагающиеся по противоположным полюсам каждой клетки. Такое состояние агглютинированной пластидной массы – решающее: в это время происходит какой-то еще окончательно не выясненный взаимообмен между пластидной массой и клеточным ядром. Затем с наступлением более теплого времени начинается процесс дезагглютинации зеленой пластидной массы. Необходимо подчеркнуть, что при агглютинации пластид в одну сплошную массу индивидуальность отдельных пластид полностью теряется, а при дезагглютинации пластиды обособляются в совершенно другом распределении пластидного вещества, как бы вновь возникая. Агглютинацией достигается как бы перемешивание пластидного вещества клетки. В итоге этого процесса клетки зеленых тканей, пережив без вреда суровые условия зимы, опять готовы с наступлением весны к энергичному выполнению своих физиологических функций, будучи совершенно обновленными, помолодевшими. Омоложение растительных клеток – настолько большая биологическая проблема, что в нашей книге мы ее можем коснуться лишь в самых общих чертах» [189, с. 47]. После В.Г. Александрова и М.И. Савченко был выполнен ряд работ по изучению изменений пластид в разных климатических условиях. Это работы Д.М. Багирова [269, 270], Д.А. Табенцкого [328], В.Х. Тутаюк и Ю.М. Агаева [331, 332]. В 1962 г. вышла статья [208], в которой описывались сходные изме-

нения и в листьях некоторых вечнозеленых растений в условиях ленинградской зимы. А в апреле 1963 г. Джалал Багиров пишет в своем письме В.Г.: *«Василий Георгиевич, мне так хочется исследовать пластиды с люминисцентным и электронным микроскопами, но их у нас пока нет».*

На конференции по физиологии устойчивости растений, состоявшейся в Москве в 1959 г. было представлено два доклада на тему изменчивости пластид. Один из докладов был представлен Л.И. Джапаридзе и М.Н. Чрелашвили [339], которые сообщали об исследованиях, проведенных в Тбилисском институте ботаники. Оказалось, что у многих вечнозеленых листовых растений зимой происходят очень существенные деструктивные изменения в пластидном аппарате, часто приводящее даже к полному исчезновению пластид. Весной же нормальное состояние пластид восстанавливается. Авторы отмечают, что проведенное исследование указывает на отсутствие зимнего покоя у вечнозеленых растений. В докладе Е.К. Кардо-Сысоева [291] были представлены наблюдения за процессами, происходящими в клетках листа при искусственном замораживании и последующем отмораживании. В экспериментальных условиях по данным автора происходили почти такие же преобразования, которые наблюдаются в естественных условиях в осенне-весенний периоды.

Относительно этого вопроса в домашнем архиве сохранилось два письма, текст которых я приведу ниже.

Письмо от 13 апреля 1959 г. от Л.И. Джапаридзе: *«В марте удалось все же побывать в Москве, на конференции по физиологии стойкости растений. Из нашей лаборатории на этой конференции побывало 6 человек, хотя докладов мы выставили только 4. Я докладывал по поводу состояния пластид в течение зимовки в листьях 82 видов вечнозеленых растений. Все те процессы преобразования пластид, их агглютинации, а затем – восстановления пластидного аппарата – которые установлены и описаны Вами для коры, присущи также и вечнозеленым листьям. При этом, пожалуй, есть у листьев дополнительные и свои особенности. Так нередко встречаются случаи полнейшего исчезновения пластид и зернистости, и содержимое клетки представляется совершенно гомогенной равномерно окрашенное хлорофиллом. Весной еще до восстановления пластид, в таких клетках тоже начинает появляться крахмал. У ряда растений южного происхождения ясно видно, что растворение пластид происходит только у части клеток. Часть же соседних клеток сохраняет пластиды*

в течение всей зимы. Поэтому получается, что в следующее лето в листе имеются совершенно различные пластиды: одни старые, оставшиеся с прошлого лета и другие – молодые, возникшие только ближайшей весной. Надо думать, что их деятельность так же будет несколько различной. Возможно, что «омоложение» пластид в листе происходит с известной определенностью и в последующую осень наступит очередь раствориться старым, т.е. перезимовавшим пластидам. Нам удалось показать, что зимний фотосинтез осуществляется только сохранившимися пластидами и что рассеянный по плазме хлорофилл в фотосинтезе не участвует. Удалось так же убедиться в том, что такой хлорофилл не имеет той прочной связи с белком, которая у него была, пока он сидел в пластиде. Это понятно. Но вместе с тем, у него намного возросла устойчивость против выцветания, что, по-видимому, помогает держаться зимою.

На конференции Ваш сотрудник В.Я. Александров выступил по поводу доклада Кардо-Сысоева и категорически отрицал всякую возможность обратимых преобразований пластид: я, – мол, очень давно разглядываю клетку, но никогда никаких подобных изменений не видел. Мне кажется, что совершенно зря он сделал такое заявление».

Ответ В.Г. Александрова на это письмо от 18 апреля 1959 г.: «Я очень рад, что вы занялись пластидами. Агглютинация в ряде жизненных обстоятельств растений, несомненно, существует. В коре деревьев мы исследовали не только фиксированный в парах спирта материал, но и живой. Дезагглютинация тоже есть. Ведь при делении ядра процесс начинается от состояния «покоящегося» кончаясь покоящимся через все структурные изменения, происходящие с хромосомами. Это тоже по существу обратимый процесс. Почему же с пластидами не может происходить процесса перехода в подобное, но не тождественное, а несколько новое, обуславливающее омоложение, состояние.

Я показывал письмо Коновалову и Навашину. Ведь мой одноклассник (Александров В.Я.) – он гистолог животных, выдвинулся, предполагают, благодаря участию с Насоновым (Д.Н.). По выражению Навашина, он и пластид как следует, не видел. Апломба нахального в нем много. Мы не знаем, как от него отвязаться. В БИН он попал, во всяком случае, не по моей инициативе и не моими стараниями. Для меня он ни в какой мере не авторитет. ... Меня коробит от того, что вы его называете моим сотрудником. Общего у меня с ним – только общая неприязнь».

Как я сейчас понимаю, проблема по обновлению пластид в описываемые времена дошла до своей критической точки, когда существовавшими методами было сделано все возможное и решение данного вопроса остановилось. Несмотря на это, В.Г. Александров отмечал, что *«процесс агглютинации пластид хлорофилло-содержащих клеток протекает часто в значительно более сложных формах, чем это описано. Мы наметили лишь отдельные этапы общего характера»* [189, с. 51].

Тем не менее работы по обновлению хлоропластов у современников не получили признание, вызвали целый ряд возражений и в результате были преданы забвению.

С появлением в нашей лаборатории просвечивающего электронного микроскопа и с развитием методов электронной микроскопии появилась возможность более детально исследовать процессы, происходящие в растительных клетках в годичном цикле. Под руководством Е.А. Мирославова в период с 1984 по 1999 г. выполнено три кандидатские диссертации (Наумова Л.В., Алексеева О.А. и Котева Н.К.), в которых изучались механизмы устойчивости и адаптации растений при естественной смене сезонов года. Особый интерес представлял период зимнего покоя в связи с проблемой морозоустойчивости на уровне клетки. Изучались клетки коры амурского бархата, а также листьев вечнозеленых растений (тиса и сосны). Только с применением просвечивающего электронного микроскопа и количественного метода удалось установить, что в течение годичного цикла происходят весьма существенные изменения в клетках, в общих чертах с применением только светового микроскопа описанные В.Г. Александровым с соавторами и его учениками в период с 1950 по 1959 г. Выяснилось, что сначала осенью хлоропласты делятся, и их число увеличивается. Затем они сливаются (по две-три пластиды). Весной часть пластид разрушается. Это дает основание полагать, что в течение жизненного цикла клетки происходит, по крайней мере, частичное обновление хлоропластов [298, 314, 315].

Создание учебника по анатомии растений

В 1933 г. в период работы в ВИР вышел из печати учебник Василия Георгиевича по анатомии растений (фото 11). В учебнике [86] в основном содержались только результаты исследований самого В.Г. и его сотрудников и учеников. Учебник был переиздан в 1937 г. [106], 1954 и 1966 гг. [189, 216]. В 1933 г., когда вы-

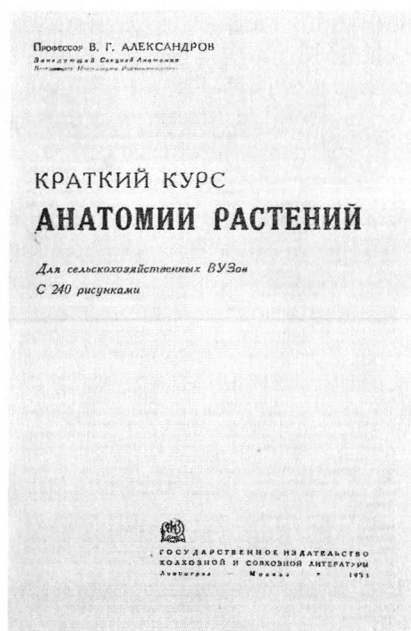
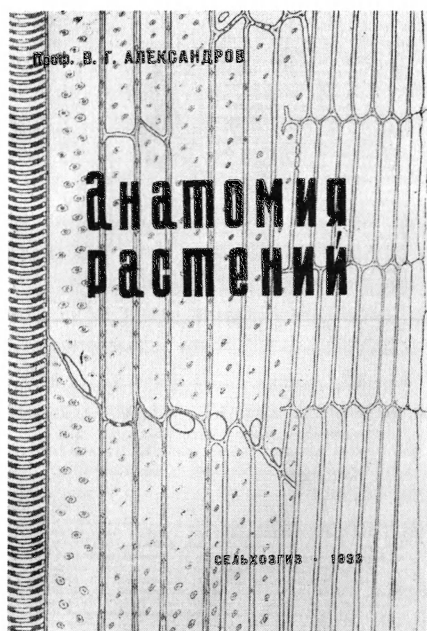


Фото 11. Обложка и титул первого издания учебника В.Г. Александрова.
Публикуется впервые

шло первое издание, учебник был практически единственным среди отечественной литературы этого профиля (до него существовало три учебника И.П. Бородина, В.И. Палладина и Л.И. Иванова). При переиздании учебник каждый раз критически пересматривался и пополнялся новыми данными. Все многочисленные рисунки, которыми иллюстрированы издания, выполнены учениками В.Г. Александрова.

В 1938 г. учебник был переведен на украинский язык [122], а в 1961 г. первая часть учебника даже была переведена на китайский язык и издана в Китае [204].

По воспоминаниям М.И. Савченко, первый вариант книги В.Г. был довольно слабым, со многими ошибками. В ВИР по этому поводу на Ученом совете была большая дискуссия. Из предисловия к изданию за 1937 г. [106] можно узнать, что его друг и ученик Л.И. Джапаридзе организовал специальную бригаду по просмотру книги и прислал В.Г. ценный и обильный материал критических замечаний. В домашнем архиве сохранился один экземпляр первого издания с вклейками, содержащими множество исправлений, замечаний и рекомендаций, сделан-

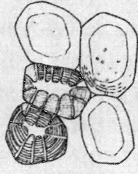


Рис. 12. Каменистые клетки ябл. Сильно увелич. с оболочкой, содержащей в системе разрастания...

так наз. пергаментный слой в створках плода дурных сортов горька, сначала довольно нежным и дает реакцию на целлюлозу и на древесину. Постепенно реакция на целлюлозу ослабевает и у яблок зрелого бока горька у яблок пергаментный слой остается лишь весьма отчетливая реакция на одревеснение, а на целлюлозу совершенно пропадает. Весна часто однако одревеснение наступает очень быстро, почти мгновенно.

Одревеснение есть процесс, но длительный в некоторых случаях обратимый. Известно, что у ябл., сначала очень жесткие, при долгом во время хранения становятся значительно мягче. Твердость не яблок зрелых плодов ябл. зависит в некоторой мере от большого скопления так наз. каменистых клеток (см. ниже), оболочек которых одревесневает. При легкой одревесневшей оболочке каменистых клеток разрастается, становится мягкими и дает реакцию на целлюлозу. При этом разрастание оболочки является утолщением по сравнению с теми же оболочками в одревесневшем состоянии (рис. 24).

Наоборот в случаях очень быстрого одревеснения оболочки видно, что процесс одревеснения сочетается с некоторой, иногда весьма хорошо обнаруживаемой, утолщением ее. Такое быстрое утолщение нажимает разбухание. Разбухание вообще весьма свойственно коллоидным веществам, и к таким веществам принадлежит клеточная оболочка. Следовательно абсорбция лишней целлюлозы сопровождается разбуханием ее.

Механические свойства оболочки при одревеснении резко не изменяются. Целлюлозные стенки являются волокна конопли. Равным образом и проницаемость для воды целлюлозной оболочки несколько не уступает такой же способности оболочке одревесневшей.

Одревесневшая оболочка имеет слабую реакцию и поэтому хорошо окрашивается так наз. основными красками (сарафенин и др.). Целлюлозная оболочка имеет нейтральную реакцию или, если в ней много пентановых веществ, слабо щелочную. Поэтому целлюлозная оболочка лучше окрашивается как нейтральными красками (красная нейтральная) или кислыми красками (молодые оболочки — воины, фуевес).

Одревеснение оболочки в весьма малой степени нарушает жизненные функции клетки. В клетке древесина также хорошо накапливается и обратно вымываются крахмал, белки и прочие пластические вещества, как и в клетке, лишенной целлюлозной оболочке. Одревесневшие клетки даже могут делиться. В этом случае конечно делится только самый пропласт, и перегородки на вновь образующиеся оболочки разграничивают лишь полость, вымнутую оболочкой материнской клетки, не разделяя последнюю до конца на отдельные участки дочерних клеток. Лишь в одном отношении клетки с одре-

вешенными оболочками уступают клеткам с оболочками целлюлозными, — это в способности расти. Клетки с одревесневшей оболочкой или совсем не разрастаются или разрастаются в значительно меньшей степени по сравнению с клетками, имеющими целлюлозные стенки.

Одревесневшая оболочка в общем устоявшиеся целлюлозные против разрушительного действия различных микроорганизмов и грибов, в особенности если она протянута некоторыми инфильтрирующими веществами на границе дубильных (кадр древесным). Но и одревесневшая оболочка может подвергнуться коренному разрушению и полному исчезновению без участия живых организмов, находящихся при посредстве ферментов, содержащихся в самом растении. Такое разрушение одревесневшей оболочки, например, происходит при переходе оливок фазы структуры в другую в процессе онтогенетического развития растения.

Этим же путем устрояется нередко так наз. первичная исхлещка.



Рис. 21. Сосуды из черешка яблони. Сильно увелич. Сосуды, одревесневшие в стадии разрастания. Делится в стадии старения.

Вот так оболочка изменяется.

или: промучивать целлюлозу. Могут ли одревесневшие оболочки с разбитыми порами. Какое значение имеют разбитые оболочки в одревесневшей оболочке, какими порами?

Являясь продуктивной иллустрирующей деятельностью, иллустрирующая деятельность широкого рода. Могут ли у того и другого вещества рассматриваться. И суберин и кутин обладают свойствами коллоидальных веществ. Основное различие суберина от кутина заключается в том, что кислоты суберина более многочисленны, нежели кислоты, составляющие кутин. Сферобактериальная оболочка не разрастается в хромистой оболочке (сферобактериальной) и противопоставлена целлюлозной и одревесневшей оболочке. Это различие имеет значение только лишь в отношении действия реактива при обиховочной температуре. Капи-

Фото 12. Страницы с правками первого издания учебника. Публикуется впервые

ных рукой другого человека (вероятно, Л.И. Джаридзе) (фот 12).
 Самым удачным изданием, по моему мнению, несмотря на некоторые неудачные выводы, было третье: наиболее богато проиллюстрированное, с наиболее полной информацией о проведенных исследованиях. Относительно 4-го издания имеется письмо В.Г. от 20 февраля 1963 г. в издательство министерства высшего образования с просьбой дать некоторые разъяснения. В.Г. пишет, что «во 2 пункте договора указано, что автор имеет право включить в свой труд не более 250 иллюстраций. В 3-ем же издании, выпущенном издательством «Советская наука» в 1954 г. число помещенных иллюстраций равно 392 плюс еще 2 цветные вкладки. Анатомия растений наука чисто описательная, становится понимаемой только при наличии хороших иллюстраций. Поэтому совершенно нельзя согласиться при переиздании книги с сокращением числа иллюстраций. Тем более, что иллюстрации почти все совершенно оригинальны, будучи результатом исследовательской деятельности автора. Уменьшение числа рисунков, несомненно, понизит качество книги,

что, разумеется, совершенно нежелательно. Прошу дать мне по этому поводу разъяснения». Разъяснения, вероятно, дали и В.Г. пришлось согласиться на сокращение количества иллюстраций, в связи с чем книга значительно проиграла.

Последнее издание учебника вышло уже после смерти В.Г. в 1966 г. [216]. Сам В.Г. успел отредактировать многое, учитывая новые для тех времен данные. Однако окончательную редакционную работу над рукописью проводили его ученики – сотрудники отдела эволюционной морфологии БИН. Глава «Растительная клетка» написана заново сотрудником отдела А.Е. Васильевым – который не являлся учеником В.Г. [216]. По крайней мере, до 70-х гг. учебник Василия Георгиевича был основным учебником, по которому учились будущие анатомы.

Преподавательская и общественная деятельность

В период 1911–1912 гг., будучи студентом университета, В.Г. преподавал предметы естественноисторического цикла в различных средних школах Петрограда и занимался со студентами университета по анатомии растений.

В Тбилиси, помимо научно-исследовательской работы, В.Г. преподавал на местных Высших женских курсах (затем в Закавказском ун-те) и в Тифлисском политехническом институте, будучи ассистентом проф. Н.А. Максимова по кафедре анатомии и физиологии растений и ведя занятия со студентами по анатомии растений: вначале как доцент, затем как профессор. Впоследствии продолжал преподавание анатомии и физиологии растений в местных вузах и на специальных сельскохозяйственных курсах Министерства земледелия Грузии.

Находясь в Томске (1927–1929 гг.), В.Г. читал курс лекций по анатомии растений с основами физиологии и экологии растений на биологическом отделении физико-математического факультета, вел большой практикум по физиологии и анатомии растений [231].

В 1935–1936 гг. В.Г. преподавал анатомию и физиологию растений и заведовал кафедрой ботаники в Ленинградском педагогическом институте им. Покровского (ныне С.-Петербургский педагогический университет им. А.И. Герцена).

В.Г. вел большую консультационную работу. Он систематически выезжал на периферию для оказания научной помощи научным работникам филиалов АН СССР и академиям наук союзных республик.



Фото 13. Морфологи и анатомы на заседании секции во время II съезда ВБО.

В центре – В.Г. Александров, крайняя справа – М.И. Савченко, вторая слева – В.К. Василевская. 1957 г. Опубликовано в 232

С 1958 г. В.Г. состоял в экспертной комиссии по присуждению именной премии им. В.Л. Комарова.

В 1953 г. В.Г. давал отзывы на статьи, присланные из главной редакции Большой Советской энциклопедии. В 1958 г. он получил заказ для написания 36 статей по ботанике для БСЭ. В домашнем архиве имеются также заметки к «Краткой биологической энциклопедии», датированные этим же годом. Эти статьи по каким-то причинам не были опубликованы. Однако во всех изданиях БСЭ имеются статьи, посвященные деятельности В.Г., а также ссылки на некоторые его работы [220–224].

Так как В.Г. часто публиковал статьи в зарубежных изданиях, особенно в период с 1924 по 1929 гг., то его работы хорошо были известны за рубежом. В.Г. поддерживал связь с видными зарубежными исследователями, такими как Катрин Эсау и Агнессой Арбер.

В 1947 г. В.Г. организовал Всесоюзное совещание по морфологии и анатомии растений, которое явилось «смотром сил» отечественных морфологов (фото 8).

С самого начала существования Всесоюзного ботанического общества (избран 14 мая 1916 г.) В.Г. систематически выступал с докладами по общим вопросам, а также с сообщениями о результатах текущей научной деятельности. Он принимал дея-



Фото 14. После заседаний у здания ЛАХУ АН СССР.

Слева направо: ?, Е.А. Кондратьева-Мельвиль, М.И. Савченко, Н.А. Козлова, В.К. Василевская, В.Г. Александров, ?, 1957 г.

Опубликовано в 232

тельное участие в работе Кавказского отделения Русского ботанического общества, утвержденного в 1921 г. В начале 1955 г. с целью более широкого обсуждения результатов исследовательской работы и теоретических изысканий работ сотрудников отдела морфологии и анатомии В.Г. организовал при ВБО секцию морфологии и анатомии растений и был избран ее председателем. Секция осуществляла связь между морфологами Советского Союза и координировала направление исследований. 9–17 мая 1957 г. состоялся 2-й делегатский съезд Всесоюзного Ботанического Общества (ВБО), в рамках которого проходили заседания секции по морфологии и анатомии растений (фото 13, 14). В.Г. имел делегатский билет № 9 (хранится в семейном архиве). Окончание заседаний они все вместе отмечали дома у В.К. Василевской (фото 15).

В 1945 г. В.Г. Александров был принят в ВКП(б).

За достижения в области науки, за выслугу лет и безупречную работу, а также за участие в обороне Ленинграда В.Г. Александров был награжден орденом Трудового Красного Знамени № 33303 6 июня 1945 г., орденом Ленина № 239613 19 сентября



Фото 15. Застолье после окончания II съезда ВБО.

В центре В.Г. Александров, слева от него В.К. Василевская, ?, Н.А. Анели, спиной сидит А.А. Яценко-Хмелевский, стоят Б.Т. Матиенко, М.И. Савченко, Н.А. Козлова, справа сидят С. Садыков, Е.А. Мирославов, В.А. Поддубная-Арнольди, И.Д. Романов, Н.И. Чуксанова, Е.Н. Герасимова-Навашина. 1957 г.

Публикуется впервые

1953 г., а так же медалями: «За оборону Ленинграда» 4 апреля 1945 г., «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.» 22 декабря 1945 г. и «В память 250-летия Ленинграда» 10 марта 1958 г.

В.Г. был членом Бюро ИТР в ВИР, а также пропагандистом. В 1943 и 1944 гг. он работал членом Месткома Академии наук СССР в Казани, заведя производственным сектором. Будучи патриотом своей Родины, В.Г. проводил огромную работу по перестройке научной работы учреждений АН СССР в соответствии с запросами военного времени. В 1946 г. он состоял в активе Местного Комитета БИН и выполнял различные поручения Месткома. В ВИР, В.Г. проводил большую общественную работу: был депутатом Пушкинского Районного Совета депутатов трудящихся с 1934 по 1940 гг.; был заместителем председателя избирательной комиссии Районного Совета г. Пушкина – в 1940 г. В 1950 г., уже работая в БИН, В.Г. был избран депутатом Ленинградского городского совета депутатов трудящихся от 735 избирательного округа Петроградского района.

Ученики В.Г. Александрова

Страстная увлеченность работой и энергия В.Г. всегда привлекали к нему молодежь. Он обладал удивительной способностью окружать себя учениками. Движущим началом этой способности, по-видимому, оказывалась характерная для В.Г. устремленность вперед, его замыслы, предположения, которые заинтересовывали, увлекали и давали возможность приложения сил. Так писали о В.Г. его ученики М.Ф. Данилова и М.С. Яковлев [232, с. 1823]. Действительно, начиная с 1947 г. лаборатория анатомии БИН, реорганизованная в крупный отдел морфологии и анатомии, становится центром по подготовке кадров в области морфологии и анатомии растений. Точно так же как и в ВИР лаборатория увеличивалась преимущественно за счет молодежи, прошедшей школу у В.Г. Из ВИР вслед за В.Г., в БИН перешли его ученики М.И. Савченко, Н.А. Козлова, М.С. Яковлев.

По воспоминаниям сотрудников, В.Г. очень внимательно относился к своим ученикам и коллегам. Каждое утро, придя в лабораторию, он обходил все комнаты, здоровался и с интересом расспрашивал каждого, чем тот занимается. Когда аспиранты давали ему прочитать статью или главу диссертации, первое, что он делал, это хвалил: какая интересная работа, как много сделано, какой хороший научный язык. Потом говорил, что вот только ему не совсем ясно, или, что он немного сомневается. Дальше В.Г. мог камня на камне не оставить от работы, все переделать, но от первых хвалебных слов на душе бывал праздник.

Число аспирантов установить не удалось, но самая первая аспирантка Василия Георгиевича М.И. Савченко утверждает, что, включая вировских аспирантов, их было порядка 100 человек [233]. После проведенного исследования, я убедилась, что это число завышено. Аспирантов у В.Г. было значительно меньше, но то, что вокруг него постоянно находились люди, вероятно, и создало это неправильное восприятие.

Приведу лишь приблизительный список аспирантов В.Г. Александрова:



Фото 16. В.Г. с учеником Дж. М. Багировым из Кировабада. 1961 г.

Опубликовано в 232



Фото 17. В.Г. с аспиранткой Е.С. Зоновой в парке БИН. 1953 г.

Опубликовано в 232

К.Ю. Абесадзе, О.Г. Александрова (фото 3, 22), З.Т. Артюшенко (фото 8), Дж.М. Багиров (фото 16), В.В. Вихирева-Василькова, М.Ф. Данилова (фото 10), Т.Я. Деметрадзе, Л.И. Джапаридзе (фото 3), Е.С. Зонова (фото 17), М.Д. Иоффе, Т.А. Кезели (фото 3), Л.В. Климошкина (фото 24), Н.А. Козлова (фото 14, 15), Г.А. Комар, И.Н. Коновалов (фото 9, 24), И.А. Корчагина, М.М. Лодкина (фото 9), Е.А. Макаревская, Е.А. Мирославов (фото 10, 15), В.А. Насонов, Ф.Ш. Османова (фото 18), Н.В. Первухина (фото 8, 10, 15), Л.Р. Петрова (фото 9, 10), М.И. Савченко (фото 8, 9, 10, 13, 14, 15), С. Садыков (фото 15), Т.Б. Соколовская, К. Сыбанбеков, Т.А. Табенцкий (фото 10), А.С. Тимофеев, М. Хажмуратов (фото 10), К.Е. Цхакая, А.А. Чеботарь, С.Ш. Шамбетов, М.А. Шанидзе, М.С. Яковлев (фото 8, 10), А.А. Яценко-Хмелевский (фото 15).

В.Г. Александров активно готовил кадры не только для возглавляемых им лабораторий, но и национальные кадры (фото 10, 18). У него были ученики практически из всех союзных республик, а так же из дружественных стран (фото 19), в частности из Китая (фото 20). О значении подготовки национальных кадров говорит выдержка из письма его аспирантки из Нальчика Ф.Ш. Османовой (фото 18). «...*На месте меня встретили излишне*



Фото 18. В.Г. со своей ученицей Ф.Ш. Османовой (Нальчик).
1961 г.

Опубликовано в 232



Фото 19. Кабинет В.Г. Александрова. Рядом с Александровым
А.В. Добротворская и индус Пратан Сингх. 1960 г.

Публикуется впервые



Фото 20. В.Г. Александров с группой китайских ученых и аспирантов. 1959 г.

Опубликовано в 232

шумно. Весть о состоявшейся защите передавали по радио, по телевидению еще до моего приезда. Материал по этому вопросу, оказывается, прислали наши ребята из ЛГУ, присутствовавшие на защите. Там кроме всего прочего много говорилось о Вас, что работа велась под руководством крупнейшего специалиста проф. В.Г. Александрова, сумевшего в срок под-

готовить аспиранта к защите, что этому способствовало, кроме всего прочего, Ваша любовь к культуре и народу нашей небольшой национальной республики...». По воспоминаниям, большому числу людей, которые учились, консультировались, приезжали к нему из других городов, импонировали личные качества В.Г.: его беззаветная преданность науке, личная скромность, идущая из глубины его души, врожденная приветливость, и мягкая манера обращения с людьми.

Многие ученики и после окончания аспирантуры поддерживали тесную связь с В.Г. В архиве имеется огромное количество писем, присланных В.Г. учениками, а также другими учеными, консультировавшимися у него, с благодарностями, просьбами вновь приехать, дать советы, сообщавшими о своих радостях и невзгодах.

Ряд учеников В.Г. занимали или занимают руководящие должности в вузах и научно-исследовательских учреждениях. В анатомических лабораториях ВИР и БИН при В.Г. каждый год работало по несколько научных работников из различных вузов и научно-исследовательских учреждений Советского Союза, и дисциплина «анатомия растений» вышла из состояния некоторого пренебрежения и подчиненности.

Происхождение и частная жизнь В.Г. Александрова

Родился Василий Егорович Александров 6 июня 1887 г. в С.-Петербурге. В архивной справке от 19 сентября 1950 г. сказано, что Александров Василий Егорович (он же Георгиевич) родился 24 мая (по старому стилю) 1887 г. Отец изменил отчество, вероятно, после 1915 г., так как в записях к диплому, датированных 1915 г., он еще значится как Егорович. Помню, как папа говорил мне, что Егор или Георгий – не имеет значения. Впоследствии я проверяла в книгах: это действительно так.

Отец В.Г. – Александров Егор Александрович, родился в 1861 г. в С.-Петербурге, мещанин г. Ямбурга (ныне Кингисепп), православного вероисповедания, сторож, умер в 1930 г.; мать – Терентьева Дарья Лаврентьевна, родилась в Псковской губернии, из крестьян, служила прислугой, умерла в 1891 г. Сторожем отец В.Г. был по документам. Папа же рассказывал, что его отец служил денщиком в Гренадерских казармах, которые находились напротив Ботанического сада на другом берегу р. Карповки.

Рано потеряв мать, В.Г., по существу, остался сиротой. Его отец женился вторично. Судя по документам, у В.Г. были братья и сестры. Были ли братья ему родными или сводными, неизвестно, но относительно сестер я знаю, что они были сводными. По документам братья погибли в Великую Отечественную войну, а сестры (по крайней мере одна) жили в Ленинграде. Сестра Юлия Георгиевна работала на фарфоровом заводе. Мне о родственниках отца никогда не говорили.

Папе не очень хорошо жилось при мачехе. Об этом я могу судить по одному эпизоду. Однажды к нему обратилась одна из племянниц с просьбой помочь устроиться на работу. Папа сильно разозлился, начал кричать и выгнал ее вон. Мы некоторое время поддерживали с ней отношения, а потом разошлись и потеряли связь. На работу она устроилась в ВИЭМ.

После окончания училища В.Г. самостоятельно готовился к экзаменам на аттестат зрелости. Средства на приобретение учебников и пишущих принадлежностей В.Г. добывал сам. Он

давал частные уроки, поступил на службу к инженеру писцом. Свой ужасный почерк он объяснял тем, что ему пришлось работать писцом. Он писал так, что, порой, сам не мог прочитать написанное. В связи с этим большинство служебных писем и черновики статей он печатал сам на пишущей машинке. У него было по две машинки с русским и латинским шрифтом: две на работе и две дома.

В 1907 г. осенью В.Г. сдал экзамены на аттестат зрелости во 2-й Петербургской гимназии, которая находилась на углу Казанской ул. и переулка Демидова, но в университет из-за отсутствия средств для уплаты за учебу смог поступить лишь в 1908 г., когда заработал достаточно денег. Его отец, женившись второй раз, имел многодетную семью, и, зарабатывая 18 руб. в месяц, не мог материально помогать своему сыну.

В октябре 1908 г. Василий Егорович Александров был зачислен по Ямбургскому призывному участку ратником ополчения первого разряда, но в 1915 г. по состоянию здоровья был признан годным только для ополчения 2-го разряда. Непригодным для службы он был, вероятно, из-за плохого зрения.

В 1911–1912 учебном году на 7-м и 8 семестрах университетского курса В.Г. стал работать в лаборатории проф. В.И. Палладина (фото 21). Из диплома известно, что в бытность свою студентом императорского С.-Петербургского университета он пользовался в течение двух лет императорской стипендией, всего получил 600 рублей. В случае невозвращения этой суммы В.Е. Александров обязан был прослужить по назначению правительства три года. Эти 3 года он и провел на кафедре физиологии и анатомии.

В 1915 г. В.Г. переехал на жительство в Тифлис и прожил там до 1927 г.

Предположительно в 1922–1923 гг. В.Г. женился на Ольге Геннадиевне Тархановой (фото 3, 22), которая с 1920 г. начала работать старшим ассистентом в Тбилисском университете на кафедре анатомии и физиологии растений и в физиологической лаборатории Тбилисского ботанического сада. О.Г. стала другом, ближайшим помощником и соратником В.Г. В 1924 г. у них родился сын Григорий (фото 23). Затем В.Г. с семьей переехал в Томск.

В Томске В.Г. прожил с 1927 по 1929 гг. Климат Томска своей суровостью и контрастом с югом произвел на В.Г. тяжелое впечатление. Однако работа в Томском университете была вполне успешна. Кроме того, в этот период В.Г. в летнее время вел исследовательскую деятельность на Степном отделении,



Лето 1912г.
с. Ложково близ
Клина
Наблюдательный пункт
по луговодству
В.Г. Яковлев

Фото 21. В.Г. (справа) в с. Ложково близ Клина.
Лаборатория наблюдательного пункта по луговодству. 1912 г.

Опубликовано в 232

расположенном вблизи Воронежа, в Каменной степи [215]. Возможно, тяжелый климат Томска спровоцировали решение В.Г. перейти на другое место работы. В документах имеется архивная справка, из которой становится ясно, что В.Г. подавал документы на должность профессора в Воронежский сельскохозяйственный институт по курсу физиологии растений и микробиологии. В архиве БИН хранятся тетради с конспектами работ и записями по микробиологии. Увидев эти тетради, я решила, что произошла какая-то ошибка (хотя почерк был папин), так как папа никогда не занимался микробиологией. Теперь, сопоставляя это с архивной справкой, становится ясно, что В.Г. серьезно готовился занять эту должность. Из этой же справки становится ясно, что В.Г. отказали в связи с тем, что он уже занимает кафедру (в Томске) и по специальности анатомиофизиолог. На должность профессора по курсу физиологии растений и микробиологии в Воронежском сельскохозяйственном институте был назначен И.Д. Буромский. Из Томска в 1929 г. по приглашению Н.И. Вавилова В.Г. переехал в Ленинград работать в ВИР. По словам самого В.Г., в материальном смысле в Ленинграде было значительно хуже, нежели в Томске. В ВИР он проработал, за-



Фото 22. О.Г. Александрова
(Тарханова), первая жена
В.Г. Александрова
Опубликовано в 153



Фото 23. Гриша, сын В.Г. 1940 г.
Публикуется впервые

ведущая специальной анатомической лабораторией, до 1942 г., т.е. 13 лет. В Детском Селе и застала сотрудников ВИР война. В августе–сентябре 1941 г., когда начались обстрелы, Василий Георгиевич с женой (фото 22) и сыном (фото 23) отправились в Ленинград в БИН, куда он, по воспоминаниям М.И. Савченко мечтал устроиться на работу. В самое тяжелое время блокады Ленинграда в январе 1942 г. О.Г. с сыном погибли. Сыну тогда исполнилось 18 лет (фото 23). Думаю, что меня назвали в честь первой жены папы. Однако, когда я спрашивала, почему меня так назвали, озвучивалась версия, что В.Г. очень любит Пушкина, особенно «Евгения Онегина». Действительно, он знал эту поэму наизусть. Василий Георгиевич тяжело переживал кончину жены и написал очень трогательный некролог, который был опубликован в журнале Советская ботаника [153]. Как вспоминает И.А. Корчагина, В.Г. всегда помнил Ольгу Геннадиевну. Ее фотографию он хранил у А.В. Добротворской в шкафу. Не хотел держать дома. Время от времени он просил достать ее, уходил с нею в другую комнату. Потом приносил обратно и вновь отдавал А.В. Добротворской.

В 1942 г. оставшиеся в живых сотрудники БИН были эвакуированы в Казань (фото 24). Им выдали командировочные удостоверения согласно телеграфному распоряжению вице-президента АН СССР академика Л.А. Орбели. Об этом я могу судить по сохранившемуся командировочному удостоверению моей матери Зиновой Анны Дмитриевны, датированному 30 октября 1942 г. Удостоверение было действительно по 1 декабря 1942 г. и подписано заместителем директора БИН Б.А. Тихомировым.

В Казани В.Г. познакомился с моей матерью Анной Дмитриевной Зиновой (фото 24, 25). Они поженились 27 апреля 1944 г. в Казани. Папа хотел, чтобы моя мама, как и О.Г., стала его помощником, но А.Д. была женщиной самостоятельной и предпочла заниматься водорослями, став крупнейшим специалистом в этой области [225].

В 1944 г. после снятия блокады, мои родители вернулись в Ленинград. Почти сразу же после возвращения им выделили сначала две комнаты, а затем дали и третью в двухэтажном деревянном доме, находящемся на территории Ботанического сада. Здесь прошла жизнь В.Г. и началась моя в 1945 г. Мама умерла в 1985 г. Она намного пережила папу, хотя недоброжелатели пугали меня тем, что она долго не проживет после папиной смерти.

Тяжелое детство и постоянная нужда отразились на характере В.Г. он был очень бережлив и даже скуп. Папа получал по тем временам довольно крупную зарплату, печатался в ДАН СССР и Известиях АН СССР, за публикацию в которых платились деньги; писал платные отзывы и рецензии; у него было много аспирантов, он был оппонентом многих работ. За издание учебников он тоже получал значительные гонорары. Несмотря на это, при папе мы жили очень скромно, ничего лишнего не позволялось. На крупные расходы он выделял деньги, например, на зарплату домработнице (воспитывавшей меня и ведшей все хозяйство в доме – Шукиной Анне Ивановне), на покупку холодильника, телевизора, некоторых необходимых деталей обстановки, на дрова, на строительство дачи. Крупные вещи покупались только после того, как его уговаривали сотрудницы лаборатории. На дачу папа только давал деньги, за расходами следила мама, а ее родная сестра Екатерина Дмитриевна Зинова (фото 26) следила за строительными работами.

Как говорит И.А. Корчагина, В.Г. был великим тружеником. В лаборатории, он работал, почти не вставая, без перерывов и болтовни. Он так уходил в свои мысли, что ничего не видел. Работал, печатал. Потом встанет, подойдет к двери, постучит и выйдет. Он требовал, чтобы все стучали, прежде чем войдут. В.Г.



Фото 24. Сотрудники БИН в эвакуации в Казани.

Сидят (снизу вверх): 1-й ряд В.Г. Александров, Л.В. Климочкина, А.К. Калинина; 2-й ряд – М.С. Яковлев, Г.В. Пигулевский, Н.В. Первухина, Е.П. Матвеева, Г.В. Аркадьев, Л.И. Иванина; 3-й ряд – Б.А. Тихомиров, Б.К. Шишкин, В.П. Савич, А.П. Ильинский, Е.К. Косинская, Л.А. Соколова, рядом с ней стоит Л.А. Оль; стоят 1-й ряд – ?, Ковалева (химик), ?, Л.И. Савич-Любицкая, Е.Г. Победимова, ?, С.Г. Горшкова, А.А. Гербих, М.В. Марков; 2-й ряд – Ф.С. Первухин, ?, В.А. Бриллиант (перед ней Б.П. Васильков), З.В. Наумова (за ней слева К.А. Рассадина), О.Э. Кнорринг-Неустроева, Гербих, И.Н. Коновалов; 3-й ряд – Н.И. Васильевский, ?, Л.А. Знаменская; 4-й ряд – М.М. Голлербах, ?, А.Д. Зинова, Н.Г. Солоневич, В.Л. Некрасова, сидят – Л.Н. Тюлина, В.И. Грубов; 5-й ряд – стоят Е. Шифферс, Е.М. Ильина, ?, стоит – казанский миколог. 1944 г.

Опубликовано в 232

говорил, что он так погружается в свои мысли, что пришедший пугает его своим внезапным появлением.

В жизни В.Г. был непритворным человеком. Рассказывают такой эпизод: когда он должен был делать какой-то доклад, из зала раздался удивленный возглас, разве это профессор? Дело в том, что В.Г. был небольшого роста, полноватым, скромно, даже небрежно одетым (фото 27). Об этом же пишет в своих воспоми-



Фото 25. А.Д. Зинова, вторая жена В.Г. Александра
Публикуется впервые

нениях Л.Н. Березнеговская [217, с. 44]: *«Когда я была на последнем курсе, и надо было выбрать тему для дипломной работы, на кафедру физиологии растений ТГУ (Томского государственного университета) был избран крупный ученый профессор Василий Георгиевич Александров, специалист по анатомии растений. Он приехал с семьей в Сибирь с Кавказа. Маленького роста, толстенький, лысоватый, с какими-то рачьиими, выпученными маленькими глазками – он нам очень не понравился. Однако в его лекциях чувствовалась эрудиция, и поэтому я взяла тему дипломной работы у него».*

Свой небольшой рост папа объяснял тем, что в детстве мачеха за любые проступки сажала его под перевернутую бочку, где он должен был отбывать наказание (из воспоминаний аспирантки И.А. Корчагиной). Папа был очень большого мнения о себе. Однажды показал мне шишку у себя на затылке, дал потрогать и сказал, что это у него от большого ума. Он и лысину, по воспо-



Фото 26. В.Г. на даче. Рядом с ним Зинова Е.Д. (сестра А.Д.), сидит А.Д. Зинова, на велосипеде Оля Александрова, рядом Лиля Гурьянова (дочь Е.Д.). 1962 г.

Публикуется впервые



Фото 27. В.Г. на Военно-Грузинской дороге. 1961 г.

Публикуется впервые

Фото 28. В.Г. с Олей
в Петергофе. 1953 г.

Публикуется впервые

минаниям И.А. Корчагиной, объяснял большим умом. Говорил, что мозг у умного человека растёт, давит на сосуды, и волосы не получают должного питания.

В.Г. много ездил по стране, любил совершать пешие прогулки. Говорят, он часто с аспирантами ездил за город. Об этом свидетельствуют и некоторые указания в статьях В.Г. [153; 165]. Ему нравилось бывать на Кавказе (фото 27). На моей памяти он ездил туда каждый год осенью. У него на Кавказе было много друзей, там прошли лучшие годы его жизни. Вероятно, папе надо было побыть одному со своими мыслями. Как я сейчас понимаю, после смерти О.Г. он был глубоко одиноким человеком, несмотря на свою общительность. Именно эти поездки папы были для меня в старшем возрасте самыми радостными, так как в его присутствии я чувствовала себя очень скованной. Изредка папа брал меня в поездки за город (например, в Петродворец, фото 28) или в другие города (Петрозаводск, Кишинев). Пару раз мы ездили на море всей семьей, но это не принесло особой радости никому из нас.

В.Г. был очень образованным человеком. Любил читать классику. Подписывался на сочинения Салтыкова-Щедрина, Чехова, Пушкина, Гоголя, Лермонтова, Навои, Руставели. Знал наизусть почти всего Пушкина. Покупал разные издания произведений Овидия, Жуковского, Гёте, Гомера. Особенно он любил «Слово о полку Игореве». И, как большинство членов партии, покупал полные собрания сочинений Ленина, Сталина и Мао Цзэдуна. Потом, когда испортились отношения с Китаем, папа сжег в печке все три тома сочинений Мао Цзэдуна.



Уже в 1960 г. он говорил своему аспиранту М. Хажмуратову, что правильно говорить не Алма-Ата, а Алматы. Точно так после распада СССР стала называться столица Казахстана.

На протяжении нескольких лет В.Г. посещал Эрмитаж. Он ходил туда каждое воскресенье (тогда был только один выходной). В основном за одно посещение он осматривал экспонаты одного или двух залов, разговаривал со зрителями. Очень редко папа брал меня с собой, но мне было с ним очень скучно: папа двигался медленно, а мне хотелось побыстрее!

В.Г. был любознательным человеком, его интересовало все; не только наука, но и люди, их взаимоотношения, быт. Со слов И.А. Корчагиной, В.Г. хорошо знал кто чем живет. Во время чаепития в лаборатории он рассказывал и о семье А.В. Добровторской (сотруднице лаборатории), и о семье Ф.А. Чуклай (уборщицы, долго работавшей в лаборатории). О своих аспирантах он знал всю подноготную. Например, рассказывал всем, что его аспирант Мажит был чабаном и пас овец. И как это замечательно, и какой он молодец. А когда он стал учиться, как ему было трудно. Во время защиты Мажита, говорил много теплых слов в его адрес. Вообще, с коллегами по работе В.Г. был человеком общительным, добродушным, любящим хорошую шутку [232]. Из дома (мы жили на территории БИН) до лаборатории В.Г. обычно шел час, а то и больше. При этом он обходил многие дорожки, рассматривал деревья, горки, разговаривал с рабочими. По рассказам И.А. Корчагиной, придя на работу, он докладывал: такое-то дерево сегодня зацвело, на таком-то цветке он видел красивую бабочку, а ветка такого-то дерева обломалась. Ему все это было очень интересно. Он жил этим. Даже после его смерти меня часто останавливали в БИН садовые служащие и рассказывали, как он, идя на работу через парк, рассматривал растения, слушал птиц.

Однако таким он был на службе, но не дома. Придя с работы, В.Г. обедал, затем отдыхал, оставаясь за столом. Сидел, читал газеты, дремал. Дремал он, вероятно, и на работе и на заседаниях Ученого Совета. Когда В.Г. окликали, он говорил, что думает. В одно из празднований Нового года в лаборатории его в шуточной форме изобразили котом в качалке (фото 29). Очень похоже. Дома он дремал в общей комнате (столовой) примерно до 9 часов вечера. После этого В.Г. уходил в свою комнату, какое-то время отдыхал и ложился спать. В то время, пока он был в столовой, нам не разрешалось особенно разговаривать. Вообще, в нашем доме говорили мало. Как я сейчас понимаю, папа с мамой жили каждый своей жизнью. Они практически не обсуждали институтские

Фото 29. Шарж на В.Г.

Публикуется впервые

дела, по крайней мере, при мне. Мне же не разрешалось ходить в кино, театр, нельзя было ходить в гости. Папа считал, что в кино и театре все «бутафорское», надо читать книги, там вся правда. Я должна была сидеть дома и читать книги. Может, из чувства противоречия читать я не очень любила и в конце третьего класса мне даже дали задание на лето прочитать вслух несколько книг. Какая это была мука. Все играют, мне тоже хочется с ними, а няня усаживает меня дома и заставляет читать вслух. Подруг у меня практически не было. Только Галя Юнатова (ныне Фокина, работала в БИН) – дочь Александра Афанасьевича Юнатова (сотрудник БИН). Ее папа терпел, но она к нам практически не ходила. Наоборот, я проводила у них дома большую часть времени. Помню, как однажды, когда я училась в старших классах, ко мне зашли одноклассники. Папа что-то проворчал, ничего не сказал, но я чувствовала, что ему это не нравится. Когда ребята уходили, они сказали, что больше ко мне они никогда не придут, так на них подействовал мой отец. В гости мы практически не ходили, особенно вместе с папой. Он предпочитал сидеть дома. К нам гости тоже не приходили. Изредка только устраивались обеды для приезжих коллег. Мне очень нравилось ходить с мамой в гости к Екатерине Константиновне Косинской и Всеволоду Павловичу Савич (сотрудники БИН), которых я называла тетя Катя и дядя Леда. Они в свое время и познакомили моих родителей. Некоторое время папа снисходительно относился к этим походам, но потом, когда Е.К. однажды сказала ему, что я стала интересной девушкой, он рассердился и запретил нам с мамой ходить к ним. Он вообще не любил и запрещал, чтобы обо мне говорили что-либо хорошее (вероятно, при мне). Его сотрудники впоследствии не раз говорили мне, что он мною очень гордился (показывал мои фотографии): это было для меня удивительно. Мне не разрешалось также смотреться в зеркало. Папа очень сердился, когда замечал, что я это делаю. Не разре-



шалось и слушать радио, а когда появился телевизор, – смотреть его без папиного разрешения.

Скончался В.Г. Александров 16 января 1964 г. в Ленинграде на 77-ом году жизни. Вечером 15 января ему неожиданно стало плохо. До этого я не помню, чтобы он серьезно болел. В последние годы он чувствовал себя неважно, особенно во время поездок на юг. По каким-то медицинским показателям его даже не хотели принимать на лечение в санаторий. Кончину папы, конечно, ускорило и то, что его в 1963 г. неожиданно уволили в связи с переходом на пенсию. Сотрудники лаборатории сами не решались сказать ему об этом. Тогда Лидия Романовна Петрова (парторг отдела) попросила мою маму сказать В.Г. о пенсии. Мама попробовала это сделать, чем вызвала папино недовольство, у них, с маминых слов, из-за этого произошла ссора. Папа переход на пенсию очень переживал: не протянул после этого и года. Когда папе стало плохо, его уложили на диван в столовой и вызвали скорую помощь. Врачи сделали укол, тут выяснилось, что папе практически никогда в жизни не делали уколов. Папе стало лучше, он заснул. Ночью меня разбудила мама и сказала, чтобы я опять вызвала врача. Я ничего не понимала, так как папа спал и храпел. Я рассердилась на маму, почему она не дает папе поспать, и зачем она разбудила меня. Как оказалось потом, это у него был предсмертный хрип. Приехавшие врачи не стали ничего делать, сказали даже, что не хотят портить шприц, так как видят, дело идет к концу. Похороны проходили в БИН при большом стечении народа. Когда заиграла музыка, я страшно возмутилась, поскольку папа не любил музыку. Дело в том, что у нас за стенкой жил Андрей Александрович Федоров (сотрудник института) с женой, и он каждый вечер на полную мощность включал проигрыватель, так что гремело не только у нас в комнатах, но было слышно и на улице. Слушал он в основном Баха и Бетховена. Впоследствии долгое время я не могла слышать симфоническую музыку ни по радио, ни по телевидению, да и в филармонию не сразу стала ходить на концерты, в которых исполнялись произведения этих композиторов.

Заключение

Оценивая вклад В.Г. Александрова в изучение анатомии растений, можно сказать, что он принадлежал к тем ученым, которые открывают новые направления в различных разделах науки, создают коллективы и школы ученых. Наиболее важными периодами в становлении анатомических исследований стали вировский и биновский периоды деятельности В.Г.

Василий Георгиевич разработал основные принципы анатомических исследований, развил новый подход к анатомии растений. Именно он первый стал рассматривать структуру не только в связи с функциональным назначением, но и в динамике, в процессе развития [205; 226]. Он шел своим собственным оригинальным путем. На первый план он выдвигал необходимость познания общих закономерностей структуры растительного организма и исходил при этом из двух принципов: 1) структура растительного организма – есть координированно связанная система; 2) структура – есть процесс организованный, выявляющийся в связи с развитием того или другого органа. Чтобы понять структуру любого органа, его нужно изучать в различных стадиях развития и во взаимосвязи с другими органами [232].

Сын сторожа, В.Г. Александров получил начальное и высшее образование. Определенную роль в этом сыграли его природные данные, упорство, трудолюбие и тяга к знаниям. В.Г. прожил 76 лет, 50 из которых посвятил служению науке. За это время в стране прошли такие события как русско-японская война, Первая мировая война, революция, гражданская война, Вторая мировая война. Все эти бурные события, включая времена хозяйственной разрухи, коллективизации, индустриализации, восстановление народного хозяйства после Великой отечественной войны и даже период репрессий, внешне миновали В.Г. в том смысле, что он все время занимался наукой. Даже находясь в осажденном Ленинграде, где он голодал, потерял любимых жену и сына, В.Г. Александров не прекращал научную деятельность.

Свою научную карьеру В.Г. начал в 25 лет в дореволюционной России. Ученик профессоров В.И. Палладина и Н.А. Максимова, убежденный последователь В.Р. Заленского, он довольно много занимался вопросами физиологии растений. В.Г. Александров стал ярким представителем физиологической анатомии, самый термин которой впервые ввел Габерланд. Знакомство и тесное общение с Н.И. Вавиловым позволили В.Г. вплотную заняться вопросами анатомии растений. Вировский и, впоследствии, биновский периоды стали самыми плодотворными в трудовой деятельности В.Г. Примечательно, что В.Г. не защищал ни одну из обязательных для получения соответствующих степеней диссертаций. Степень доктора наук была присуждена ему за разработку анатомии культурных растений без защиты диссертации.

Прошло уже более 40 лет со дня смерти Василия Георгиевича Александрова. За это время было проведено 2 совещания посвященных памяти В.Г. Александрова. Одно в январе 1965 г. по поводу годовщины со дня смерти, другое – в мае 1987 г., посвященное 100-летию со дня рождения. Оба совещания были организованы ВБО совместно с отделом морфологии БИН АН СССР. На этих совещаниях выступали ученики и коллеги В.Г. с научными докладами и воспоминаниями о нем.

В.Г. обладал удивительной способностью окружать себя учениками. Так была создана отечественная школа морфологов-анатомов. В.Г. все время заботился о повышении уровня анатомических работ в СССР. Он вырастил много учеников: одни были у него в аспирантуре, другие просто приезжали к нему поработать и получить консультацию. Многие ученики В.Г. стали докторами наук (Абесадзе К.Ю., Артюшенко З.Т., Данилова М.Ф., Джапаридзе Л.И., Кезели Т.А., Коновалов И. Н., Мирославов Е.А., Цхакая К.Е., Яковлев М.С., Яценко-Хмелевский А.А.), у них появились свои ученики. После В.Г. созданной им лабораторией в БИН стала заведовать его бывшая аспирантка М.Ф. Данилова (см. фото 10). С 1986 г. и по январь 2004 г. лабораторию возглавлял Е.А. Мирославов – также ученик В.Г. (см. фото 13), а с января 2004 г. (см. прил. 3) заведующей лабораторией анатомии и морфологии стала автор этой книги.

В 2003 г. исполнилось 60 лет со дня основания лаборатории морфологии и анатомии. В задачи созданной В.Г. лаборатории входило: всестороннее изучение строения органов растений в различных стадиях его развития, сравнительное изучение морфологии органов у представителей ряда систематических групп цветковых растений. Конечной целью таких исследований должно было быть установление закономерностей, обуславливающих

формирование признаков, свойственных определенным органам растительного организма, а так же определение степени родства между различными систематическими группами.

Воплощением этих задач можно считать издание многотомной сводки «Сравнительная анатомия семян». Этот труд охватывает материалы по всем семействам, входящим в современные системы, и по существу является иллюстрированной энциклопедией. В томах обобщаются многочисленные данные о строении и развитии плодов и семян, описанные в работах В.Г. Александрова и сотрудников возглавляемой им лаборатории, данные мировой литературы. Пробелы в знаниях об анатомическом строении семян восполняются проведением собственных исследований авторами, участвующими в написании характеристик отдельных семейств. В настоящее время из печати вышло 6 томов этой сводки.

Вышли два атласа по описательной морфологии З.Т. Артюшенко, ученицы В.Г. [265, 266].

Четвертое издание учебника В.Г. Александрова «Анатомия растений» вышло уже после его смерти, в 1966 г. Это вполне оригинальный труд. В работе, нет каких-либо элементов компилятивности. И сейчас учебник В.Г. не утратил своей значимости, являясь справочным руководством для многих анатомов. Однако на первый план с 1969 г. выдвинулся учебник «Анатомия растений» известного американского анатома Катрин Эзау, которая ценила, уважала и состояла в переписке с В.Г. Александровым. Два издания ее книги переведены на русский язык сотрудниками лаборатории анатомии в 1969 и 1980 гг. [343, 344]. По мере увеличения биологических знаний, со временем, возникли новые представления, более правильная интерпретация структуры и развития растений, более глубокое понимание взаимоотношений между их структурой и функцией. Все это обобщено и отражено в учебнике К. Эзау.

Тема «Морфология цветка покрытосеменных растений» после смерти В.Г. не получила дальнейшего развития. Из намеченных к опубликованию монографий вышли две работы Н.В. Первухиной в 1970 и в 1979 гг. (уже после ее смерти) [319, 320]. В 1973 г. вышла работа Савченко М.И. «Морфология семяпочки покрытосеменных растений» [326], однако запланированная «Морфология гинецея» так и не была закончена. Рукопись хранится в домашнем архиве М.И. «Введение в морфологию цветка покрытосеменных растений», подготовленная В.Г. Александровым и А.В. Добротворской в 1962 г. [211], с 302 страницами текста и 245 рисунками, так и не была опубликована и хранится в архиве БИН.

С шестидесятых годов в лаборатории активно стали развиваться исследования структурно-функционального и экологического направлений. Эти исследования проводятся на вегетативных органах, с применением метода электронной микроскопии, начало которому было положено В.Г. Александровым. В результате этих исследований уточнены и сформулированы основные положения относительно тонкого строения оргanelл и клеток растительных организмов. По результатам этих исследований было выпущено три атласа по ультраструктуре клеток и тканей растений [267, 268, 333]. Вышли монографии учеников В.Г., основанные на результатах электронно-микроскопических исследований: «Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений» Е.А. Мирославова [313] и «Структурные основы поглощения веществ корнем» М.Ф. Даниловой [282]. Структурно-функциональная направленность этих исследований была также инициирована и сформулирована В.Г. Александровым. Вот как оценивал задачи физиологической анатомии сам В.Г. Задача физиологической анатомии состоит, во-первых, в познании отправлений, осуществляемых клетками и тканями живого растения, во-вторых, в выявлении связи между этими отправлениями и анатомическими особенностями осуществляющего их элемента структуры. По представлениям Габерланда, в каждой клетке или ткани можно обнаружить более или менее тесную зависимость между физиологическими функциями и анатомическим строением. Все явления жизни любого организма в конечном итоге обладают характером некоторой координации. Координацию между функцией и структурой называют приспособлением структуры к выполнению той или другой функции. Можно различать, по крайней мере, два типа приспособлений: первый – собственно физиологическое приспособление, состоящее в установлении соответствия анатомического строения с функциями жизни вообще; второй – экологическое приспособление, являющееся следствием отношения организма к окружающей среде. В связи с изменениями условий среды должна меняться и структура, т.е. структура есть нечто пластичное, причем пластичности присущ тот или другой размах. Необходимо изучать степень пластичности структуры, влияние ее особенностей на весь комплекс жизненных отправлений организма. Исходя из того, что между структурой и функциями (во всяком случае, интенсивностью ее) должна существовать некоторая координация, можно надеяться, на основании изучения особенностей и общего характера структуры, получить представление и об особенностях деталей основных физиологических процессов, происходящих в организме (189, с. 464).

Таким образом, лаборатория анатомии растений, созданная В.Г. Александровым, продолжает существовать, но в ней проводятся исследования растительных клеток и тканей уже на более высоком (ультраструктурном) уровне. Намеченные направления исследований и идеи В.Г. развиваются и воплощаются в исследованиях его учеников и последователей, к числу которых относит себя и автор этой книги.

Основные даты жизни и деятельности В.Г. Александрова

- 1887 г.** – **24 мая (6 июня)** родился в С.-Петербурге.
- 1891 г.** – умерла мать.
- 1903 г.** – окончил 4-классное городское училище С.-Петербурга.
- 1907 г.** – сдал экстерном экзамены на аттестат зрелости.
- 1908–1912 гг.** – обучение на физико-математическом факультете Императорского С.-Петербургского университета.
- 1912–1915 гг.** – оставлен при кафедре ботаники физико-математического факультета С.-Петербургского университета для подготовки к профессорской и преподавательской деятельности под руководством В.И. Палладина и начал самостоятельную научную деятельность.
- 1915 г.** – приглашен профессором Н.А. Максимовым в Тифлис.
- 1915–1919 гг.** – ассистент лаборатории анатомии и физиологии растений в Тифлисском Ботаническом саду.
- 1919–1927 гг.** – заведующий этой же лабораторией.
- 1922–23 гг.** – женился на О.Г. Тархановой.
- 1924 г.** – рождение сына Григория.
- 1927 г.** – утвержден в ученом звании профессора решением Государственного Ученого Совета Наркомпроса РСФСР.
- 1927–1929 гг.** – профессор кафедры анатомии и физиологии растений в Томском государственном университете.
- 1926 г.** – знакомство с Н.И. Вавиловым.
- 1929–1941 гг.** – работает в ВИР.
- 1929 г.** – ученый специалист, заведующий лабораторией по секции анатомии ВИР.
- 1933 г.** – вышло первое издание учебника по анатомии растений.
- 1934 г.** – решением квалификационной комиссии ВАСХНИЛ присуждена ученая степень доктора биологических наук. В этом же году назначен членом Научного Совета по сектору в ВИРе.
- 1937, 1954 г.** – переиздание учебника.
- 1941–1963 гг.** – работает в БИН.
- 1942 г.** – во время блокады погибают жена и сын, эвакуация в Казань.
- 1944 г.** – женился на А.Д. Зиновой, сотруднице БИН.
- 1945 г.** – 4 апреля, – награжден медалью «За оборону Ленинграда».
- 1945 г.** – 6 июня награжден орденом Трудового Красного Знамени за достижения в области науки.

- 1945** г. – 22 декабря награжден медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.»,
- 1945** г. – рождение дочери Ольги.
- 1946–1948** гг. – заведующий лабораторией анатомии и морфологии БИН
- 1947** г. – организовал Всесоюзное совещание по морфологии и анатомии растений, которое явилось «смотром сил» отечественных морфологов.
- 1948** г. – утвержден заведующим отделом анатомии и морфологии БИН.
- 1953** г. – 19 сентября награжден орденом Ленина за выслугу лет и безупречную работу.
- 1955** г. – организовал при Всесоюзном ботаническом обществе секцию морфологии и анатомии растений.
- 1958** г. – 10 марта награжден медалью «В память 250-летия Ленинграда».
- 1960–1962** гг. – заведующий лабораторией анатомии и морфологии БИН.
- 1963** г. – вышел на пенсию.
- 1964** г. – 16 января скончался в Ленинграде.

Приложение 1

Главы из книги «Введение в морфологию цветка покрытосеменных растений» [211]

Примечание. Текст рукописи приводится в оригинальном виде. Номера рисунков в приведенных главах соответствуют оригиналу рукописи. В тексте приводятся только те рисунки, которые не были опубликованы в работах В.Г. Александрова или других авторов. В местах цитирования рисунков из работ, даны ссылки на эти работы. Рисунки, приложенные к рукописи, выполнены А.В. Добротворской и хранятся в архиве БИН.

От авторов

Не подлежит сомнению, что знание общих закономерностей, согласно которым организуются и распределяются в цветке все его части, имеет немалое значение как в чисто познавательном, так и в народно-хозяйственном отношении. Выяснение пределов пластичности отдельных органов цветка и характера их взаимоотношений друг с другом в процессе развития, а также разнообразия форм одного и того же органа в различных семействах должны дать в некоторой мере отчетливое представление о динамике организации цветка, как системы органов, вполне определенно сложившейся к современной эпохе жизни земли. Лишь достаточно разносторонняя осведомленность в том, насколько велико разнообразие форм, принимаемых одними и теми же органами цветка у различных растений, а также представление о направленности процессов изменения этих форм в филогенетической перспективе, приводят практиков селекционеров к сознанию необходимости критического отношения в оценке как проводимых экспериментов при работе, так и полученных результатов различного рода воздействий на растения (яровизация, облучение, обработка микроэлементами и пр.).

Познание сущности организации цветка может достигаться весьма различными методами. Наиболее удовлетворяющим в первую очередь запросам ознакомления с предметом исследования является чисто описательный или органографический метод. Следующей ступенью в развитии понимания многосторонности организации цветка представляется эволюционная морфология, вскрывающая пути развития цветка и

выявляющая морфологическую сущность каждого органа в соответствии с осуществлением основного плана строения и функциями цветка. Третьим разделом изучения организации цветка должна быть экспериментальная морфология.

В настоящем труде мы излагаем в весьма краткой форме результаты исследований и ознакомления с литературой по строению частей цветка покрытосеменных растений. Описание строения частей или органов цветка носит название орнанографии. Орнанография цветка, выполненная в широком плане описания всего разнообразия форм его органов у всех растений должна быть грандиозным по объему трудом, едва ли выполнимым небольшим коллективом сотрудников. Наша задача была значительно ограниченнее – дать краткое введение к подготовленному коллективом сотрудников лаборатории морфологии и анатомии растений Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР труду по эволюционной морфологии цветка, а также наиболее очевидных проявлений взаимозависимости в его организации.

В зарубежной литературе есть обширные труды по орнанографии растений, с описанием строения органов, включая цветок. Это труды Декандоля, Гёбеля, Веленовского, Тролля. Таких трудов на русском языке нет. Существуют лишь краткие руководства, типа учебников, по общей морфологии растений, не считая весьма кратких и неполных сведений по этому разделу ботаники в общих курсах ботаники и в курсах систематики растений. Примеры – труды [246 и 245], а также [236]. Первые два из упоминаемых авторов, поставив своей задачей охватить всю морфологию растений в одной небольшой по размерам книжке, представляют, однако, далеко не полно предмет изложения и в настоящее время должны быть признанными несколько устаревшими. Специально морфологии растений с включением анатомии посвящен т. I руководства по ботанике Л.И. Курсанова, Н.А. Комарницкого, К.И. Мейера, В.Ф. Раздорского и А.А. Уранова [239]. Основное, в чем можно упрекнуть этот труд, – отсутствие оригинального материала. Том представляет собой лишь компиляцию, извлеченную из довольно хорошо известных руководств по ботанике и морфологии растений, тоже далек от удовлетворяющей полноты.

Производя ряд лет исследования по морфологии цветка покрытосеменных растений, изучая специальную литературу вопроса, мы могли, наряду с позаимствованным материалом, привести значительную долю оригинальных иллюстраций, а также свои суждения по некоторым разделам морфологии цветка, различных сторон развития и организации его, возникшие при исследовании. Поэтому наш труд, хотя далеко не вполне оригинален, все же отражает собой наше понимание закономерностей, управляющих процессами формирования цветка, как в онтогенезе, так и в филогенезе, приводящих к тому, что осуществляется, повторяясь, год за годом в своих существенных чертах, у современных цветковых растений.

Исходя из таких основных представлений на природу цветка покрытосеменных растений, мы видим в нем не только итог определенных

легко изменяющихся образовательных процессов, но и взаимосвязанную систему органов, всегда возникающих в определенных сочетаниях для постоянно повторяющегося акта воспроизведения потомства.

При подготовке настоящего труда, нам, сотрудникам коллектива фитоморфологов крупнейшего научно-исследовательского учреждения – Ботанического института им. В.Л. Комарова Академии наук СССР, предоставлены были достаточно благоприятные условия. Наиболее ценным условием является возможность получать обильный материал для исследований. Оранжереи БИН, хотя полностью и не восстановленные после разрушений бомбардировкой и обстрелами фашистской армии в период блокады Ленинграда и еще не заполненные прежним богатством растительных коллекций закрытого грунта, все же дали нам возможность исследовать цветки многих тропических растений. Растения открытого грунта, выращиваемые в парке БИН, значительно дополняли то, что мы могли получить из оранжерей. Затем – советские субтропики Закавказья с богатыми коллекциями Сочи, Адлера, Сухуми и Батуми, и, наконец, флора ряда мест умеренной климатической зоны СССР, в особенности окрестностей Ленинграда. Ценнейшим подспорьем в исследованиях была также богатая библиотека БИН.

Вполне понятно, что в кратком описании организации цветка, основ его морфологии, мы не смогли охватить всей полноты объема этой области ботаники. Но к этому мы и не стремились, полагая более целесообразным несколько подробнее остановиться, например, на рассмотрении таких важных и, по нашему мнению, недостаточно освещенных в учебной литературе вопросов, как учение о диаграммах цветка, цветке злаков, так называемом метаморфозе цветочных органов и махровости цветка. В последнее время авторы «Введения в морфологию цветка покрытосеменных растений» участвовали в разработке указанных разделов своими собственными исследованиями и, как «очевидцы», должны были подметить те достаточно важные детали, которые не всегда в должной степени воспринимаются при ознакомлении с предметом только по литературе, хотя они и отмечаются в ней.

Однако от того, как, например, понимать «метаморфоз» органов цветка и махровость цветков, зависит представление не только об онтогенезе цветка, но и самом происхождении, как цветка, так и цветковых растений (их филогении). Современные гипотезы о происхождении цветка, даже такие наиболее логичные и распространенные, как стробильная и теломная, при всем их остроумии и подкупающем глубокомыслии, не могут быть признаны удовлетворительными в самом существе своем. Слишком недостаточно мы знаем о сущности закономерностей процессов формирования такой сложной организации, как цветок, чтобы создать единую вполне обоснованную гипотезу о происхождении цветка, приближающуюся к теории. Все гипотезы о происхождении цветка, не исключая вышеупомянутых, базируются на чисто спекулятивных соображениях, которые почти никогда не удается достаточно безупречно обосновать фактическими данными. Уже самое существование нескольких гипотез, притом весьма дискуссионных и противоре-

чащих друг другу, показывает, что создание теории происхождения цветка, взамен гипотез, еще дело будущего.

Приводимая в списке литература ограничена лишь указанием наиболее близко касающихся к разбираемым в нашем труде вопросам. Более подробный список литературы по морфологии и органографии цветка вообще будет дан в монографии (коллективном труде) сотрудников лаборатории морфологии и анатомии БИН.

Среди рисунков, преимущественно оригинальных, составляющих основную массу иллюстративного материала книги, есть сравнительно небольшое число рисунков, заимствованных из трудов различных исследователей, зарубежных фитоморфологов и систематиков, – Веленовского, Гёбеля и Эйхлера, а также Веттштейна и Варминга. Но к заимствованиям из трудов зарубежных авторов мы обращались лишь в случаях, когда были не в состоянии дать, если не лучшее, то равноценное. И все же, даже при заимствовании, мы всегда перерисовывали с оригинала, иногда внося в рисунок незначительные изменения, необходимые, по нашему мнению, для достижения лучшей показательности. Следовательно, и в этом отношении наша книга несет некоторый отпечаток оригинальности. Разумеется, что в подписях под рисунками всегда указан автор оригинала.

Введение в морфологию цветка покрытосеменных растений предназначено для студентов и аспирантов, специализирующихся по ботаническим дисциплинам, а также для преподавателей вузов и работников научно-исследовательских учреждений.

Почти полное отсутствие в научной и учебной литературе на русском языке трудов по общему, но несколько более подробному, описанию организации цветка и всеобщее признание необходимости опубликовать хотя бы краткую сводку по этому разделу ботаники, с учетом современного состояния наших представлений о морфологии цветка, явилось стимулом к составлению настоящего труда.

Авторы вполне отчетливо сознают всю неполноту и несовершенство «Введения в морфологию цветка покрытосеменных растений», надеясь с помощью критических замечаний тех товарищей по какой-либо ботанической специальности, кто возьмет на себя труд не только ознакомиться с содержанием книги, но и по существу оценить ее, в будущих изданиях произвести желательные исправления и дополнения. Нельзя не согласиться с тем, что впервые написать книгу, да еще по такому далеко не сложившемуся в определенных достаточно отчетливых представлениях разделу ботаники, как морфология цветка, и при этом удовлетворяющую соответствующим запросам, не легко.

В заключение авторы позволяют себе выразить искреннюю благодарность проф. Ленинградского университета В.К. Василевской за ценные замечания по поводу содержания книги, а также проф. Московского университета Ф.М. Куперман, как за просмотр и оценку книги, так и за согласие взять на себя труд редактирования ее.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова
Акад. наук СССР. Ленинград.

Введение

То, что мы называем цветком покрытосеменных растений, образование общеизвестное, при этом весьма характерное по своему своеобразию, и в то же время поддающееся с большим трудом точному определению, в особенности с позиций самой фитоморфологии.

Основная трудность точного и для всех ботаников приемлемого определения – что такое цветок как морфологическое понятие, заключается в необходимости создания наиболее вероятной и общеприемлемой теории происхождения цветка.

Разумеется, такое сложное образование, с поразительными примерами признаков приспособления к разнообразнейшим проявлениям развития, существования и осуществления важнейшей функции семенного размножения, как цветок покрытосеменных растений, не мог возникнуть сразу со всеми, присущими ему, признаками и свойствами. Даже наиболее примитивная форма цветка могла возникнуть лишь как результат многовекового процесса общебиологического эволюционного приспособления. Однако остатки растений прежних геологических эпох, в особенности их органов размножения, слишком неполны и не всегда с достоверностью определяемы, чтобы по ним было можно с достаточной отчетливостью наметить историю возникновения и развития цветка растений современной эпохи.

Относительно происхождения цветка покрытосеменных и его морфологической природы, в частности, например, в отношении того, осевого или аппендикулярного происхождения отдельные члены цветка, существуют только предположения, опирающиеся на ряд разрозненных фактов, полученных при изучении истории развития цветков современных растений и лишь сопоставлений с организацией цветков ископаемых растительных форм. Обоснованием в создании гипотез о происхождении цветка в значительной мере послужили более или менее остроумные спекулятивные соображения.

Критический разбор двух наиболее распространенных и разработанных теорий (вернее, гипотез) происхождения цветка, стробильной и теломной, будет дан в специальной отдельной работе одного из разделов эволюционной морфологии цветка. Поэтому в нашем кратком рассмотрении ряда примеров организации цветка из его частей мы ограничимся лишь описанием их.

Известно, что различным частям цветка присуще свойство принимать разнообразнейшие формы в соответствии с их ролью в цветке и в зависимости от условий, при которых они развивались. Вследствие этого возникает такое большое разнообразие цветков у цветковых растений, что для описания и классификации их потребуется исключительно много труда и времени. Это относительно так называемых нормальных цветков. Если же принять во внимание возможность возникновения, как в природных условиях, так и при культивировании, различных форм цветков, усложненных различными видами сростаний, разрастающийся тех или других частей цветка в рудиментарное состояние, замена

одних органов другими и т.д., то разнообразие примеров различной организации цветков увеличится в неподдающемся по своей грандиозности учету числе.

Так как без какой-либо определенной точки зрения на природу частей цветка и, вместе с этим, на их происхождение, совершенно невозможно даже приступить к простому описанию общих принципов его организации, то мы примем изредка и отчасти за основу точку зрения стробильной гипотезы. Последняя, по признанию многих исследователей, наиболее разработана в смысле привлечения для обоснования ее наибольшего количества фактического материала из различных случаев биологии цветка. По существу своему, стробильная гипотеза, базирующаяся на фактах, полученных при исследованиях цветков ныне живущих растений, достаточно удовлетворяет задачам описательной морфологии (органографии).

Пользуясь, как и ряд других исследователей, в известной мере, терминологией, применяемой сторонниками стробильной гипотезы, мы, однако, не можем признать целиком позиции этой гипотезы. По нашему мнению, например, нельзя согласиться с основным положением стробильной гипотезы, как представлять себе самую морфологическую сущность цветка. С точки зрения этой гипотезы цветок есть укороченный побег, несущий ряд различно измененных листовых органов: одни из них, производящие мега- и микроспоры, специально приспособлены для оплодотворения и последующего развития начальных стадий образований, возникающих в результате оплодотворения; эти видоизмененные листья есть спорофиллы – фертильные цветолистья. Другие видоизмененные листья, участвующие в формировании цветка, образуют защитные покровы для спорофиллов, они стерильны.

Согласно современным воззрениям на природу цветка покрытосеменных, различные отдельные части его рассматриваются некоторыми исследователями не как видоизмененные листья – цветолистья, а лишь как образования листоподобной природы. Тождественность листьям мыслится как листовая природа. Разумеется, только что указанная точка зрения на природу организующих цветок частей, должна изменить и общее понимание самого цветка. Во всяком случае, нет серьезных оснований уподоблять его облиственному побегу. Однако и во второй точке зрения на морфологическую сущность цветка тоже не мало спекулятивных элементов. Ниже мы еще вернемся к более подробному рассмотрению этого существенного вопроса морфологии цветка.

В согласии с несколько изменившимися взглядами на сущность организации цветка должна быть выработана и соответствующая терминология. Так микроспорофилл рациональнее называть микроспорангиефор, плодолистик – мегаспорангиефор или просто плодник и т.п. Следует, однако, отметить, что такие термины, как микро- и мегаспорофилл (макроспорофилл), плодолистик, достаточно отчетливо передают не только идею о родственности между собой частей цветка, но и представление об их взаимном расположении и так прочно вошли в обиход науки, что в ряде случаев не ощущается настоящей необходимости

заменить их другими. Настолько привыкли к ним при продолжительном употреблении. Несомненно, содержание понятий, передаваемых этими терминами, нередко вполне определенно отличается от тех представлений, которые были поводом для создания термина. В науке, в частности – в ботанике, прочно сохраняется не малое количество совершенно устарелых терминов. Например, самое понятие «клетка», термин, созданный в латинской транскрипции почти 300 лет тому назад, в настоящее время означает совсем другое, что под ним подразумевал один из основоположников анатомии растений Роберт Гук. При всем этом, его никто не думает заменить новым, более совершенным.

В цветке покрытосеменных, при первом ознакомлении с ним, можно представить себе более или менее отчетливо выявленными три основных функции, тесно связанных друг с другом: 1) подготовка органов, участвующих в оплодотворении, к их деятельному состоянию – образование микро- и мегаспорангиефоров; 2) оплодотворение и образование из зиготы зачатков новых индивидуальностей растительных организмов – зародышей; 3) развитие системы образований, предназначенных к защите органов полового воспроизведения, а также потомства в начальных стадиях его развития. В соответствии с общими функциями органов цветка, нормально организованный цветок состоит из: а) околоцветника, аппарата, прежде всего защитного, представляющего собой покровы цветка, в котором различают чашечку, состоящую из чашелистиков (сепалей), и венчик, состоящий из лепестков (петалей); б) андрогцея, состоящего из тычинок (микроспорангиефоров) и различных дополнительных к ним образований; в) гинецея, организованного в основной части своей завязью, состоящей из мегаспорангиефоров (плодников или, как привыкли в последнее время их называть, плодолистиков), с соответственными придатками.

Все части цветка развиваются нормально в закономерном взаимном физиологическом контакте друг с другом, воздействуя друг на друга каждый своим обменом веществ и тем, осуществляя во время развития соответственные формообразовательные соотношения. При нарушении нормальных (обычных) соотношений в физиологии развития формообразовательные закономерности для каждой части цветка в той или другой степени меняются и могут возникать так называемые переходные или промежуточные формы между ними. Такие переходные формы, в зависимости от условий развития цветка, могут формироваться или одновременно с формированием «нормальных» частей цветка или же полностью заменять последние. Например, хорошо известно образование вместо нормальных чашелистиков очень похожих как по строению, так и по окраске на лепестки, так называемых лепестковидных чашелистиков, происходящее чаще всего у цветков с простым околоцветником. Происходит как бы петалоидация чашелистиков или петалоидное превращение их. Наоборот, может происходить также как бы замена и полная имитация чашелистиками лепестков при недоразвитии венчика. Так же хорошо известны «промежуточные формы» между тычинками и лепестками в цветках различных Нимфейных, напри-

мер, у так называемой водяной лилии. Вышеперечисленные явления относятся к категории «нормальных», так как неизменно встречаются в природе у растений, произрастающих свободно в их естественных местообитаниях, неизменно повторяясь из года в год. Но еще шире размах таких «превращений» в тератологических цветках, в особенности при формировании махровых цветков. «Петалоидация тычинок» в явлениях махровости – наиболее обычна. Неоднократно наблюдались случаи образования вместо тычинок мегаспорангиефоров (плодников), пример – у мака; вместо плодников – настоящих листьев, у ползучего клевера, *Trifolium repens*, а также в цветках моркови. Большой фактический материал, регистрирующий результаты изменения направления развития различных частей цветка при махровости, приводится в исследованиях советского исследователя В.Х. Тутаюк [244].

Очень интересный пример «превращения» тычинок цветка ивы в плодник и завязь показан Гебелем. На нашем рис.1 дается копия с рис. 1915 Гёбеля [250], изображающего «превращение» тычинок у *Salix cinerea*: 1 – мужской цветок с кроющим листом и нектарием; 2 – оженственный мужской цветок; 3 и 4 – промежуточные формы от мужского к женскому цветку, где Се означает семязачаток, Ст – столбик с рыльцем, а П – ткань плаценты.

По наблюдениям Е.И. Штейнберг [247] над цветками *Phyllocladus caerulea*, произрастающей в Хибинском горном массиве на Кольском полуострове, из семейства Вересковых, в тератологических цветках «нередко часть чашелистиков или половина одного чашелистика приобретает цвет и консистенцию стеблевых листьев» (с. 488).

Нам нередко приходилось наблюдать у ломоноса (*Clematis atragene*) с сиреневыми цветками, как ближайшие к цветку зеленые стеблевые листья принимали окраску и структуру, свойственные листочкам околоцветника. Причем, измененную структуру и окраску редко приобретал такой листочек целиком, а лишь более или менее значительная часть его. Околоцветник ломоноса простой, состоит из лепестков, без чашечки. Вообще таких примеров можно привести не мало.

В упомянутых двух типах изменений, т.е. возникновении как бы промежуточных форм между чашелистиками и стеблевыми листьями с одной стороны, верхними листьями и листочками околоцветника – с другой, определенно проявляется изменение условий развития листовых и листовидных органов или группирующихся около цветка или входящих в состав околоцветника. По существу, термин «околоцветник» (*Perianthium*) тоже не совсем точен: «околоцветник» – не входящий в состав цветка, а расположенный вокруг или около цветка.

В случаях тератологических изменений в цветках, вызываемых различными причинами, «превращения» одних цветочных органов в другие имеют то прогрессивный, то регрессивный характер, т.е. распространяясь от верхних мутовок или циклов цветка к нижним, и – наоборот, по направлению к верхушке цветка. Все такие изменения можно вызвать и экспериментальным путем. Сосудистая система, входя из оси (цветоножки) в цветок, дает ответвления во все части цветка, осуществляя

этим более облегченную физиологическую связь членов каждой мутовки с членами других мутовок. Цветок действительно представляет собой единую систему взаимосвязанных органов.

Части цветка расположены на цветочной оси не во всех цветках совершенно одинаково. В первую очередь, различают три типа в распределении частей одного и того же цветка. Если цветок может быть разделен на две совершенно одинаковые половины любой плоскостью, проходящей через ось цветка в продольном направлении, то цветок такой организации называют правильным или актиноморфным. Если же деление на две одинаковых половины может быть осуществлено только лишь одной плоскостью, проходящей через ось цветка, то такой цветок называют симметричным или зигоморфным. Когда цветок нельзя разделить проходящей через ось плоскостью на тождественные половины ни в одном направлении, его называют неправильным. Однако такие цветки редки, по сравнению с двумя первыми типами. Вообще в распределении частей цветка преобладает та или другая степень симметричности. В этом отношении цветок несколько уподобляется телам кристаллической структуры.

Правильный и симметричный типы цветков встречаются у растений примерно в одинаковом числе, распределяясь по различным семействам. Часто какой-либо один из этих типов характерен для определенных семейств. Так правильные цветки сплошь или в большинстве свойственны следующим обширным семействам: Лилейные, Ситниковые, Мареновые, Первоцветные, Толстянковые, Розовые, Крестоцветные, Мальвовые. Зигоморфными цветками выделяются Губоцветные, Норичниковые, Орхидные. В семействах Пасленовые, Бурачниковые, Амариллисовые имеются и правильные и симметричные цветки.

Согласно общепринятому мнению, правильный тип цветка более первичный, из которого в течение времени вследствие воздействия различных факторов возникли цветки симметричного типа. В природных условиях можно легко наблюдать примеры перехода правильных цветков в симметричные. В корзинках Сложноцветных, где цветки отчетливо делятся на периферически расположенные (краевые) язычковые, симметричные, и расположенные конутри от краевых – трубчатые, актиноморфные, нередко можно бывает наблюдать переходы между зигоморфными и актиноморфными цветками (цветки василька, цико́рия и др.). У некоторых ястребинок (*Hieracium*) в тератологически изменившихся корзинках наблюдали, что язычковые цветки, составляющие соцветие этих растений, заменяются трубчатыми – правильными. При этом, цветки частных зонтиков, расположенных в центре соцветия, почти актиноморфны, цветки же периферических частных зонтиков, наоборот, сильно зигоморфны. В последнем примере, фактором, обуславливающим степень зигоморфности отдельных цветков Зонтичных, будет в значительной доле местоположение цветков в общем соцветии.

Степень зигоморфности бывает выражена различно: сильная и слабая. На слабозигоморфных цветках часто определенно видно, как зигоморфность постепенно развивается из актиноморфности.

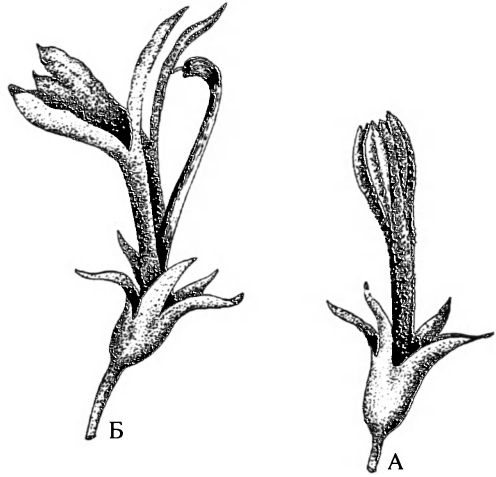
Рис. 4. *Lobelia sessilifolia*

А – начало развития цветка, Б –
зигоморфность зрелого цветка
становится общей

Нередко зигоморфная организация распространяется лишь на венчик и андроцей, чашечка и гинецей остаются актиноморфными. Вообще, цветки, у которых лишь некоторые циклы зигоморфны, встречаются очень часто. Примеры таких цветков можно наблюдать почти у всех видов семейства Ослинниковых, причем с

различными проявлениями признаков зигоморфности. У иван-чая (*Chamaenerium angustifolium*) актиноморфность нарушается в основном сильным отгибом столбика и отчасти тычинок книзу. Загибающийся столбик раздвигает в стороны лепестки. Так как разрастание лепестков продолжается и после формирования гинецея, то отгибающее воздействие столбика сказывается на окончательной организации венчика, создавая его зигоморфность. У кларкии (*Clarkia pulchella*) зигоморфность венчика получается лишь вследствие неравномерного расположения совершенно одинаково построенных лепестков (рис. 2 из [261]). Вполне актиноморфные цветки золототысячника (*Erythraea centaureum*) из сем. Горечавковых становятся зигоморфными лишь вследствие того, что тычинки со столбиком, в особенности – последний, отодвинуты к краям венчика (рис. 3 из [237]). У лобелии сидячелистной (*Lobelia sessilifolia*, рис. 4) актиноморфна только чашечка и то лишь вначале развития цветка (фиг. А на рис. 4). При дальнейшем развитии цветка зигоморфность становится общей (фиг. Б на рис. 4).

Следовательно, во всех вышеприведенных случаях, зигоморфность по существу есть результат неравномерного разрастания каких-либо членов цветка по отношению к другим. Зигоморфность в действительности есть явление вторичного порядка. Относительная легкость возникновения зигоморфности представляет собой одно из свидетельств значительной степени пластичности цветка. Плоскость (воображаемая), разделяющая зигоморфный цветок на две симметричные половинки, называется симметралью. Она является подобием тоже в известной степени воображаемой оси, вокруг которой ориентируются при своем развитии части цветка. В конусе нарастания цветка материальная ось представлена окончанием оси цветоносного побега, несущим зачатки (бугорки) частей цветка, но чтобы с большей легкостью представить себе сопоставления о различных сторонах симметрии цветка, ось его



мыслится как геометрическое построение. Симметриальная плоскость, хотя и воображаемая, также способствует более действенному представлению о симметрии, в особенности, когда на частях цветка, как, например, чашелистиках и лепестках, образуются различные выросты, в виде лопастей, губообразных выступов и т.п. Образование таких выростов обуславливает почти бесконечное разнообразие облика и форм цветка. Естественно, что на симметрии цветка существенно отражается четное или нечетное число членов каждой цветочной мутовки (чаще всего – 4 или 5). При четном числе членов в мутовке, например при четырехмерности цветка, симметрия его представляется легко даже при наличии разнообразных по форме и размерам выростов на частях околоцветника. Причем такие выросты, в случаях, если они широки или плосковытянуты, называемые губами, образуются одинаковым числом членов мутовки. Так, при развитии двух губ цветком, верхней и нижней, и в случаях участия в образовании их путем слияния больше одного члена мутовки, в процесс вовлекается со стороны венчика и чашечки одинаковое число членов.

Сложнее такие соотношения слагаются при нечетном числе членов мутовок в цветке. В наиболее распространенных пятичленных цветках, при образовании губы срastаются по два и по три члена того или другого круга околоцветника. На рис. 5 [из 262] изображен цветок *Lamium maculatum*, у которого образовано две губы: нижняя – путем слияния двух членов венчика, и верхняя, в виде шлема, – результат срastания трех членов, следы чего видны в виде трех зубчиков. У мяты (рис. 6) три лепестка срastались лишь основаниями, два же остальных лепестка срastались полностью, оставив заметными два зубчика. Встречаются цветки, у которых из 5 лепестков в одну верхнюю губу срastается 4, а один остается свободным, как у жимолости (рис. 7, из [239, 240]). У Губоцветных наблюдается такая же комбинация: у живучки (*Ajuga reptans*, рис. 8, из [239, 240]) нижняя губа образована путем срastания 4 лепестков, верхняя – почти редуцирована. У Сложноцветных тоже можно найти следы слияния трех лепестков в одну губу среди язычковых цветков (рис. 9, южно-американское растение *Pachylaena atriplicifolia*).

Часто происходит, что лепесток, расположенный в плоскости, делящей цветок на две симметричные части, т.е. в симметрале, не только отличается своим обликом от прочих лепестков цветка, но образует на наружной стороне своей конический вырост той или другой длины, называемый шпорцем. Пример – цветок льнянки, изображенный на рис. 10 [из 262]. Очень длинные шпорцы образуются в цветках Орхидных. Иногда шпорцы развиваются на всех лепестках, цветок становится по существу правильным, как, например, среди представителей рода *Aquilegia* (рис. 11, из [237]), у которых каждый лепесток имеет по длинному шпорцу, выполняющему роль нектариев. Нектароносность присуща почти всем шпорцам цветков других растений.

Бывают случаи, когда своеобразие облика цветка и его организации создаются срastанием не только лепестков, а также образованием выростов на чашелистиках. В роде *Aconitum* чашелистики принимают

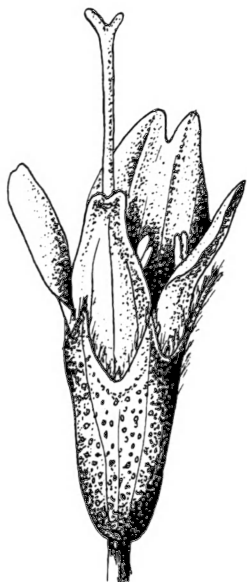


Рис. 6. *Mentha piperita*

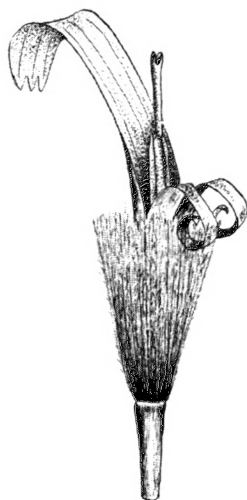


Рис. 9. *Pachylaena atriplicifolia*

шлемовидную форму, а по окраске вполне уподобляются лепесткам. Но чаще всего чашелистики разрастаются уже после оплодотворения, при образовании и созревании плодов. Сильно разрастаются чашелистики у некоторых представителей рода *Malva*. Чашечка *Physalis alkekengi* из сем. Пасленовых не только сильно разрастается, полностью облекая ягодообразный плод, но принимает ярко оранжевую окраску, подобную окраске плода.

В формировании зигоморфности очень показательны участие членов околоцветника. В ряде примеров зигоморфность и ограничивается только околоцветником, но не редки случаи, когда зигоморфность отражается во всех частях цветка. Степень выраженности зигоморфии цветка проявляется не только силой изменения размеров и формы членов каждой мутовки цветка, но и числом мутовок, вовлеченных в формирование зигоморфности. Поэтому отличают слабую и сильную зигоморфность. При сильной зигоморфности цветка некоторые части его совершенно угнетаются в своем развитии. Как общее правило, в зигоморфных цветках Губоцветных недоразвивается одна тычинка, а в роде *Salvia* – даже три. В зигоморфных цветках из сем. Пасленовых, таких растений, как *Schizanthus pinnatus* из свойственных нормально этому семейству пяти тычинок две сильно угнетены в развитии, а от одной остается лишь незначительной величины рудимент (рис. 12). Иногда редукция андроеца доходит до одной тычинки (*Centranthus ruber* сем. Валериановых, рис. 13 из [261]).

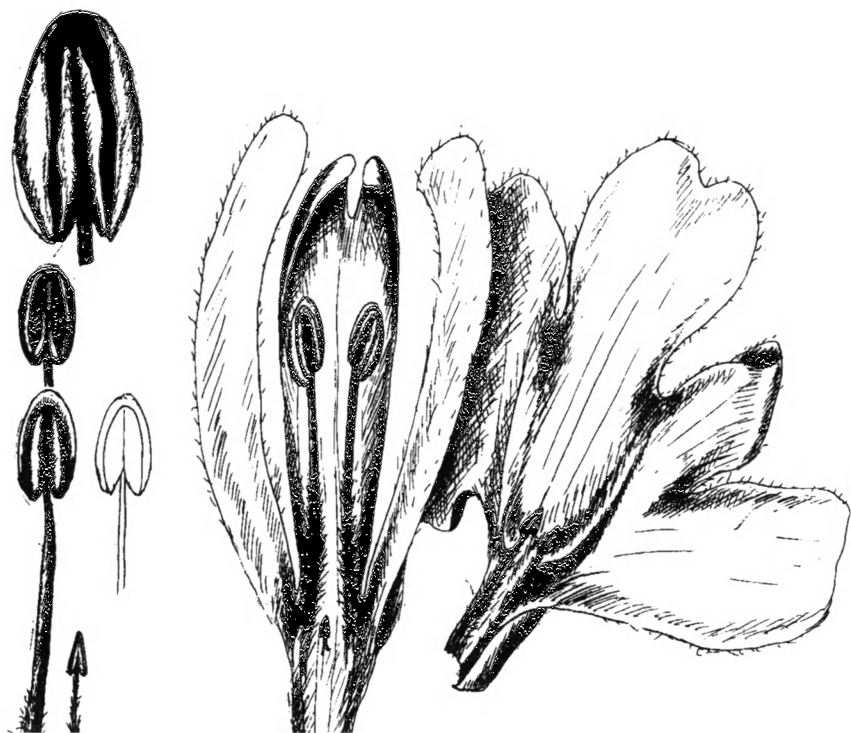


Рис. 12. *Schizanthus pinnatus*

При образовании зигоморфных цветков редукция числа тычинок происходит как у двудольных, так и у однодольных. В этом отношении интересны Орхидные, у которых число тычинок, вместо шести, чаще всего доводится до одной. Особенно много отклонений от нормальных типов в формировании цветка наблюдается у растений тропических мест обитания, например, в семействах: Имбирные, Канновые, Марантовые и др. Углубление зигоморфности довольно легко переходит вообще к цветкам неправильной организации. Так, цветки сем. Марантовых вследствие сильной редукции тычинок и образования вместо них различной формы выростов отличаются своей неправильностью (*Marantha bicolor*, рис. 14 из [237]).

Выросты в цветках, развивающиеся вместо тычинок или, во всяком случае, на месте, занимаемом тычинками, принимающие у различных растений разнообразные формы, называются стаминодиями. Когда стаминодии по своему облику не сильно уклоняются от тычинок, их именуют бесплодными тычинками. Нередко стаминодии функционируют как нектарии. Вообще же стаминодии часто возникают там, где происходит редукция тычиночного аппарата цветка. По существу лепестки, развившиеся на местах, предоставленных нормальными соотношениями в раз-

витии цветка, тычинкам, тоже могут быть рассматриваемы как стаминодии. Возможна, однако, и полная редукция тычинок.

У маранты двухцветной, как и у кентрантуса красного (рис. 13), нормально функционирующей остается лишь одна тычинка, но у кентрантуса все тычинки, кроме одной, редуцируются почти не оставляя следов, а у маранты вместо тычинок развиваются и стаминодии и добавочные лепестки. У Имбирных и Капковых пыльник развивается преимущественно тоже только на одной тычинке, прочие же тычинки различным образом видоизменяются, развиваясь в стерильные образования. Естественно, что у таких цветков не может быть и зигоморфности, т.е. симметрии хотя бы в одной плоскости. Формируются несимметричные или неправильные цветки.

В зигоморфных цветках тычинки, часто не превращаясь в стаминодии, только несколько угнетаются в развитии, образуя, однако, редуцированные пыльники. Пример таких цветков с недоразвившимися тычинками представлен на рис. 15 (*Catalpa bignonioides*): две тычинки нормальные, три недоразвитые.

Из вышеприведенных фактов можно создать себе весьма отчетливое представление о высокой степени пластичности самой природы организации цветка. Рассмотрение формирования цветка даже с точки зрения проявления им зигоморфности обнаруживает массу закономерных в своем роде отклонений от нормальных типов.

Каковы причины возникновения зигоморфных и несимметричных цветков? Многие исследователи, рассматривая зигоморфные и несимметричные цветки происшедшими в филогенезе из актиноморфно организованных, стремились с этой точки зрения выяснить причины возникновения зигоморфности. Одни полагали появление зигоморфности в давлении, производимом на цветок во время его развития, происходящем в случаях заложения цветка в соцветии. Действительно, конечные цветки соцветия, как развивающееся более свободно, по сравнению с прочими цветками того же соцветия, часто бывают правильными (явление так называемой пелории), при прочих цветках, остающихся зигоморфными. По мнению других исследователей, одних механических воздействий недостаточно для того, чтобы вызвать образование зигоморфных цветков. Было высказано также предположение, что возможно возникновение зигоморфности обусловлено влиянием геотропизма, наподобие того, как под воздействием последнего образуются дорзовентральные вегетативные органы. Все же до сих пор рационального объяснения возникновения зигоморфности в цветках не дано. Едва ли могут быть приемлемы предположения о внутренних импульсах (зиго-

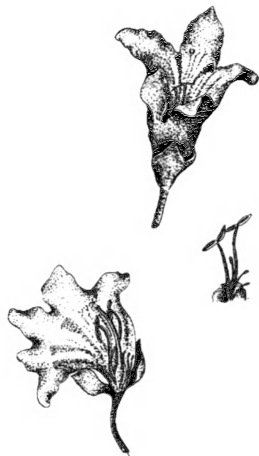


Рис. 15. *Catalpa bignonioides*

морфия конституции по [253]), о существовании в растениях особых творческих импульсов, как прирожденных свойств растительного организма. Благодаря этим чисто метафизически предполагаемым свойствам растение вообще строит свои органы, так же создаются различные виды растений.

Явления зигоморфности по своим проявлениям настолько сложны и разнообразны, что для каждого отдельного случая с трудом можно найти обуславливающие его причины. При этом следует иметь в виду еще одно важное обстоятельство. В ряде случаев зигоморфность могла возникнуть у очень древних предков современных растений, переходя к последним как наследственно передаваемый признак, появившись как следствие воздействия геотропизма. Впоследствии, ближе к современной эпохе, прежние более или менее простые соотношения между зигоморфностью и обуславливающей ее причиной, в силу приспособления к новым условиям существования, могли стать не только значительно сложнее, но в той или иной степени завуалированными.

В общем, можно с определенностью лишь одно утверждать, что боковые цветки в соцветии, развиваются зигоморфными, и что неизвестно случаев зигоморфии конечных цветков на вертикальном стоящем основном стебле или конечных цветков в соцветиях. Напротив, известно много случаев, когда даже боковые цветки кистевидных или гроздевидных соцветий построены совершенно актиноморфно (Крестоцветные, Первоцветные, Вересковые и др.). Если же развивается зигоморфный цветок, занимающий, по-видимому, терминальное положение, то при ближайшем рассмотрении оказывается, что он на самом деле вырос из пазухи листа, будучи прикрепленным, к длинной цветоножке, т.е. боковой (фиалка).

С биологической точки зрения зигоморфность цветков имеет не малое значение как приспособление к перекрестному опылению при помощи насекомых. Однако целесообразность этого явления не всегда бесспорна. Так трудно бывает понять биологическую целесообразность возникновения зигоморфных краевых цветков в соцветиях – корзинках Сложноцветных. Как известно, такие соцветия охотно посещаются насекомыми, но, наверное, лишь ради срединных трубчатых актиноморфных цветков, производящих нередко в достаточном изобилии и нектар и пыльцу. Краевые цветки часто бывают, бесплодны как в отношении пыльцы, так и нектара, при этом, совершенно не имея пестиков. Последнее, прежде всего, относится к цветкам с сильно выраженной зигоморфностью, с хорошо развитыми язычками.

Так же трудно объяснить возникновение зигоморфности в краевых цветках частных зонтиков у Зонтичных. И краевые и срединные цветки в зонтичках имеют почти одинаковое положение, близкое к вертикальному, без взаимного давления.

Итак, возникновение зигоморфности цветков Сложноцветных и Зонтичных нельзя объяснить действием силы геотропизма, в особенности, если вспомнить, что у Сложноцветных нередко все цветки корзин-

ки бывают трубчатыми (в подсемействе трубкоцветных) или язычковыми (в подсемействе язычковых).

Своеобразна зигоморфность у цветков крестоцветного иберис (*Iberis umbellate*, рис. 16). Из четырех чашелистиков, один больше трех других по своим размерам, при чем этот чашелистик расположен против самого большого лепестка венчика. Цветки иберис собраны в зонтиковидные или кистевидные соцветия, зигоморфность их бывает настолько сильно выражена, и в процесс образования зигоморфности вовлекаются все члены цветка, что плоскость симметрии не всегда проведешь. Цветок становится неправильным. Разумеется, объяснять формирование таких цветков действием геотропизма еще меньше было бы оснований, чем для приведенных выше примеров зигоморфности.

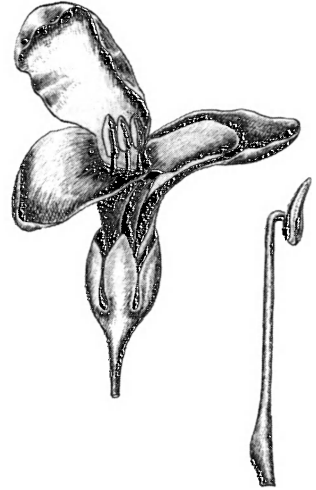


Рис. 16. *Iberis umbellate*

Явление, противоположное зигоморфии, как мы уже указывали, но столь же мало понятное по своей сущности, представляет собой пелория, когда на конце осевого органа у растения, имеющего сплошь зигоморфные цветки, развиваются вполне правильные, актиноморфные. Это явление наблюдал еще Линней на обыкновенной льнянке (*Linaria vulgaris*), опубликовавший в 1742 г. о нем специальный трактат [256], дав явлению название «Пелория». Пелорические цветки образуются почти всегда только как конечные цветки любого цветоносного побега.

Возникновение пелорических цветков среди зигоморфных боковых цветков гроздевидного побега, неоднократно наблюдаемое в практике цветоводства, объясняют следующим образом. Растения, выращенные из семян пелорических цветков, имеют склонность образовывать пелоричными некоторые из боковых цветков соцветия. Вероятность такого предположения подтверждается тем, что в цветочной культуре удается вывести стабильные расы, образующие только пелорические цветки. Пример образования пелорического цветка *Salvia pratensis* с сильно зигоморфными боковыми цветками, приводится на рис. 17 [из 261].

Свойство, выражающееся способностью растения образовывать в одном и том же соцветии цветки актиноморфные и зигоморфные, может быть охарактеризовано общераспространенным термином – диморфизм. По существу этот термин имеет более широкое распространение, будучи, применяем во всех случаях возникновения нескольких форм цветков у одного и того же вида растения.

В природе пелорические цветки или просто – пелории встречаются часто, но отнюдь не всегда, как общее неизменное правило. Некоторые

исследователи рассматривают возникновение пелорий как склонность цветков некоторых растений переходить при изменении некоторых условий развития вместо обычной зигоморфной организации в актиноморфную. Изучая явления пелоричности цветков вскоре выяснили, что некоторые растения обладают свойством многообразной пелории. Например, послужившая Линнею как объект открытия пелоричности льнянка обыкновенная, по описанию Линнея в пелорических цветках обладает правильной чашечкой, трубчатым венчиком с пятилопастной правильной оторочкой у зева и 5 шпорцами снизу, 5-ю одинаковой длины тычинками и одной двухгнездной завязью. В других примерах пелоричности льнянки венчиковая трубка лишена шпорцев.

У одних растений пелоричность цветков встречается часто, у других – редко. Относительно часто пелорические цветки образуются в семействах Губоцветных и Норичниковых. У Губоцветных пелорические цветки большей частью терминальны и тетрамерной организации, реже они бывают пазушными и других числовых соотношений в своем строении. Пелоричные цветки Норичниковых преимущественно пентамерны и очень редко бывают пазушными.

Возникновение пелории объясняли различно. На некоторые сообщения в этом направлении было указано выше. По предположению Линнея, пелория есть результат гибридизации с каким-либо другим видом, но каким – неизвестно. Семейство Норичниковых, к которому относится льнянка обыкновенная, отличается богатством полиморфных родов. Одни исследователи примыкают к мнению Линнея, другие считают, что возникновение пелории есть проявление своего рода болезненности у растения, есть уродливость. Пытались экспериментально вызвать пелорию у растений с зигоморфными цветками, с целью найти указания на существование определенной закономерности, обуславливающей возникновение этого интереснейшего явления. До сих пор такие попытки не дали, каких-либо определенных результатов. Установлено лишь одно, что при смене условий обычного произрастания растений, пелорические цветки образуются чаще. Но сменяющиеся условия должны быть более благоприятными для произрастания растения или представлять некоторый избыток условий, которые принято считать способствующими пышному произрастанию. Однако, вообще, это приводит к возникновению морфологических ненормальностей. Действительно, перенос растения из природных условий в рыхлую и питательную садовую землю постоянно является причиной формирования, по крайней мере, в первые годы культивирования, не только пелоричности, но и других морфологических отклонений от обычной, нормальной, организации цветков.

Известно, что при пересадке растений обрывается некоторое количество корней, а на местах разрывов или разрезов образуются новые, часто более многочисленные корни, доставляющие растению большее количество питательных веществ по сравнению с условиями нормального произрастания растения в природе. Как в отношении развития корневой системы, так и предоставления более плодородной почвы, пе-

ресаженные растения получают избыточное питание, поэтому отличаются усиленным ростом, как вегетативных частей, так и цветков. Возможно, вследствие повышения режима питания верхушка цветоносного побега, в нормальных условиях произрастания растения несколько угнетенная, после пересадки растения в культурную почву развивается дальше, образуя терминальный актиноморфный цветок.

Вполне естественно, что терминальный цветок соцветия развивается актиноморфным, так как сначала развития его геотропическое воздействие на всех частях такого цветка проявляется равномерно. При этом конечный цветок почти свободен от давления на него соседних цветков соцветия по сравнению с тем, что испытывают боковые цветки, в особенности, если соцветие построено компактно. Наиболее ощутимо взаимное давление друг на друга соседних цветков проявляется в молодом состоянии соцветий. Следовательно, пелория есть необходимое следствие соответствующих условий произрастания растений и формирования цветков в соцветии, по существу своему явление нормальное для растений.

Так как вообще в конечных цветках соцветий в плане цветка наблюдается другое число членов в цветочных мутовках (циклах) по сравнению с характером организации боковых цветков, то явление пелории в этом отношении проявляет такую же закономерность. Например, типичные цветки Губоцветных построены по 5-тичленному плану, пелорические же цветки у них редко бывают пентамерными, чаще четырехмерными.

Наиболее склонны к образованию пелорических цветков растения, издавна культивируемые в садах. Хорошо известна и неоднократно описывалась пелория у таких растений, как наперстянка, львиный зев, льнянка.

Цветоложе

В формировании цветков и соцветий, наряду со спорангиеносными органами и так называемыми их покровами, принимают участие также те части осевых органов растения, на которых располагаются спорангиефоры и облекающий их околоцветник. По существу то, что в цветке относят к оси, является неотъемлемой частью цветка, образуя в системе цветка единое целое, в особенности при начальных стадиях развития цветка. Лишь во вполне сформированных цветках и соцветиях ось часто бывает настолько дифференцированной, что может быть рассматриваема, как определенно обособленно сформировавшееся образование. В начале развития цветка все представлено меристемой конуса нарастания его, с наметившимися в виде бугорков, распределенных в определенном порядке соответствующими циклами, зачатков органов цветка. Бугорки или зачатки представляют собой вначале выступы меристематической ткани, структурно почти не отличимой от прочей меристемы конуса нарастания цветка, являющейся также зачатком терминального

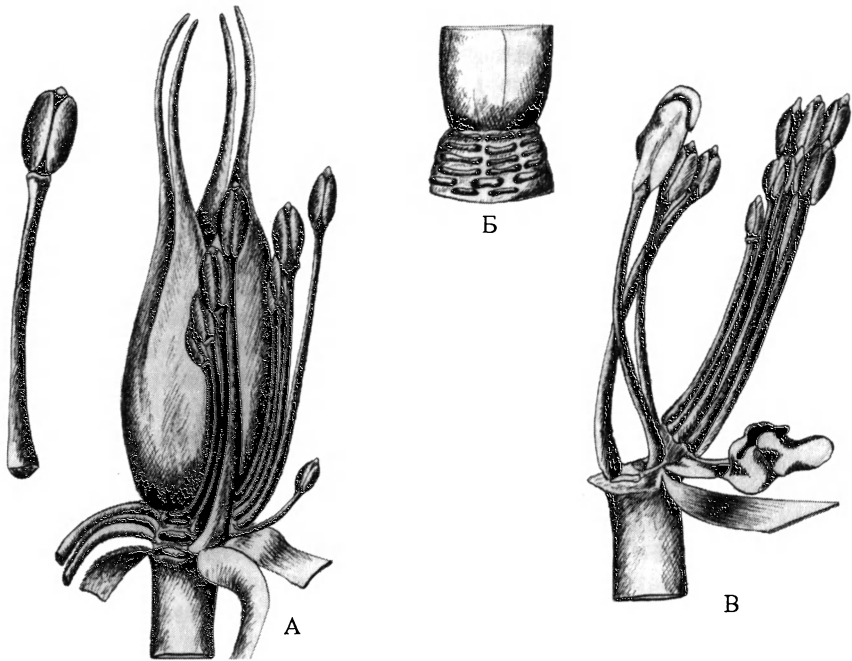


Рис. 18. *Nigella damasceana*

А – бутон, Б – почти цилиндрическое цветоложе, В – тычинки

участка оси, несущей цветок. По мере дифференциации цветка или соцветия, та их часть, к которой прикреплены органы, непосредственно участвующие в оплодотворении и сопряженных с ним процессах, и которую рассматривают как продолжение оси, также разрастается, принимая разнообразные формы. Такая разросшаяся и соответственно дифференцированная оконечность оси, входящая в состав цветка, называется цветоложем.

Существуют достаточно определенные различия в организации цветоложа одиночных цветков и соцветий. В одиночных цветках цветоложе целиком входит в состав цветка, будучи при том апикальным концом цветоножки. Значительно сложнее создаются взаимоотношения между отдельными цветками и частью оси, имеющей отношение к цветку – цветоложем, когда на нем расположено или значительное число отдельных частей цветка или же целые цветки, образуя соцветия.

Если на цветоложе расположено большое число лепестков, тычинок и пестиков, то оно принимает коническую форму или даже цилиндрическую, с более или менее заостренным, округленным концом. Цилиндрическая форма цветоложа наиболее часто образуется при спиральном расположении на нем частей цветка: на рис. 18 изображена часть анализа цветка *Nigella damasceana* («Девичья в зелени»), из сем.

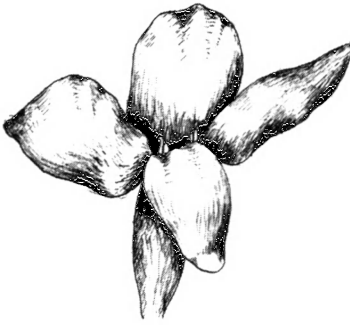


Рис. 19. *Daphne mezereum*

Лютиковых. На фрагменте Б видно почти цилиндрическое цветоложе, испещренное следами спирально расположенных мест прикрепления частей цветка (лепестков) в виде удлиненных ямочек. Цилиндрические вытянутые цветоложа характерны как для цветков некоторых Лютиковых (например, еще, *Myosurus minimus*) и Магнолиевых. У многих растений цветоложе завершается лишь одним гинецеем, вследствие чего получается впечатление, как будто бы пестик представляет собой видоизмененный конец осевого органа, несущего цветок. В таких случаях цветоложе очень укорочено и незначительно выражено. Пример такого цветоложа представлен цветками иван-чая, волчьего лыка (*Daphne mezereum*, рис. 19) и многих других растений.

Часто на цветоложе вырастают различные образования, выполняющие роль нектариев; нередко также цветоложе утолщается вследствие сильного развития железистой ткани, выделяющей нек-

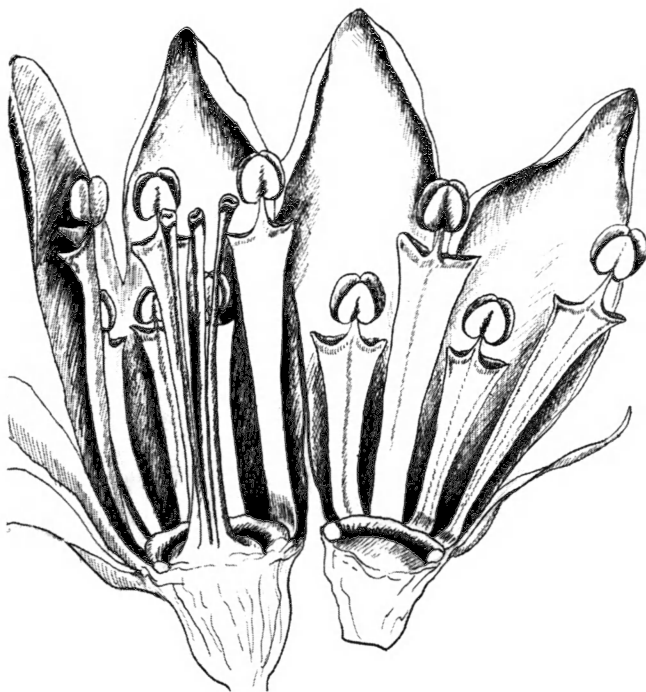


Рис. 20. *Deutzia fortunei*

тар. В последних случаях организация цветоложа усложняется образованием валиков или же различной формы выростов, называемых эффигурациями. Пример валика изображен на рис. 20 (*Deutzia fortunei*, из сем. Камнеломковых). По своей морфологической сущности эффигурации равноценны волоскам или зубчикам, возникающим на различных органах растения: стеблях, листьях, чешуях почек и различных частях цветков. Эффигурации, зачастую достигающие значительных размеров, все же представляют собой простые выросты в том смысле, что они не имеют определенно установившихся облика и формы, т.е. процессы, ведущие к их образованию, не направляются определенными закономерностями. Если можно так выразиться, в морфологическом отношении эффигурации примитивнее волосков, которым во многих случаях бывает присуща настолько характерная форма и размеры, при том достаточно постоянные, что эти признаки могут служить при диагностических исследованиях над растениями дикой и культурной флоры. При всем том, как волоски и зубчики, например, на листьях, нет оснований принимать за самые листья, также эффигурации на цветоложе, представляющем собой собственно расширенную оконечность оси, нет повода рассматривать участками самой оси. Такая постановка вопроса вполне уместна и имеет принципиальное значение в фитоморфологии, потому что ряд исследовате-

лей склонны принимать все такие выросты на цветоножке за выросты оси, а не за выросты на оси.

Следует вообще подчеркнуть, что случаи срастания частей цветка между собой и прирастания их к оси, образования на последней разнообразных эффигураций, затем утолщение, уплощение оконечности оси в области цветка или образование блюдцеподобной полости в ней, являются следствием и отражением многосторонних изменений физиологических взаимоотношений частей цветка с верхушкой оси, превращающейся в цветоножку. Поэтому нередко очень трудно решить, что в цветке принадлежит собственно оси, что частям цветка, непосредственно участвующими в процессе оплодотворения или различным выростам в цветке. Все это составляет одну из труднейших задач фитоморфологии. И, может быть, нет еще другой области в морфологии растений, где бы взгляды исследователей на один и тот же вопрос не расходились бы так сильно.

Для иллюстрации неясности состояния вопроса о том, что в цветке следует относить в каждом конкретном случае к оси и что – не к оси, можно привести не один пример. Достаточно вспомнить историю вопроса о сущности организации так наз. цветочного бокала или рецептакулы. Некоторые исследователи полагают, что цветочный бокал есть расширенная и полая верхушечная часть оси. На самом деле, случаи образования рецептакулы осевой природы относительно редки. Значительно чаще рецептакула формируется в результате срастания базальных районов частей цветка. Положение вопроса о степени участия оси в организации цветка усложняется задачей анализировать цветки с верхней, нижней и полунижней завязями. В зависимости от основных точек зрения, которыми руководствуются при построении представлений о роли оси в построении частей цветка, непосредственно примыкающих к завязи, логически сложились две системы понимания морфологической сущности завязи, как образования, где происходит начало и формирование семязачатков, которые можно квалифицировать теориями или, лучше, гипотезами: рецептакулярная и аппендикулярная. Вообще, оценка столь сложных соотношений в организации цветка должна производиться с большой осторожностью и только на основе сравнения большого числа сходных случаев, применяя тщательный анатомический анализ и используя явления позеленения цветков.

Положение завязи в цветке имеет очень важное значение для общей характеристики цветка. Для подтверждения этого достаточно привести немного примеров. Если цветок, имеющий одну завязь или группу их, построен так, что прочие части цветка прикреплены под завязью на цветоножке, то при таком распределении в цветке завязь называют верхней, а чашечку, венчик и андроцей характеризуют как нижние или гипогинные, весь же цветок будет гипогинным. Цветок с определенно выраженной гипогинностью изображен на рис. 21 (Vossinia japonica, сем. Маковых) с венчиковидной чашечкой и многочисленными тычинками. Лепестков нет. В только что рассмотренном цветке завязь верхняя. В цветке с нижней завязью она расположена ниже видимых мест

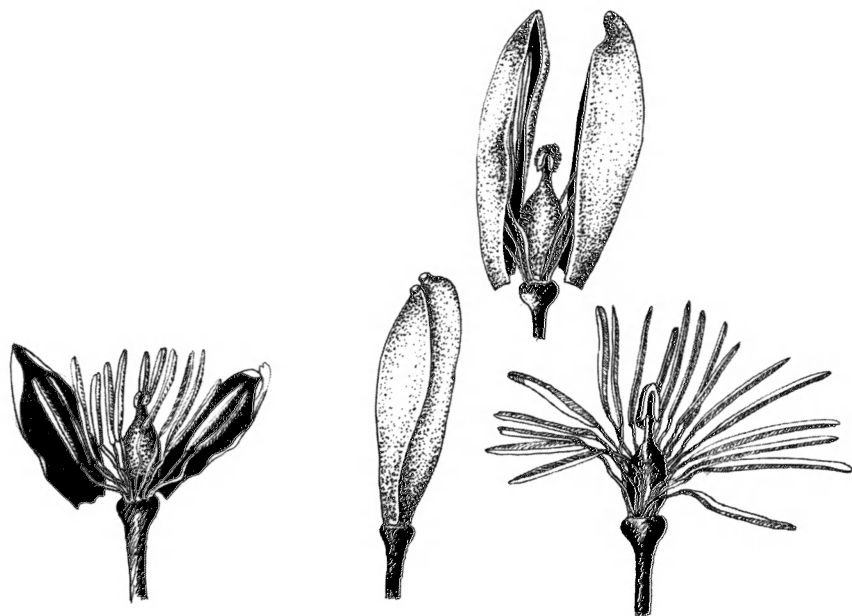


Рис. 21. *Vocconia japonica*

прикрепления к цветоножке околоцветника и андроеца. Последние занимают эпигинное положение, цветок – эпигинный. При промежуточном расположении завязи, когда к ней прирастают базальные участки околоцветника и андроеца, не закрывая завязь целиком, завязь будет полунижняя, андроец и околоцветник – перигинными. Более сложные соотношения будут рассмотрены ниже.

Когда цветочная ось образует или между околоцветником и андроецем, или же между андроецем и гинецеем незначительно приподнимающийся вырост в виде кольцевой припухлости, состоящей из железистой ткани, такой вырост называется диском. Цветок с диском первого рода изображен на рис. 22 (анализ цветка чистотела, *Chelidonium majus*). Анализ цветка с диском второго рода приведен на рис. 23 (развернутый цветок бадана, *Bergenia crassifolia*). То, что в цветке называют диском, может принимать разнообразные формы. У Зонтичных диск, образующий подстолбие, теснейшим образом сросся с тканями завязи, образуя с ней неразрывное целое, где происходит заложение семязачатков [181]. На рис. 24, слева (А) изображена верхушка цветка одного из борщевиков (*Heraclium*) с несколько разросшимися подстолбиями (лепестки удалены), справа (Б) – разрез подстолбия, где видны в каждом гнезде по два семязачатка: сверху стерильные, ниже – фертильные. Иногда диск сильно вытягивается, образует колонку, состоящая из железистой ткани, как у некоторых представителей сем. Рутовых (рис. 25, гинецей одного из видов рода *Dictamnus*).

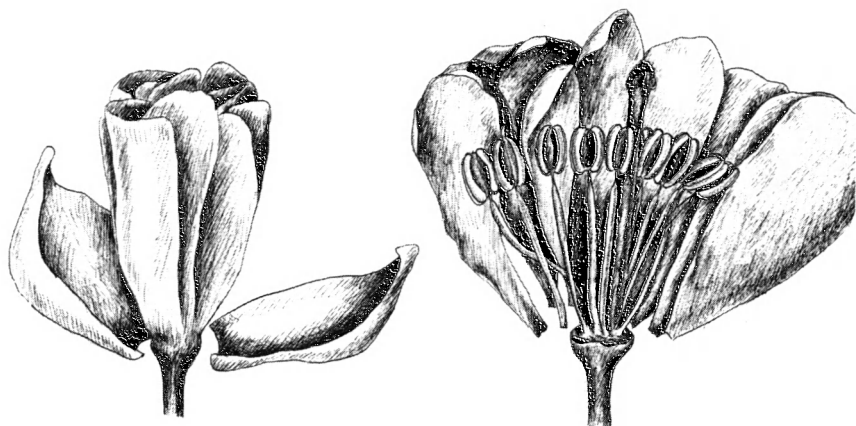


Рис. 22. *Chelidonium majus*

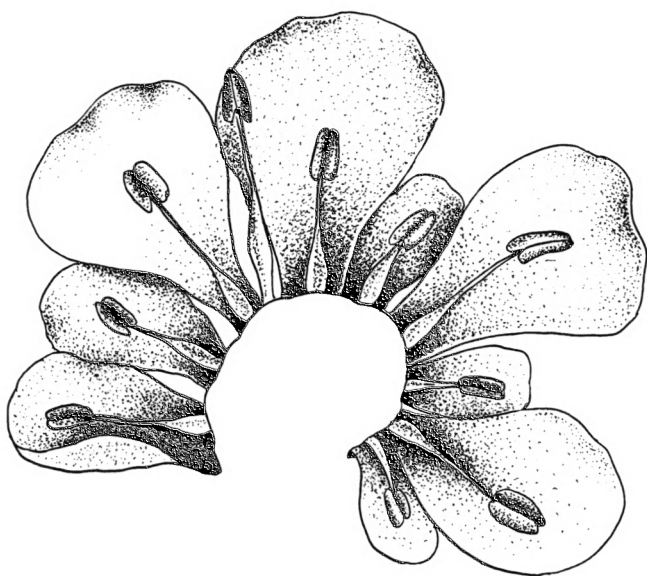
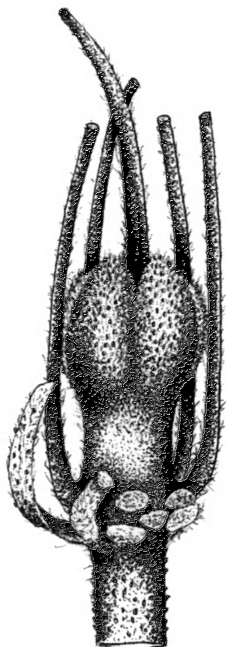


Рис. 23. *Bergenia crassifolia*

Подобие колонки образуется также в цветках некоторых Симиарубовых. Например, на рис. 26 видно, что у *Ailanthus glandulosa* основание пестика приподнято вытянувшимся диском.

Разнообразие форм, принимаемых цветоложем у различных растений весьма велико, различна и степень разрастания этой части цветка. Очень своеобразное, классическое в этом отношении, цветоложе имеется в цветках лотоса (*Nelumbo pucifera*), представляющее подобие об-

Рис. 25. *Dictamnus* (андроцей и гинецей)



ращенного конуса, на широком верхнем конце которого расположены завязи. Сильно развитое цветоложе характерно для сем. Розовых. На рис. 27 [из 167] изображен продольный разрез цветка яблони. Мясистое цветоложе в дальнейшем разрастается в солиднейшее образование, облекающее 5-гнездную семенную камеру, тесно срастаясь с последней. Та часть цветоложа, которая или облекает в цветке со всех сторон завязи, срастаясь с ними, или же образует полое расширение, создавая вместительное для расположения завязей, называется гипанцием. Это в цветках с верхней завязью. Некоторые исследователи видят присутствие гипанция и в цветках с нижней завязью, понимая под ним полую расширенную часть цветоложа. На рис. 29 изображено два продольных разреза через цветки с гипанцием: слева (А, из [262]) – гипогеничного цветка, с верхними завязями, гипанций по Лавренсу [255], из книги которого скопированы рассматриваемые два рисунка, занимает верхнюю часть цветочной трубки, будучи лишь частью общего цветоложа. Справа (Б, из [255]) – эпигеничного цветка, с нижней завязью, гипанций расположен непосредственно над завязью. В обоих приведенных примерах гипанций есть следствие срастания базальных участков околоцветника и андроцея, т. е. аппендикулярного происхождения. Однако, относительно морфологической природы гипанция мнения исследователей расходятся. Так, в сем. Розовых (*Rosaceae* – по [240], по [236] – Розаные, Розоцветные – *Rosales*) одни считают гипанций образованием осевой природы, принадлежащим цветоложу, представляющим разросшуюся верхушку цветочной оси, другие же, что гипанций есть результат срастания оснований филломов, листовидных органов, образующих в своей совокупности цветок, гипанций аппендикулярной природы. Итоги реализации промежуточной точки зрения на происхождение гипанция отражены полусхематическим рис. 28 – А, где только нижняя часть цветоложа осевой природы.

На примере рассмотрения истории вопроса о природе гипанция можно убедиться, что решение его в ту или другую сторону в значительной степени зависит от исходной точки зрения. Осевой или аппендикулярной природы соответствующая часть цветоложа, даже тщательнейший анатомический анализ решить не в состоянии. В последнее время высказываются соображения, что спор о принадлежности ряда органов цветка к категории осевых или аппендикулярных (тычинки, плаценты и пр.) чисто схоластичен и должен быть оставлен [259; 202].

Цветоложе может быть весьма сложной организации, например, если при образовании его участвуют не только срастающиеся органы

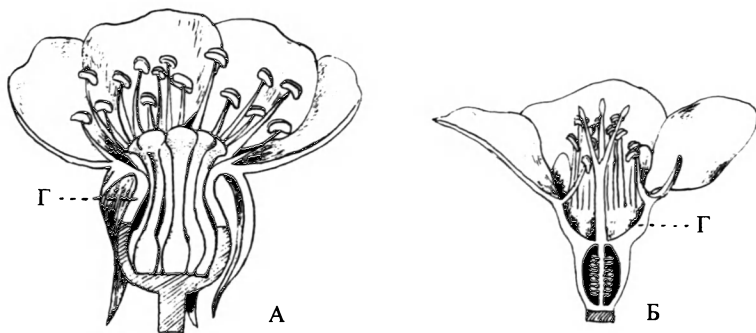


Рис. 28. А – гипогеничный цветок с верхними завязями, Б – эпигеничный цветок с нижней завязью, Г – гипантий

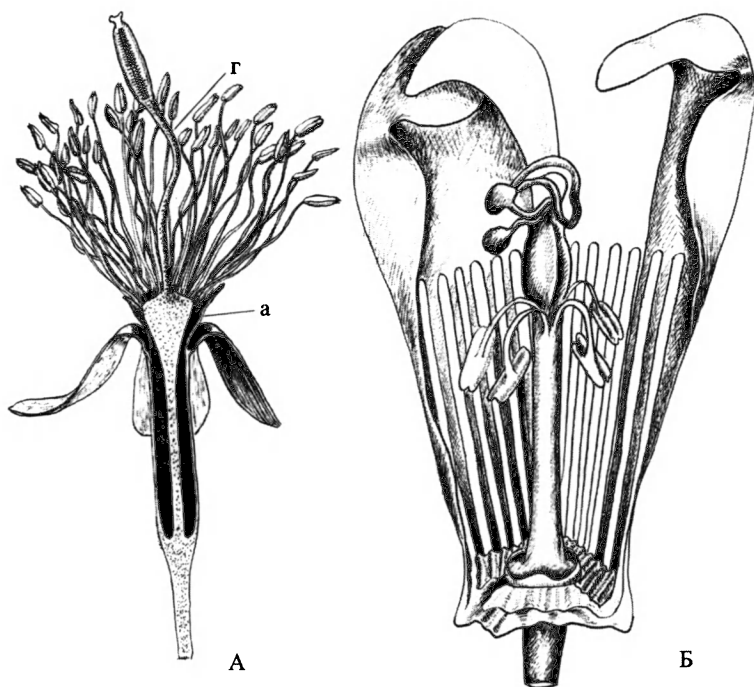


Рис. 29. А – гипогеничный цветок, *Magnolia angolensis* с верхними завязями; Б – *Passiflora* с нижней завязью; а – андрофор, г – гинофор

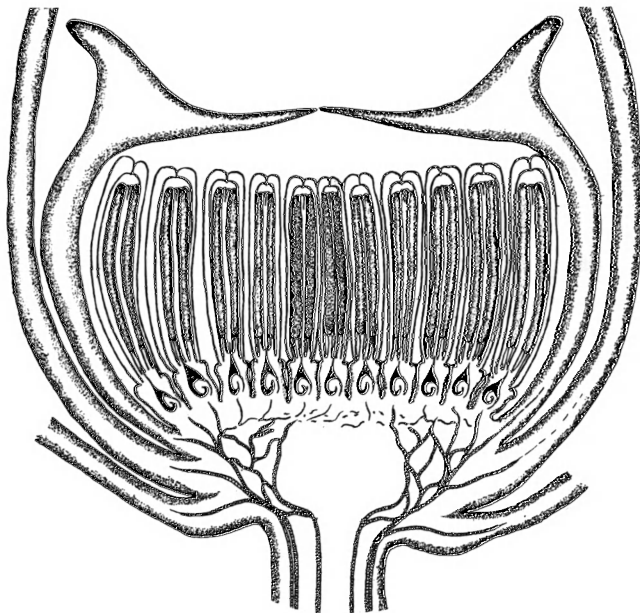


Рис. 30. Сложноцветные

цветка, но и прицветные чешуи или прицветники (брактей) и даже верхушечные части оси. Среди большого числа примеров цветоложа сложной организации хорошо известно интересное цветоложе цветка дуба, развивающееся при образовании плода в так наз. плюску или купулу. У цветка блюдцеподобное расширение верхушки цветочной оси покрыто приросшими к ней мелкими чешуйками – редуцированными листочками.

Кроме объемного разрастания в ширину, цветочная ось может значительно разрастаться в длину, неся на верхушке пестик. Удлиненная часть цветочной оси, нередко выходящая за пределы цветка, заканчивающаяся пестиком, называется гинофором. Свойство образовывать гинофор в цветке является характерным признаком ряда определенных семейств растений, обладающих разнообразными формами гинофоров. Особенно своеобразны и интересны гинофоры у *Sarracidaceae*, *Passifloraceae*, *Orchidaceae*. Среди Каперцовых выделяется цветок *Maegua angolensis*, разрез которого приводится рис. 29 А. Кроме гинофора, несущего завязь (г), в цветке *Maegua* имеется еще андрофор (а), т.е. часть выроста оси цветка, на которой прикреплены тычинки. Следовательно, в описываемом случае гинофор представляет собой как бы вырост андрофора. У одного из видов рода *Sarracis* (*S. longipes*) гинофор вырастает до 30 см длины. Интересный пример андрогинофора представляет цветок кавалерской звезды (*Passiflora*, рис. 29 Б).

Гинофор может быть двоякого происхождения. В одних примерах он представляет собой вырост цветочной оси, в других – вытянутую нижнюю часть завязи. Следовательно, наряду с гинофорами осевого происхождения, существуют гинофоры аппендикулярной природы. Однако решить с определенностью вопрос о морфологической сущности гинофора без анатомического анализа, без установления хода сосудистых пучков, в ряде случаев почти невозможно.

Гинофоры – это своего рода промежуточные образования. Примеры их показывают, что для решения определенных и при том одинаковых морфологических задач в природе используются органы то одной, то другой природы. Нередко, границы, как бы определяющие обособление того или другого органа цветка среди соприкасающихся с ним органов, неизменно остаются, искусственными. Пример хорошо выраженного цветоложа – у Сложноцветных (рис. 30, вверху). Ткань цветоложа пронизана сосудистыми пучками и нередко имеет железки (бархатцы, из [177]).

Бутон, как образование, определяющее начальные стадии формирования частей цветка

Бутоны или цветочные почки возникают на каждом растении по достижении им состояния, которое можно характеризовать, как сексуальную зрелость. Организация бутонов отличается от организации листовой почки или почки побега тем, что наряду с возникающими нередко в первых листовыми органами, их зачатками, начинают свое развитие органы цветка. Строение бутонов отличается исключительным разнообразием, исчерпать которое специальным описанием не входит в нашу задачу. Мы затронем лишь некоторые стороны организации из присущих большинству бутонов, еще весьма незначительно и без должного внимания к их важному значению в развитии бутона, как образования, развивающегося в цветок, привлекавших внимание различных исследователей. К числу таких существенных компонентов организации бутонов, принимающих деятельное участие во всех стадиях развития бутона и, заканчивающихся формированием цветка, следует отнести так называемые волоски.

Известно, что термином волосок обозначают образующиеся на растительных организмах, на различных органах их, разнообразные выросты то эпидермальных клеток, то более глубоких слоев поверхностных тканей, отличающихся весьма различной формой, размерами, содержанием клеток и, разумеется, ролью во взаимодействии с развивающимися прочими органами цветка, к которым эти волоски непосредственно примыкают.

Значение волосков еще во всей ясности не установлено, но неуклонное возникновение их в очень многих бутонах, несомненно, убеждает в том, что присутствие волосков для нормального развития зачатков частей цветка в цветок имеет большое значение.

Чтобы несколько ближе понять, что собственно представляет собою бутон, следует рассматривать его в различных стадиях формирования. Следует иметь в виду, что во время существования бутона, до момента распускания его в цветок, непрерывно происходят формообразовательные процессы, дифференциация из зачатков соответствующих органов частей цветка: цветоложа, гинецея, андроеца и околоцветника.

На рис. 214 [из 213 и 214] изображены разрезы бутонов двух представителей сем. Мальвовых: А – *Althaea rosea*, алтей розовый, Б – *Hibiscus rosa sinensis*, китайская роза. Покровы бутонов чаще всего образуются чашелистиками, но у некоторых растений в организации покровов принимают участие верхние мутовки верховых листьев, называемые брактееми. У Мальвовых, например, за редким исключением, образуется брактеальная чашечка (подчашие). При препарировке бутона алтея брактеальная чашечка была удалена и на рисунке не изображена, у бутона китайской розы брактеальная чашечка, как более тесно прилегающая своим основанием к базальной части бутона, хорошо сохранилась, и через ее узкие листочки достаточно хорошо прошел срез.

При образовании бутона, прежде всего, развиваются чашечка и брактеальные дополнения к ней. Затем, в создавшейся таким путем «влажной камере», т.е. полости, отграниченной от внешней среды чашелистиками, начинают формироваться части цветка.

Бутон алтея, с которого нами произведен срез, взят в одной из начальных стадий развития: зачатков гинецея еще не наметилось, конус нарастания цветка, расположенный в окружении зачатков тычиночной трубки, состоит из внешне одинаковых меристематических клеток. Зачатки тычиночной трубки имеют вид на разрезе солидных бугорков (на рисунке показаны буквой Т). Лепестки не только вполне определенно дифференцировались из бугорков, но и определились в виде свода над зачатками андроецно-гинецейной группы цветка. На концах лепестков образовались довольно длинные и тонкие волоски, которые, переплетаясь друг с другом, создают подобие перегородки, замыкающей полость, образованную плотно сомкнутыми друг с другом будущими лепестками. Такая же перегородка из волосков, только соответственно из более длинных, формируется в верхней части трубки, образованной кончиками чашелистиков. Следовательно, полость, образованная сомкнутыми чашелистиками, по-видимому, формируется в свою очередь для создания условий обеспечивающих более успешное развитие собственно цветка, состоящего из околоцветника и андроецно-гинецейной группы. Но едва ли участие таких волосков в жизни и развитии бутона ограничивается только чисто механической ролью. Волоскам свойственны еще не выясненные физиологические функции, в особенности волоскам, возникающим на кончиках листовидных органов цветка. Об этой роли – в последующем изложении настоящего раздела книги.

Бутон цветка китайской розы (рис. 214, Б) тоже снабжен волосками, причем волоски, покрывающие различные части бутона, построены различно: на поверхности, граничащих непосредственно с внешней средой, волоски более грубого построения, нежели волоски частей бу-

тона, заключенных в полостях. Общеизвестно, что наружные волоски грубые, щетинкоподобные, даже иногда превращаются в шипы, внутренние же волоски всегда нежные.

У бутона китайской розы сильно разрастаются листочки брактеальной чашечки и чашелистики. Лепестки в стадии заложения тычиночной трубки, т.е. в той же стадии, как и бутон алтея розового (А), развиты относительно слабо. Отчасти этим признаком род *Hibiscus* отличается от рода *Althaea*. Цветкам представителей рода *Hibiscus* свойственны листочки брактеальной чашечки тонкие, почти шиловидные, значительно отставшие в своем разрастании от прочих частей цветка. В бутоне, как видно из рисунка, листочки брактеальной чашечки разрастаются в первую очередь и относительно очень сильно. Лишь при дальнейшем превращении бутона в цветок интенсивность разрастания брактеальных листочков почти приостанавливается. Кончики чашелистиков в бутоне гибискуса тоже снабжены волосками не только на наружной, но и на внутренней стороне – создается пробка из волосков, изолирующая собственно цветок.

На рис. 215 [из 214] изображен разрез бутона центрального цветка из соцветия *Hydrangea hortensis*, комнатная форма гортензии. Брактеальная чашечка у такого цветка развита очень слабо, снаружи имеет вид неглубокого бокальчика, охватывающего базальную часть цветка. Настоящая чашечка в цветках рода *Hydrangea* совершенно не развивается, в особенности у центральных цветков, проявляющих резкие признаки редукции. На кончиках лепестков тоже развиваются волоскоподобные сосочки, тесно переплетающиеся как друг с другом, так и с сосочками кончиков лепестков противоположной стороны. Образуется по своей структуре нечто очень похожее на переплетение гиф мицелия и тела грибов (ложная паренхима). Гинецей в бутоне гортензии, изображенном на рисунке, развит довольно сильно, тычинки вполне оформлены, верхушки лепестков как будто бы срослись между собой. На самом деле никакого срастания нет. Ложная ткань, образованная разросшимися волоскоподобными сосочками по своей организации, безусловно, играет роль не только пробки. Она представляет дальнейшую ступень развития организации волосков, какие мы описали в бутоне мальвовых, для выполнения более существенной физиологической функции при развитии бутона в цветок.

Несколько приближает к пониманию столь интересного сплетения разросшихся сосочков на кончиках лепестков бутонов некоторых растений анализ бутона цветка *Alchimilla vulgaris*, манжетки (рис. 216 из [213, 214]). На рис. 216 справа изображен очень молодой бутон, в середине половина более взрослого бутона, слева – разрез верхушки лепестка с сосочками.

На кончиках лепестков манжетки тоже сильно развиваются сосочки. Они очень походят на корневые волоски. Сходство состоит в том, что, во-первых, как волоски на кончиках лепестков, так и корневые волоски представляют собою выросты эпидермальных клеток, мешковидные выпячивания каждой отдельной клетки. Во-вторых, со-

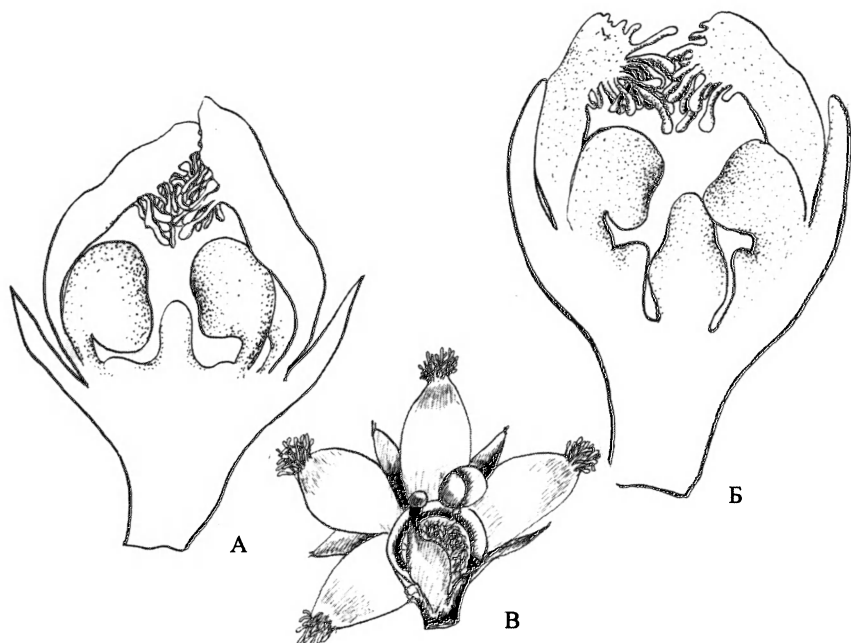


Рис. 217. *Alchimilla vulgaris* – два бутона в довольно близких состояниях развития (А, Б), В – отдельный цветок в развернутом виде

сочки лепестков также бывают снабжены местными вздутиями в разных местах по своей длине, но преимущественно на кончиках. По-видимому, и химический состав оболочек таких клеточных выростов в обоих случаях одинаков, обуславливая легкую проницаемость для различных веществ, имеющих значение для питания и обмена веществ в растительном организме. Оболочки корневых волосков, по общему представлению, состоят из раздвинувшихся мицелл целлюлозы, промежутки между которыми импрегнированы пектиновыми веществами. Такой наружный слой лежит на очень тонком чисто целлюлозном слое, облегающем полость клетки с ее живым содержимым. Такова же в основном, по-видимому, и химическая структура оболочек сосочков на кончиках лепестков. До сих пор присутствия столь своеобразных сосочков на кончиках лепестков в бутонах многих растений, вероятно, не замечали и вследствие этого, естественно, не анализировали хотя бы микрохимическим путем, химического состава оболочек сосочков. Пока мы должны ограничиться предположениями, базируясь на внешнем сходстве тех и других выростов, а также особенностями разрастания клеточных выростов.

На рис. 217 изображено: по бокам разрезы двух бутонов манжетки в довольно близких состояниях развития, посредине, внизу, отдельный цветок в развернутом виде.

Сосочки на кончиках лепестков представлены в еще более эффектно-м виде, хорошо видно, как они переплетаются друг с другом, не образуя, однако, тесного контакта до почти полного срастания. На развернутом цветке видно, что редкие сосочки развиваются также и на кончиках остро оканчивающихся чашелистиков, лепестки же завершаются значительно более солидными пучками сосочков.

Наряду со своеобразным обликом и организацией сосочков на кончиках лепестков, этому аппарату, несомненно, свойственно участвовать в интенсивных процессах жизни растительного организма. На такое предположение указывает, по нашему мнению, изучение структуры тканей лепестка вблизи того места, где расположены сосочки. На рис. 218 (рисунок не приводится) представлены два фрагмента ткани лепестков: А – слой, непосредственно подстилающий эпидермис (субэпидермальный), Б – следующий за ним слой мезофилла. Клетки субэпидермального слоя, каждая из них, содержат хорошо выраженные и относительно крупные друзы оксалата кальция. Каждая друза образовалась вместо клеточного ядра, как показано специальными исследованиями.

Такие же слои клеток с друзами, расположенные в различных местах цветка, наблюдаются там, где предполагается усиленный обмен веществ, например, где образовалась нектарообразующая ткань, в тканях связника на границе между спорообразующей тканью пыльцевых мешков и др.

Содержащий друзы слой клеток подстилает изнутри слой обычной копулирующей паренхимы, широко распространенной в тканях лепестка (фрагмент Б). Так как лепесток еще слабо разросся, то клетки копулирующей паренхимы угловаты, имеют вид неправильных четырехугольников. При разрастании лепестка, когда цветок распустится, клетки копулирующей паренхимы становятся вытянутыми, приобретая типичную для такой ткани форму.

Очень своеобразно строение ткани из сосочков в бутоне ландыша. Описываемая нами ткань, несомненно, принадлежит к категории железистых тканей и волоски, ее составляющие, железистые.

На рис. 219 [из 214] изображены: слева – разрез бутона ландыша, справа – часть ткани из сосочков. Цветок ландыша, как представителя однодольных, имеет околоцветник простой. Бутон организован правильно. Кончики лепестков, снабженные сосочками, упираются непосредственно в верхушку рыльца, тоже, в свою очередь, снабженного сосочками. Однако, структура сосочков на кончиках лепестков в бутоне ландыша несколько иная: они отделяются от породивших их эпидермальных клеток перегородками и, следовательно, в готовом состоянии представляют собой уже не выросты таких клеток, а самостоятельные отдельные клетки. Но по облику своему эти клетки очень сходны с сосочками, например, манжетки. Особенности структуры клеток ткани, на которой расположены мешковидные клетки кончиков лепестков ландыша, тоже несколько иные: вместо друз, как у манжетки, в каждой клетке периферической ткани лепестков присутствует по прекрасно выраженному клеточному ядру. Вполне возможно, что и физиология

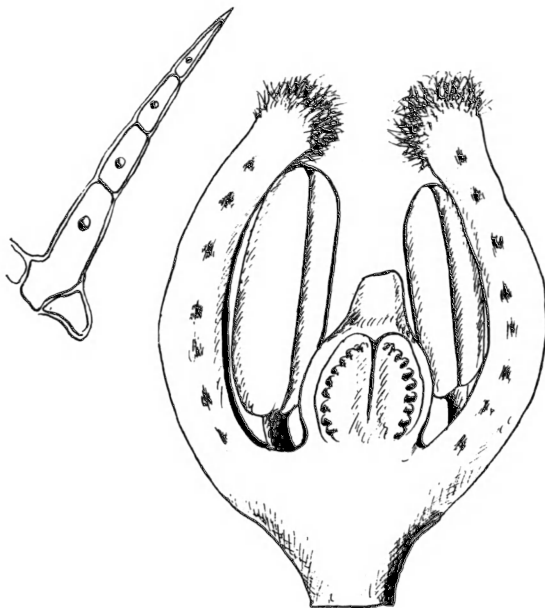


Рис. 221. Сосочки-волоски в бутонах цветков *Solanum*
(сорт Берлихингер)

клеток будет другая. Решить этого вопроса мы пока не в состоянии. Поэтому ограничимся лишь морфологическими описаниями.

Как показано на рис. 220 [из 214], при большем увеличении микроскопа, сосочкообразные клетки ландыша как на кончиках лепестков бутона, так и на рыльцах принимают типичную для таких аппаратов структуру. Последнее убеждает в одинаковости физиологических функций таких аппаратов, хотя для нас пока и не ясных. Некоторое различие в особенностях организации не должно иметь, по-видимому, большого значения. Существуют, например, корневые волоски, у некоторых растений отделяющиеся от эпидермальных клеток перегородками, достаточно успешно выполняющие функции, свойственные преимущественно волоскам – клеточным выростам.

Образование сосочковой железистой ткани на кончиках лепестков в бутонах явление очень распространенное в природе. Авторы настоящего труда исследовали для этого сравнительно очень мало растений, найдя в бутоне почти каждой соответствующую структуру сосочкового аппарата. Так даже в бутонах цветков картофеля (рис. 221, сорт Берлихингер) такие сосочки-волоски развиты прекрасно.

Следует отметить, что структура волосков в бутонах, по мере развития частей бутона в соответствующие части цветка, меняется, если они продолжают существовать на непрерывно изменяющихся и разрастающихся частях бутона. Так на так наз. цветковых чешуях колоса злаков, в первую, очередь начинающих дифференцироваться в формирующемся

колосе, волоски очень нежны, напоминая сосочки, возникая задолго до определенного формирования эпидермальной ткани их породившей, после выколашивания колоса превращаются в очень жесткие волоски с кремневыми оболочками и даже в шипы. Такие наблюдения произведены над формирующимися колосьями пшеницы. Вполне возможно, что у некоторых растений, возникнув на кончиках лепестков или других частей бутона в виде выростов эпидермальных клеток, в последующем развитии бутона выросты отделяются перегородками от эпидермальных клеток и даже разделяются рядом последующих перегородок на отдельные членики, превращаясь притом в «простые» волоски.

Следует обратить внимание на то, что бутон цветка картофеля (рис. 221) уже значительно продвинулся в своем развитии, тычинки его вполне оформились с хорошо выраженными пыльниками, кончики лепестков уже разошлись, поэтому волоски из железистых превратились в «простые», один из таких волосков изображен на рисунке слева от изображения бутона. Естественно, что в бутонах различных растений превращения железистых волосков в простые осуществляется с различной скоростью и в несколько различных стадиях развития бутона. Например, в бутоне ландыша (рис. 219 из [214]) при вполне развитых тычинках сосочки на кончиках лепестков, по-видимому, только что отделились перегородками от эпидермальных клеток. В бутонах манжетки (рис. 216 из [213 и 214]), где тычинки еще начинают процесс дифференцирования из бугорков – зачатков, сосочки кончиков лепестков вполне типично выражены как эпидермальные выросты.

Вообще, в бутонах цветков различные волоскоподобные выросты на различных частях будущих органов цветка образуются очень часто и, несомненно, имеют большое значение в процессах формирования из зачатков соответствующих органов. К сожалению, на такие выросты наружной и внутренних поверхностей частей бутонов до сих пор не обращалось должного внимания, приписывая им общее значение составной части покровов, защищающих бутон от вредоносного воздействия неблагоприятных температурных факторов или излишней сухости воздуха. Причем, мы полагаем, что в суждениях о роли различно расположенных аппаратов с участием волосков исходят из не совсем верных предположений о предуготованной для более поздних состояний, существования цветка роли этих аппаратов. Например, существование волосков в зеве трубки венчика для того, чтобы препятствовать проникновению внутрь трубки насекомым или каплям воды или что-нибудь другое, более или менее целесообразно приспособленное, кажущееся рациональным для биологии цветка. На самом деле, любой волосковый аппарат наиболее существенную роль выполнял в период своего интенсивного развития. Во вполне оформившемся состоянии аппарату в силу сложившихся обстоятельств приходится выполнять еще другую, по существу второстепенную роль, к которой филогенетический путь развития цветка не осуществлялся путем процессов эволюционного развития. Вообще, вопрос о роли аппарата из волосков в биологии цветка, как и каждого явления биологии каждого органа растения, очень сложен. Но

все же, по нашему мнению, биологически будет более правильным в суждениях о значении многих образований, во всяком случае «подсобного» характера, представлять их участие в жизни органа, в период само-го развития аппарата, а не тогда, когда он полностью оформлен. По существу, волоски, после того как окончательно выросли и оформились, начинают отмирать, оболочки их склерифицируются или окремневают, клеточные ядра отмирают и начинают разрушаться. Роль волосков, рассматриваемая с такой точки зрения, еще совершенно не изучена. Суждение может быть лишь об «истории» аппарата, а не об его предопределенном еще в зачаточном состоянии значении. Общепринятая точка зрения, несомненно, метафизична.

Для иллюстрации отличия принятой нами точки зрения от общепринятой выберем из громадного числа примеров, встречающихся в природе, только два, представленных на рис. 222 [из 214]. На этом рисунке изображено два цветка: справа – из сем. Бурачниковых – анхузы (*Anchusa officinalis*), слева – сем. Норичниковых – вероники. В цветке вероники в зеве венчиковой трубки развились волоски, располагаясь сверху и снизу пыльников. В цветке анхузы мощные скопления волосков развились в основании отверстий, ведущих в мешковидные выпячивания лепестков, напоминающих стаминодии. Эти скопления волосков также развиваются в непосредственном касательстве к пыльникам тычинок. Такое весьма знаменательное и интересное сосредоточивание волосков именно около пыльников дает повод предположить, что волоски эти по своему основному существу во время их развития принимали какое-то участие в развитии тычинок. В готовом же состоянии они могут быть аппаратом, задерживающим насекомых, стремящихся проникнуть в венчиковую трубку, пыльцу, предназначенную к переносу этими же насекомыми на другие цветки, проникновению воды в цветок или же, увеличивая поверхность венчика, усилению транспирационного потока в цветок, повышению интенсивности обмена веществ и т.п.

Без специально направленных экспериментов решить утвердительно вопрос хотя бы о факте участия развивающегося волоскового аппарата в процессе формирования тычинок из их зачатков или, в крайнем случае, их пыльников, возможности нет. Но нам удалось наблюдать примеры на двух растениях, убеждающие в справедливости нашей точки зрения. Прежде всего, следует подчеркнуть, что сосочки на кончиках лепестков приходят в контакт с поверхностью рылец, также покрытой сосочками (ландыш, рис. 219 из [214]). Но такой контакт осуществляется с рыльцем, образовавшимся уже на выросшем столбике. По-видимому, в таких случаях действует физиологически уже другой процесс. Вполне возможно, что при формировании волосков-сосочков и соседствующих с ними зачатков органов цветка в бутонах происходит их взаимное воздействие друг на друга, т.е. в какой-то мере как бы активизирует развитие сосочков процесс дифференциации зачатка соответствующей части бутона в орган цветка, в той же мере морфогенез этой же части бутона вызывает развитие сосочков из эпидермиса меристематической ткани, вернее из периферических клеток этой ткани. Мы так ма-

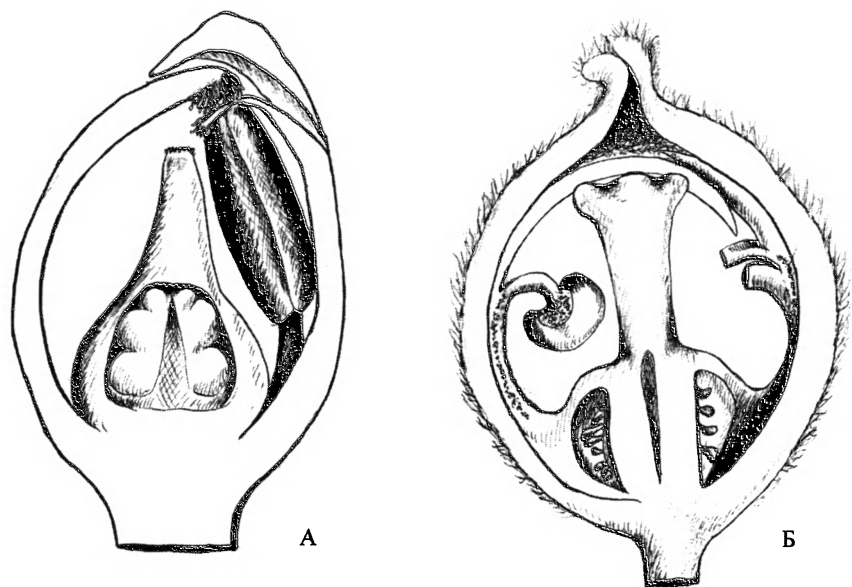


Рис. 224. А – *Scilla*, Б – *Spiraea*

ло знаем относительно существа процессов, определяющих морфогенез зачатков, возникающих в бутоне, в части цветка, что остается лишь пока делать различные предположения, притом разной степени удачности. Обладание свойством стимулирующей активности сосочков и волосков можно частично приписать полиплоидности ядерного аппарата их клеток. Известно, что полиплоидия часто сочетается с усиленным разрастанием органов и всего растения.

Образование сосочков и волосков на кончиках лепестков бутонов распространено настолько широко, что не ограничивается только травянистыми растениями. Садовая гортензия, пример бутона, которой мы приводили вначале, на юге образует большие кустарники. На рис. 223 [из 214] изображен анализ бутона дикого перца из аралиевых (*Eleutherococcus senticosus*): слева – разрез бутона целиком, справа – деталь верхнего участка его при несколько большем увеличении. Чашечка у бутона дикого перца редуцирована до незначительно выдающейся закраины, охватывающей бутон и в организации бутона, его покровов, не участвует, как в бутонах других растений (например, у мальвовых, рис. 214 из [213 и 214]). Вообще, по нашим наблюдениям, наличие сосочков и волосков на кончиках лепестков, по-видимому, ограничивает необходимость настолько сильного разрастания чашелистиков, что они закрывают бутон с поверхности. Подтверждение этому предположению можно видеть на бутоне таволги (*Spiraea*), разрез которого изображен на рис. 224. Волоски развились только на кончиках чашелистиков, закрывающих вход в полость бутона, а также по наружной поверхности

чашелистиков. То же наблюдается в бутонах некоторых Мальвовых, вообще обильно снабженных волосатым покровом во всех листоподобных частях бутона, исключая лепестки. В бутоне таволги лепестки тоже голые и на кончиках их нет никаких сосочков, хотя тычинки развились достаточно. Интересно, что у таволги и на рыльцах, упирающихся непосредственно в лепестки, нет тех характерных сосочков, какие формируются параллельно возникновению сосочков на кончиках лепестков. Следовательно, железистые сосочки и волоски формируются синхронно как на кончиках лепестков, так и на поверхности рылец. Этот весьма интересный факт является хорошим аргументом в пользу нашего предположения, что лепестки и зачатки андроцейно-гинецейной группы бутона развиваются в тесном физиологическом контакте и взаимодействии друг с другом. Отмечаемый нами факт еще раз показывает, насколько сложны процессы, развертывающиеся в бутонах и осуществляющие их морфогенез.

Возможно, сосочки на верхушках рылец цветков таких растений, как таволга, возникают несколько позднее, при самом распускании бутона. Это следует исследовать. Вернемся к рассмотрению бутона дикого перца.

Как показывает детальный рисунок (рис. 223 – справа из [213 и 214]), кончики лепестков в бутоне дикого перца при контакте друг с другом образуют не сосочки, а своеобразный шов, причем зубчики одной стороны лепестка входят в промежутки между зубчиками другой стороны, соприкасающаяся же поверхность таких зубчиков покрыта несколько утолщенным слоем кутикулы. Последнее вполне рационально, так как между кончиками лепестков в местах сочленения физиологического контакта иметь нет необходимости. Наоборот, в местах соприкосновения кончиков лепестков к зачаткам тычинок и завязи сосочки развиваются вполне свободно и обильно. Верхушки рылец состоят из недифференцированной еще меристематической ткани, поверхность пыльников молодых только что начавших дифференцироваться тычинок, синхронно отвечает на физиологическое воздействие железистой ткани лепестков тоже началом образования сосочков. Нормально сосочки на поверхности пыльников соприкасающейся с поверхностью образующей сосочки внутренней стороны кончиков лепестков бутона скоро прекращают свой рост, покрываясь слоями кутикулы, так как наступает процесс распускания цветка. В уклоняющихся же от нормального случая сосочки на поверхности пыльников вырастают настолько значительно, что хорошо бывают различимы при рассматривании в лупу.

Особенно привлекает внимание в организации бутона дикого перца то, что сосочки кончиков лепестков приходят в контакт одновременно с поверхностью формирующихся пыльников и верхушки короткого столбика завязи. Пыльник тычинки уже в значительной степени оформился, рыльце же только начинает дифференцироваться.

Согласно современным представлениям (об этом см. [207]), бисексуальность развилась из общего единого свойства сексуальности. Впоследствии, при уже сложившейся бисексуальности, феминизация

или маскулинизация в цветке осуществляется в зависимости от условий, преимущественно от условий среды, как хорошо показала Е.Г. Минина [242 и 243] при изучении особенностей цветения и плодоношения дубов черешчатого и пробкового. Микроспорангиефоры и мегаспорангиефоры по существу своей природы близки, спороносные элементы в них начинают свою дифференциацию одинаково. Лишь после некоторого момента в развитии спороносного органа осуществляется определение направления дальнейшего развития или в сторону выявления маскулинизации или же в сторону феминизации, создается определенная сексуальность, и развиваются соответствующие органы.

В центральных цветках соцветий некоторых представителей рода гидрангеи, в зависимости от условий цветения на пыльниках и на поверхности рылец развиваются сосочки совершенно одинакового строения. Этим как бы подчеркивается одинаковость существа их природы. В цветках зонтиковидных соцветий дикого перца формируется то мужская, то женская половость, то цветки образуются обоеполовыми. Согласно Е.Г. Мининой, желаемую определенную половость можно вызвать у растений или путем соответствующего температурного режима или специальным составом удобрения. Установление направленности выявления сексуализации осуществляется в бутонах, там возникают зачатки спороносных органов, там происходит их основная дифференциация.

Строение бутонов, естественно, очень разнообразно, как видно из приводимых нами даже очень немногочисленных рисунков. Не менее интересно сходство в их организации. На рис. 225 [из 213 и 214] изображены разрезы бутонов двух растений: слева гортензии метельчатой (*Hydrangea paniculata*), справа – дикого перца. Одинаково, в обоих бутонах отчетливо различим след соприкосновения друг с другом кончиков лепестков, чашечка редуцирована. Даже столбики завязи вдаются в полость бутона одинаково сконструированной седлообразной верхушкой – будущим рыльцем. В обоих бутонах от кончиков лепестков спускаются в эту полость гроздевидные скопления сосочков. На наружных сторонах кончиков у обоих бутонов тоже есть сосочки. Но тычинки развиты различно: у дикого перца пыльники находятся в начальной стадии формирования, у гортензии же они, если судить по внешнему виду их, сформировались вполне. Завязь у гортензии близка к состоянию готовности, у дикого перца – завязь в начальных фазах дифференциации. Но все же общее сходство организации бутонов достойно внимания.

Следует отметить, что и соцветия обоих рассматриваемых нами растений очень сходны: зонтиковидны, с расположенными по периферии краевыми цветками и более многочисленными центральными. И те и другие цветки отличаются по своей структуре: периферические преимущественно мужские, центральные же или физиологически женские или же обоеполые.

Особенно интересными в отношении организации бутонов оказались бутоны винограда, различные представители рода *Vitis*. Материал для исследования мы собирали в различных местах парка БИН АН СССР.

Дикий перец и представители рода гидрангеи образуют жизненные формы в виде крупных кустарников или невысоких деревьев. Растения же, родственные винограду, – лианы.

На рис. 226 [из 213 и 214] изображено: слева – бутон винограда, одного из мичуринских сортов, справа – разрез одного из таких бутонов. Чашечка у бутона винограда, подобно бутонам многих растений, редуцирована, охватывая базальную часть бутона в виде бокала с пятью слабо выдающимися зубчиками. В этом отношении чашечка бутона винограда мало отличается от организации чашечки у только что рассмотренных нами бутонов гортензии и дикого перца. Значительно интереснее строение того, что должно быть в цветке венчиком. Известно, что венчик у культурных сортов винограда при распускании цветка целиком отпадает, как бы отрываясь от цветоложа. Анализ цветка винограда представлен в статье [199], где показано, что чашечка бутона винограда брактеального происхождения. Кончики образований, которые по своему положению в бутоне должны бы соответствовать лепесткам, отличаются исключительно своеобразной структурой. Возникающие на них сосочковидные выросты сплелись в плотную ткань ложной паренхимы настолько прочно, что нет возможности не только различить следов того шва где соприкасаются границы кончиков каждого лепестковидного образования, как, например, у гортензии и дикого перца (рис. 225 из [213 и 214]), но и разъединить лепестки друг от друга не повредив целостности верхушки какого либо из лепестков. Поэтому и утвердилось в современных ампелографиях мнение, что лепестки винограда срослись между собой. Однако такой важный факт в особенностях морфологии цветка винограда резко противоречит положению винограда в филогенетической системе, относимому к группе раздельнолепестных. Срастание же лепестков определяет принадлежность к совершенно другой группе – сростнолепестных.

Ложная паренхима, образовавшаяся в результате тесного переплетания сосочков, возникших на кончиках лепестков, дает своеобразные выросты не только снаружи бутона, создавая ворсинчатый гребешок, напоминающий как бы рыльце на верхушке бутона, и длинный гроздевидный вырост в полость бутона подобный тому, какой образуется в бутонах гортензии и дикого перца (рис. 225 из [213 и 214]). Разрез бутона винограда, изображенный на рис. 226 [из 213 и 214], произведен в очень ранней стадии развития. Зачатки завязи и тычинок достигли только состояния бугорков. Рассмотрим несколько подробнее эту интересную картину.

На рис. 227 (рисунок не приводится) изображен разрез через бутон винограда еще более молодой, нежели на рис. 226 [из 213 и 214]. Весь бутон погружен в чашечку. Сосочки околоцветника своим сплетением занимают всю образованную ими наружную верхнюю стенку бутона. Так что в очень молодом бутоне масса ложной паренхимы из сплетения сосочков занимает почти больше половины всей массы бутона, причем сосочки образуются, как видно, в очень ранней стадии развития бутона и наружная стенка из ложной паренхимы сосочковой ткани создает по-

лость бутона, где начинается формирование бугорков андроцейно-гинецейной группы будущего цветка. Эти бугорки еще совершенно не дифференцированы, состоят из однородной меристематической ткани.

На рис. 228 [из 214] изображен разрез бутона, несколько продвинувшийся в своей дифференциации по сравнению с бутонем, изображенным на рис. 227. Ткань ложной паренхимы определилась отчетливее, занимая в бутоне более четко очерченное место. Бутон заметно разросся, но мощность массы ложной паренхимы, по-видимому, не увеличилась. Бугорки пыльников дифференцировались настолько значительно, что пыльники не только сформировались, но даже в них начался процесс микроспорогенеза. Последний препарат поучителен в ряде отношений. Во-первых, из него видно, что действительно пыльники начинают формироваться раньше тычиночной нити, которая, вырастая, выносит уже созревший пыльник из бутона. Зачаток гинецея еще остается в виде недифференцированного бугорка. Во-вторых, микроспорогенез в пыльниках начинается очень рано еще задолго до окончательного формирования пыльников. Природа как бы спешит с началом спорообразования. Маскулинизация выявляется скорее, нежели феминизация при нормальном развитии бутона.

На рис. 229 (рисунок не приводится) изображена часть бутона винограда в стадии развития, подобной изображенной на рис. 227, с целью показать состояние сосочков отходящих от кончиков формирующихся лепестковидных образований. На окончаниях сосочков, спускающихся в полость бутона видны углубления. По-видимому, этими углублениями сосочки упирались в соответствующие сосочки, вырастающие от зачатков спороносных органов. Но так как таких сосочков еще не образовалось, то остается предположить о существовании какой-то реакции, для нас трудно понятной и объяснимой, вызывающей на кончиках сосочков ложной паренхимы от кончиков околоцветника углубления. Какая причина обуславливает возникновение таких углублений – непонятно.

Пример, представленный рис. 230 (рисунок не приводится), несколько понятнее. На этом рисунке изображена часть полости бутона винограда в более продвинувшемся состоянии развития, чем бутон, часть которого представлена рис. 229. У бутона рис. 230 начала развиваться и завязь, на рыльце сформировались, в свою очередь, сосочки. Но строение сосочков рыльца отличается от сосочков ткани кончиков околоцветника. Сосочки рылец отличаются разбухшими, близкими к «ослизнению» оболочками и густым клеточным содержимым. Несколько иначе выглядят сосочки кончиков околоцветника: густого содержимого в них не видно, оболочки не только не разбухают, но покрываются кутикулой с бородавчатыми наростами. Бутон значительно разросся, все его части окончили дифференциацию: тычинки готовы, завязь разрослась, семязпочки в ней готовы к оплодотворению, как это показано рис. 231. Естественно, что сосочки околоцветника, выполнив свою роль участия в стимулировании роста спороносных органов бутона, устраняются из состояния активно участвующих в осуществлении процессов разрастания и дифференциации частей бутона. Как выглядят

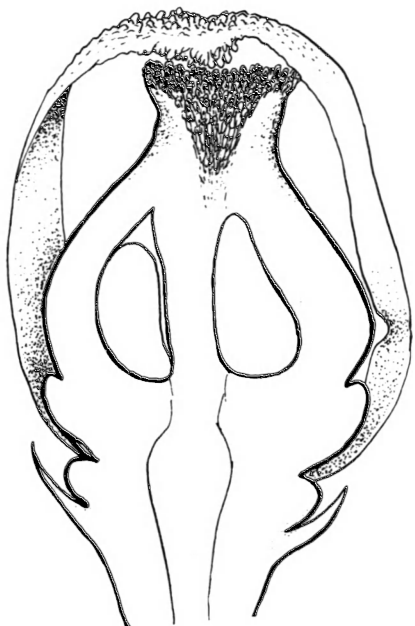


Рис. 231. Части бутона *Vitis vinifera* окончили дифференциацию: тычинки готовы, завязь разрослась, семяпочки в ней готовы к оплодотворению

эти сосочки, будучи выведенными из своего первоначального активного состояния, показано на рис. 232 (рисунок не приводится), которым сосочки переданы при несколько большем увеличении. Кутикулярные наросты или бородавки достигают в бутоне, готовом к раскрыванию настолько значительных размеров, что совершенно изменяют строение и облик сосочков.

Итак, активная роль сосочков околоцветника в бутоне винограда окончена, рост и развитие его завершены. Но сосочки рыльца все еще находятся в контакте с сосочками околоцветника (рис. 231). Наступает оплодотворение, если только в связи с природой сорта винограда оно должно произойти. Среди сортов винограда есть апомиктические формы, образование плодов которых происходит без оплодотворения (коринка, кишмиш, с бессеменными плодами). Разрастание завязи и ее дифференциация в плод, вполне возможно, осуществляется под действием специфических раздражителей, исходящих от сосочков околоцветника. Таков же, по-видимому, путь развития плодов мандаринов, тоже характерных отсутствием семян. Все это следует исследовать. Вообще апомиктические плоды формируются в основных чертах уже в бутоне. После распускания бутона происходит лишь их разрастание.

Кутинизация оболочек сосочков околоцветника делает еще более прочными связи их сплетения в ложную паренхиму. Оболочки сосочков

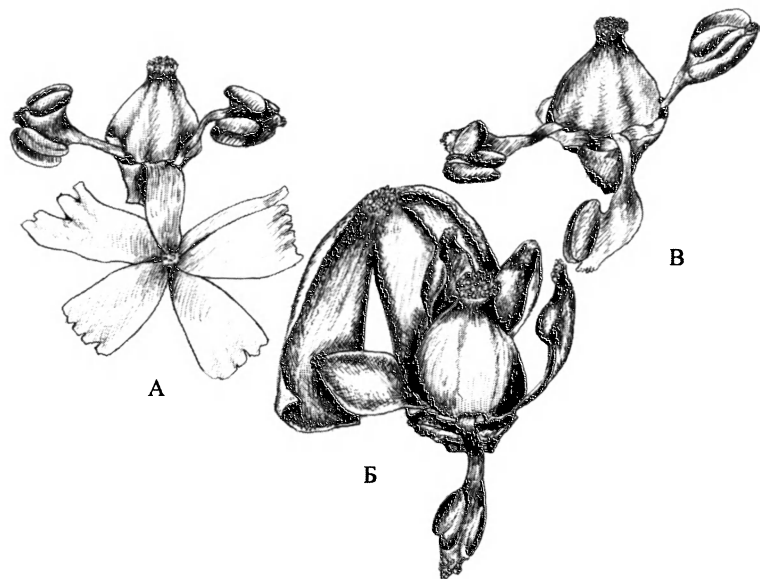


Рис. 233. Примеры отрывания венчика цветка *Vitis vinifera*

рыльца после оплодотворения становятся не столь сильно разбухшими, как перед оплодотворением, приходят во вполне нормальное состояние. Разрастание околоцветника прекращается, и разрастающаяся завязь отрывает околоцветник от базальной части бутона. На рис. 231 видно, как тонко и непрочны прикреплены основания лепестков в пазухе, образованной подпестичным и подлепестковым дисками. Поэтому повредить такое прикрепление не трудно. На рис. 233 изображено несколько примеров случаев отрывания венчика цветка винограда. Из них хорошо видно, что никакого срастания лепестков не происходит, скрепляются лишь верхушки их вследствие сплетения в плотную ткань сосочков. Эта ткань хорошо видна на фрагменте Б рис. 233. Сами же лепестки вполне свободны. Интересно, что на кончиках коннективы пыльников тоже образуются сосочки, причем коннектива некоторых тычинок так сильно разрастается в ширину, а пыльники редуцируются, что вся тычинка принимает вид пластинчатого образования в своей верхней части. Происходит как бы петализация тычинок. Это явление встречается довольно часто, в особенности у маховых цветков.

Образование сосочков на кончиках будущих лепестков в бутонах очень распространено. Мы описали лишь незначительное число таких примеров. Даже в венчиках сложноцветных, у некоторых хризантем, у сушеницы топяной по [178], образуются сосочки или сложные железистые волоски на верхних краях лепестков. Значение сосочков в процессе морфогенеза частей бутона в соответствующие органы цветка еще требует дальнейшего выяснения путем наблюдений над разнооб-

разными бутонами. Вообще волоски разнообразного строения, объединяемые общим наименованием трихом, широко распространены в бутонах. Можно быть уверенным, что нет ни одного растения без образования волосков в какой-либо части бутона хотя бы в самом незначительном количестве. Такое неперенное образование трихом в бутонах убеждает в существовании обязательного участия их в процессах формирования частей бутона. Осуществляется это участие, по-видимому, в период развития самих трихом. Самая сущность физиологического взаимоотношения между развивающимися трихомами и частями бутона еще не ясна. Мы видим почти самое окончание процесса взаимодействия в виде в той или иной степени сформированных и закончивших свой рост волосков и частей бутона, развитых в различных бутонах или одинаково или же в некоторых деталях развития отличающихся друг от друга. Сосредоточивание скопления волосков в определенных местах венчика, как, например, у Норичниковых и Бурачниковых, в местах расположения готовых пыльников, заставляет полагать, что такие постоянные и определенные группировки волосков осуществляются в ходе развития бутона не беспричинно. Нередко волоски развиваются в большом избытке снаружи бутона, покрывая его как бы войлоком. Примеры: бутон многих мальвовых, известного эдельвейса, сушеницы и прострела, и др. Волоски таких растений, образующие войлокоподобные скопления как на вегетативных органах, так и на бутонах, достигая различной густоты, начали свое развитие еще задолго до окончания формирования покрываемых ими органов, и должны выполнять в период развития их какие-то более существенные функции, нежели защита от излишнего испарения и от вредоносного понижения температуры, как это приписывают волоскам вполне выросшим, покрывающим уже достаточно развитые части растения.

Интересный пример представляют бутоны мушмулы (*Eriobotrya japonica*, рис. 234 – Б из [214]). Волоски покрывают густым войлоком не только разросшуюся и плотно прижатую к наружной поверхности лепестков чашечку, но и внутреннюю поверхность будущего венчика, обращенную в полость бутона. Причем волоски полости бутона выросли значительно длиннее волосков, покрывающих поверхность чашелистиков. Такие же волоски развились вокруг места прикрепления столбика к завязи. Наружная поверхность лепестков, тесно прижатая к чашелистикам, волосков не имеет. Это видно также по небольшому загнутому кусочку внутреннего околоцветника на верхушке бутона.

И в бутоне мушмулы наиболее сильное скопление волосков происходит около тычинок, тычиночные нити которых обособляются и отходят в полость бутона примерно из средней части будущих лепестков цветка. Следовательно, и на этом примере проявляется тесная связь развития тычинок с развитием волосков. Причем волоски возникают на внутренней поверхности лепестков, начиная от места отхождения тычиночных нитей.

До сих пор мы демонстрировали бутон, у которых чашелистики едва достигают до половины высоты венчика, образуя как бы отороч-

ку основания бутона. В бутоне мушмулы чашечка, как и у Мальвовых, достигает верхушки бутона, закрывая его целиком. Любопытно, что у Мальвовых чашечка также бывает покрыта волосками, причем как брактеальная, так и настоящая. Разумеется, образование волосков на поверхности чашелистиков в ранних стадиях развития бутона осуществляется не без влияния каким-то для нас еще неясным путем на ход развития бутона, дифференциацию будущих частей цветка. Вообще еще и еще раз необходимо подчеркнуть, что всестороннему изучению организации бутонов различных растений и развитию их следует посвятить специальное исследование. Своеобразно организован бутон ампелопсиса (*Ampelopsis megalophylla*, рис. 234 А – рисунок не приводится). Рисунок передает разрез этого бутона полусхематично. Значительную часть бутона, его полости, занимает то, что должно стать венчиком, в особенности та часть, где происходит соприкосновение и смыкание верхних кончиков их, и образование ложной паренхимы. Солидное пространство занимает также сильно разросшаяся завязь. И завязь своим рыльцем и разросшиеся зачатки лепестков, распространяясь навстречу друг другу, оставляют от полости бутона лишь небольшие пространства для почти готовых пыльников. Чашелистики смыкаются на верхушке бутона, видны остатки сосочков на их кончиках. Так как, в противоположность чашелистикам мушмулы, чашелистики ампелопсиса не примыкают тесно к лепесткам в бутоне, на поверхности их развиваются такие же волоски, как и на наружном поверхности чашелистиков. Волоски типа звездчатых.

Вообще, смыкание верхушек чашелистиков при образовании бутонов в природе встречается, по нашим наблюдениям, заметно чаще разрастания чашелистиков лишь до половины бутона, образования чаши, облекающей базальную часть бутона. Причем нередко у такой редуцированной чашечки развиваются железистые ткани различного назначения. Железистая ткань, особенно нектароносная, образуется также при основании чашелистиков, с внутренней стороны их, в чашечках, образующих один из покровов бутона (например, у Мальвовых). Участие чашечки в процессах развития прочих органов бутона в физиологическом взаимодействии, несомненно. В большинстве чашечка остается зеленой и после распускания бутонов в цветок, нередко перед созреванием плодов опадает, значительно реже остается и у зрелых плодов, тогда меняя свою окраску и разрастаясь (физалис) или же высыхая.

Мы уже отмечали на примере лепестков манжетки (рис. 218 А из [213 и 214]) образование в клетках субэпидермального слоя в тех местах, где будущий лепесток непосредственно граничит с полостью бутона, занятой дифференцирующимися органами цветка, относительно крупных друз оксалата кальция. Всегда ткани из клеток, в которых вместо клеточных ядер формируются друзы оксалата кальция, возникают в местах усиленного физиологического обмена и морфогенеза: возникновение нектароносной ткани, формирование микроспор и пр. На рис. 235 слева изображен разрез бутона партеноциссус (*Parthenocissus inserta*), справа – участок поперечного разреза стенки лепестка, облека-

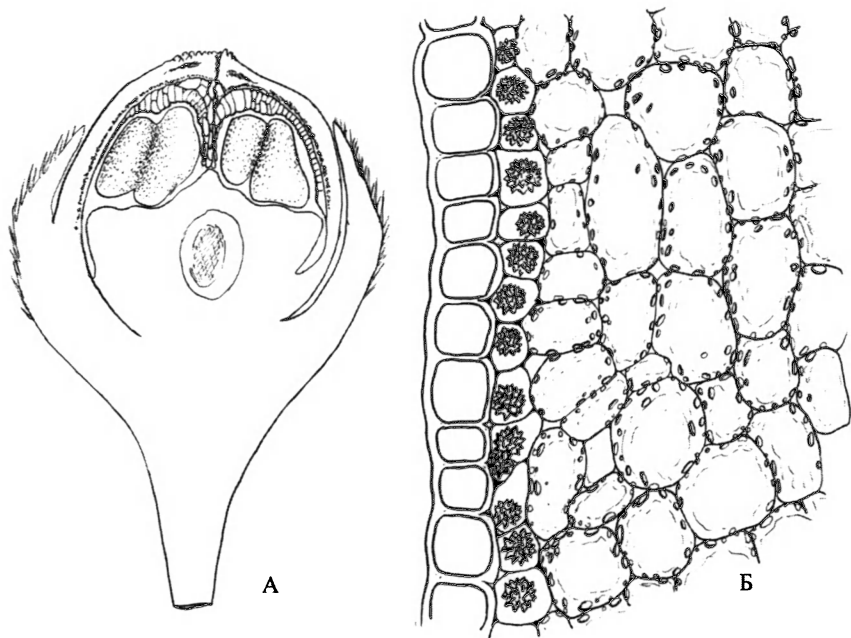


Рис. 235. *Parthenocissis inserta*

Справа – участок поперечного разреза стенки лепестка

ющей сбоку полость бутона, там, где расположен заостренный кончик чашелистика. Кристаллоносный субэпидермальный слой выделяется своей мощностью. За ним по направлению к периферии лепестка располагается паренхимная ткань из тонкостенных клеток, содержащих хорошо выраженные хлоропласты. Известно, что хлоропластам присуще выполнение ряда физиологических функций в жизни растительного организма, кроме участия в процессе фотосинтеза. Структура тканей лепестков бутона разнообразна, находясь в соответствии с осуществлением в различных местах бутона разнообразных процессов, ведущих к дифференциации из зачатков будущих органов цветка.

Исчерпать описанием разнообразие строения бутонов различных растений нет возможности, а без последнего трудно классифицировать бутоны по принципам и типам организации их. Наша задача заключается лишь в том, чтобы показать возможность такого вполне понятного разнообразия.

Выросты на чашелистиках и лепестках бутонов не всегда ограничиваются сосочками или волосками, причем весьма разнообразного строения. На рис. 236 изображены три стадии в развитии бутона и один распутившийся цветок черноко́рня (*Cynoglossum amabile*): А – только что начавший развиваться бутон, представляющий собой шарообразное тело, покрытое относительно довольно крупными бугорками. Б – моло-

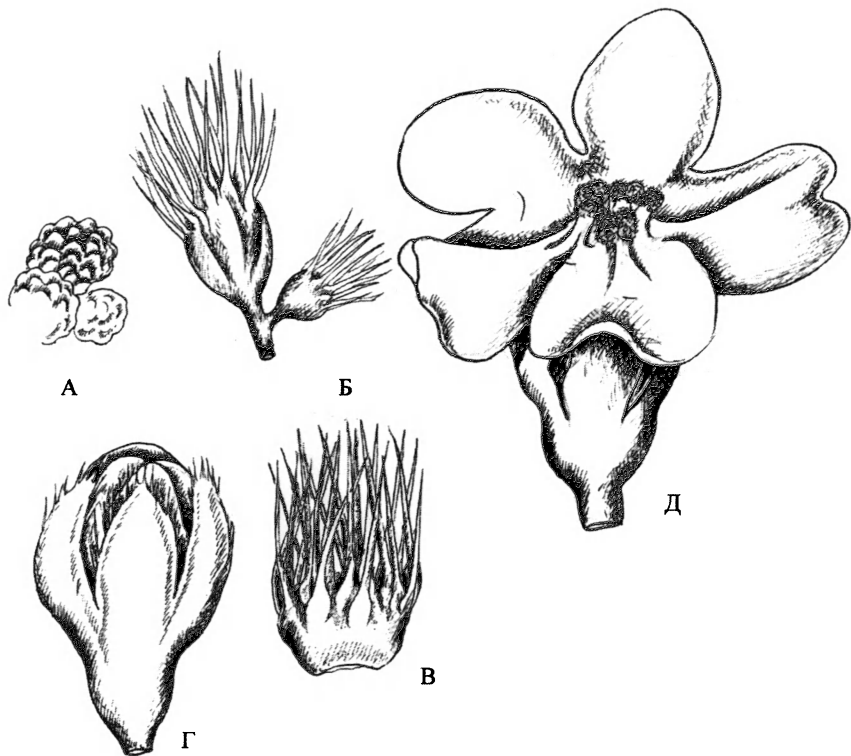


Рис. 236. *Cynoglossum amabile*

А – только что начавший развиваться бутон, Б, В – молодые бутоны с развившимися на зубчиках чашелистиков длинными щетинками, Г – дальнейшая стадия развития бутона, Д – распустившийся цветок

дые бутоны с развившимися на зубчиках чашелистиков длинными щетинками. Чашелистики определились из обилия бугорков зачаточного бутона. Этот процесс отчасти виден на фрагменте Б: нижний боковой бутончик – верхушка его покрыта значительным числом щетинок, но до обособления чашелистиков еще не дошло. Такое же состояние развития бутона изображено на фрагменте В. В связи с более мощным разрастанием бутона и число щетинок на его верхушке еще значительнее. Каждая щетинка прикрепляется к стенке бутона при посредстве расширенного основания, как это присуще многим трихомным образованиям. Верхний бутон фрагмента Б уже имеет обособившиеся чашелистики с несколькими щетинками на каждом из них. Фрагмент Г – дальнейшая стадия развития бутона. Щетинки исчезли, на верхушках чашелистиков мощных щетинок уже нет. Вместо них по краям каждого чашелистика редко расставлены более мелкие щетинки. По-видимому, процесс формирования бутона чернокорня особенно сложен, так как одна форма

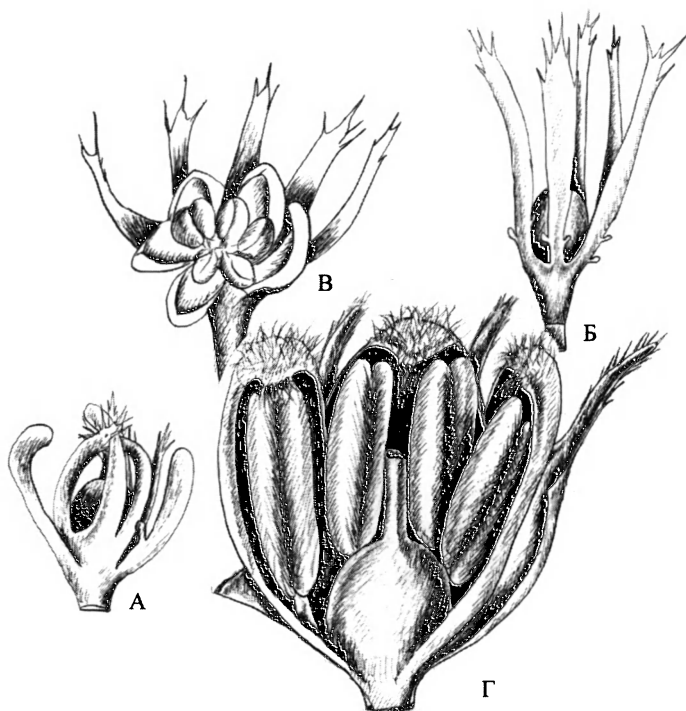


Рис. 237. А – молодой бутон *Specularia Speculum*, Б – «чашелистики», не имеющие на верхушке щетинок, В – вполне распустившийся пятимерный цветок, Г – *Solanum tuberosum*

щетинок сменяет другую. По-видимому, каждой форме щетинок присуща своя форма участия в физиологических соотношениях формирующегося бутона. Фрагмент Д – распустившийся цветок с типичными для цветка Бурачниковых признаками, в особенности стаминодиеподобными выростами лепестков, окружающими зев венчика.

Очень оригинально построен бутон спекулярии или девичьего зеркала (*Specularia speculum*, рис. 237). На рис. 237 изображены три фрагмента: А – молодой бутон окружен достаточно хорошо развитыми образованиями, по положению своему соответствующими чашелистикам разнообразного строения: на кончиках одних есть щетинки, кончики же других просто вздуты, у основания некоторых по краям имеются выросты, по-видимому, железистого характера. Все это окружает бутон в виде шаровидного тела. Следовательно, у спекулярии чашелистики рано обособляются от собственно бутона, принимая, однако в формировании его какое-то физиологическое участие. В дальнейших стадиях развития бутона «чашелистики» сильно разрастаются, разрастаются и щетинки на их верхушках, причем чашелистиков ровно пять, как это соот-

ветствует пятимерности цветка колокольчиковых. Возможно (фрагмент Б), что «чашелистики», отмеченные нами при более ранней стадии развития бутона, не имеющие на верхушке щетинок (фрагмент А), есть просто выросты чашелистикоподобного облика, или редко развивающиеся или же возникающие в более поздних стадиях формирования бутона, отсыхают и опадают. Фрагмент В – вполне распутившийся пятимерный цветок с хорошо развитыми и различимыми пыльниками и прекрасно сохранившимися чашелистиками, продолжающими нести на своих кончиках редкие щетинки.

На этом же 237 рисунке помещена часть развернутого цветка одного из представителей сем. Пасленовых (*Solanum tuberosum*), для демонстрации обильного развития трихом на кончиках околоцветника (в данном случае лепестков), имеющих близкое соприкосновение с формирующимися пыльниками. На кончиках пыльников также развиваются нередко трихомы. Изображен по существу бутон, готовый к распусканию, но еще не раскрытый, развернуть его пришлось при приготовлении препарата для изучения и зарисовывания. Обращает внимание мощность сформированных пыльников по сравнению с размерами завязи. Хотя завязь еще очень молода и должна разрастись значительно. Соотношение размеров пыльников и завязи в очень молодом бутоне картофеля мы уже показывали (рис. 221).

Итак, участие жизнедеятельности тканей наружного и внутреннего околоцветников в процессах формирования бутона и в дальнейшем частей бутона в органы цветка вполне вероятно. В пользу этого фактов достаточно.

В бутоне происходят интенсивные процессы морфогенеза. В эти процессы вовлекаются как физиологические агенты различного характера все части и ткани, составляющие бутон, своей жизнедеятельностью то доставляющие питательный материал для построения растущих и дифференцирующихся в определенных направлениях частей бутона, то вырабатывающих в своих клетках различные гормоны и стимуляторы, обуславливающие соответственное направление морфогенетических процессов. К числу таких клеток, преимущественно вырабатывающих различные стимуляторы роста и развития, следует, по-видимому, отнести и разнообразнейше построенные сосочки и волоски, возникающие в различных местах бутонов. Все такие выросты, определенным образом локализованные, являются тоже тканями, составные элементы которых расположены пространственно более разъединенно, нежели клетки обычных тканей, составляющие более или менее однородные и плотные скопления анатомических элементов. Нитчатые образования, принимающие интенсивное участие во всех процессах питания и роста организмов хорошо развиты у красных водорослей [254]. У высших растений, кроме клеточных выростов и волосков, возникают еще более солидные образования в виде разнообразных щетинок и шипов, покрывающие преимущественно бутоны снаружи. Так бутоны традесканции на каждом из трех чашелистиков имеют вдоль срединной жилки редкие относительно крупные щетинки, такими же щетинками

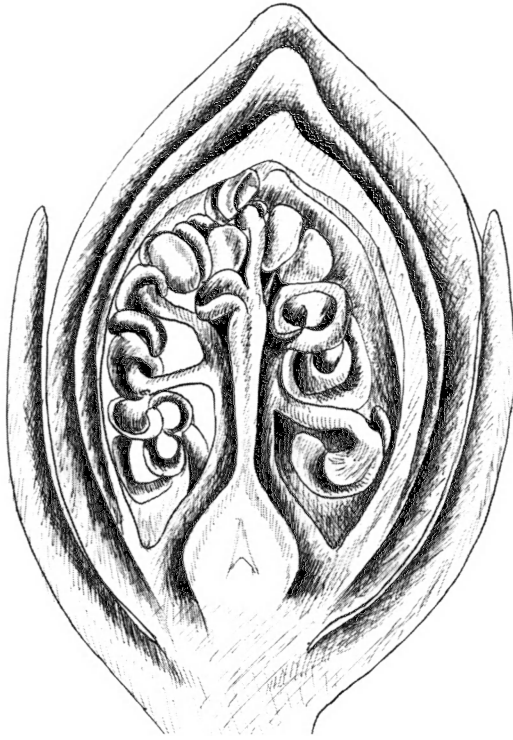


Рис. 238. *Hibiscus indicus*

покрыты бутоны маков. Значение таких выростов не ясно, но не может быть сомнения, что их возникновение и рост связан с какими то явлениями в развитии бутона.

В настоящем разделе мы ограничились рассмотрением бутонов, в которых должен развиваться андроцей и гинецей, т.е. обоеполых цветков. Бутонов цветков однополо мужских или женских мы не анализировали.

Во всяком бутоне, прежде всего, достигают наиболее приближающегося к окончательному развитию состояния тычинки. Микроспоры в пыльниках дифференцируются очень рано, в еще не готовых пыльниках. Перед распусканием бутон обычно плотно забит готовыми к раскрытию бутону частями цветка, после распускания обычно заканчивающие свое развитие до конечного состояния и переходящие затем или к отмиранию, как, например, члены наружного и внутреннего околоцветников, и тычинки, или, как оплодотворенная завязь, в плод. Бутон, действительно, во все время своего существования непрерывно дифференцируется, и части его разрастаются. Пример плотно укомплектованного бутона представляют бутоны хотя бы Розовых, пеоны и др. На рис. 238 изображен разрез почти готового к распусканию бутона индийского гибискуса. Андроцейная трубка разрослась до возможного преде-

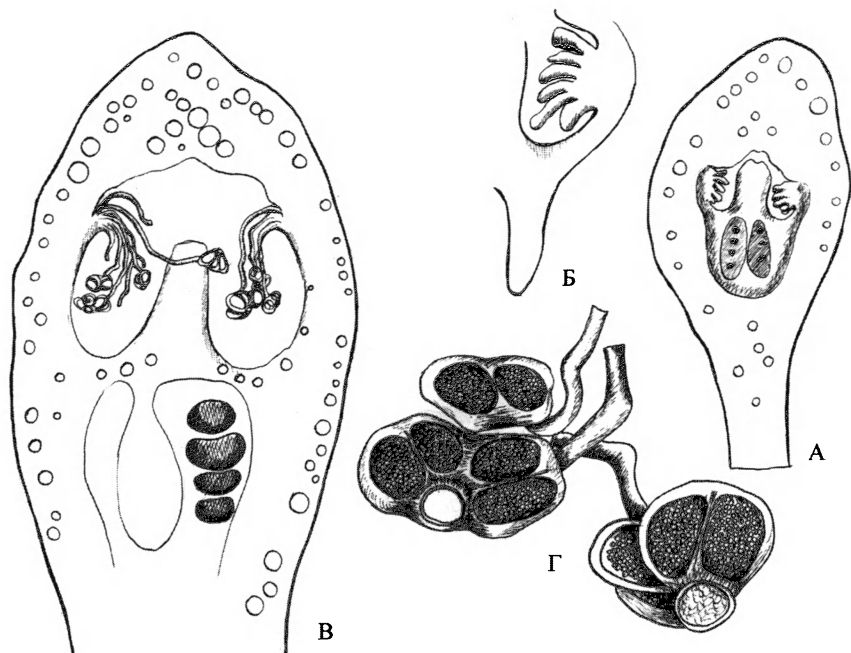


Рис. 239. *Eucalyptus viminalis*

А – зачатки тычинок в виде цилиндрических сосочков, в группе образующих своеобразную бахрому, Б – отдельно группа таких сосочков, В – продвинувшийся в развитии бутон с готовыми тычинками, Г – пыльники эвкалипта

ла, и выросшие на ней тычинки заполняют всю полость бутона, гинецей тоже в значительной степени дифференцировался. Но, представляя себе, цветок этого вида гибискуса, видишь, сколько еще предстоит разрастаться и окончательно дифференцироваться частям этого цветка, чтобы он достиг полного расцвета.

Мы до сих пор рассматривали бутоны, покровы которых, по крайней мере, в верхней части свободны. Но существуют растения, бутоны которых закрыты со всех сторон, т.е. покровы их дифференцируются иным путем. К числу растений с закрытыми бутонами относятся эвкалипты. На рис. 239 изображено два бутона эвкалипта (*Eucalyptus viminalis*) в различных состояниях развития и отдельно три тычинки. Андрогейно-гинецейная группа бутона возникает в специальной полости. Развития бутона эвкалипта не исследовали. Развитие бутона эвкалипта обстоятельно прослежено исследователями [257]. Из фрагмента А видно, что зачатки тычинок начинают развиваться в виде цилиндрических сосочков, в группе образующих своеобразную бахрому (на фрагменте Б – отдельно группа таких сосочков). Дифференциация тычинок происходит довольно быстро еще до начала раскрытия бутона. Фрагмент

В – разросшийся и продвинувшийся развитием бутон с готовыми тычинками и еще слабо развитой завязью с зачатками семян. Очень своеобразно построены пыльники эвкалипта (фрагмент Г). Каждый пыльник, за очень немногими отклонениями, состоит из 4-х пыльцевых гнезд, соединенных попарно, со своеобразной коннективой в виде диска из ткани с вместилищами выделений. Попарно соединенные в пыльцевые мешки четыре гнезда расположены вокруг коннективы, образуя подобие щитка. Все это прикреплено к относительно длинной тычиночной нити. Пыльники созревают рано и свешиваются в полость бутона, будучи вполне готовыми к высыпанию пыльцы.

Мы не будем описывать как раскрывается бутон у эвкалипта. Это явление требует специального переисследования.

Нашим весьма кратким обзором некоторых особенностей организации строения бутонов ряда растений, надеемся, удалось показать необходимость тщательного систематического изучения столь важной части цветкового растения и рациональной классификации такого обширного и разнообразно построенного раздела морфологических категорий цветковых. Так как в бутоне дифференцируются до состояния почти полной готовности основные части цветка, с выявлением направленности установления половости в соответственно определенных циклов андроеца и гинецея с их споровыми элементами, то значение бутонов для полового размножения растений вполне понятно.

Кроме непосредственной связи развивающихся и растущих зачатков частей цветка в бутоне с основным потоком питательных веществ по проводящей системе и осмотическими путями по паренхимным элементам соприкасающихся тканей, в цветковом бутоне между будущими органами цветка материальная и энергетическая связь еще усиливается образованием трихомного аппарата начиная от клеточных выростов – сосочков и кончая щетинками и даже шипиками. Действенная связь, эффективно проявляющаяся усилением питания и стимуляцией развития, осуществляется, по-видимому, лишь, когда сам трихомный аппарат находится в состоянии развития. Физиология и морфогенез бутонов весьма сложны и требуют внимательного изучения.

Заключение

В итоге рассмотрения организации цветков у различных растений, в различных состояниях их развития, даже такого краткого, как произведенное нами, создается представление о природе этой организации и некоторых закономерностях, управляющих ее развитием.

Более или менее углубленное рассмотрение строения цветков у ряда растений, принадлежащих к различным систематическим группам, обнаруживает большое разнообразие не только в общем облике цветков, но, еще большее, в деталях их организации. При сохранении общего типа строения цветка, свойственного покрытосеменным растениям, разнообразно выявлены не только форма, цвет и консистенция каждого члена цветка, но и число членов каждой категории, расположенных обычно отдельными мутовками, изменчиво в широких пределах. Например, в цветках одних растений околоцветник может совершенно отсутствовать или бывает низведен до незначительнейших, едва заметных, рудиментов, в других не по многочисленности членов с трудом поддается учету (у махровых форм). То же происходит с членами андроеца и гинецея, и не только в искусственных условиях культуры, но и в природе.

Организацию цветка разнообразит еще ряд образований, кроме основных членов мутовок, в виде различных выростов, нектариев, стаминодиев, волосков, которые при сильном развитии или густом скоплении весьма значительно изменяют облик и соотношение частей цветка между собой. Например, достаточно образоваться на поверхности цветочных органов незначительным выростам (сосочкам) эпидермиса, чтобы они, образуясь в скоплениях различной плотности и высоты, придали поверхности бархатистость, морщинистость и т.п. Сильное разрастание в стесненном пространстве (в бутоне) нередко является причиной складчатости, гофрированности даже во вполне развитом цветке.

Цветок исключительно пластичное образование. Достаточно воздействия любого фактора окружающей среды, определяющей развитие цветка, в измененной по отношению к норме напряженности, одинаково – выше или ниже нормальной, чтобы вызвать те или другие изменения в строении цветка. Так, даже тесного соприкосновения зачатков цветочных органов в бутоне нередко бывает достаточно для того, чтобы развившиеся из таких зачатков органы стали сросшимися взаимно. Последнее резко изменяет не только симметрию цветка, но в ряде случаев план организации его, если это свойство зафиксировано ходом эволюции. Изменяя характер воздействия факторов, обуславливающих развитие цветка, можно задержать дифференциацию зачатков одних цветочных органов и побудить к развитию зачатки других органов, не свойственных нормальным условиям и остающихся обычно в виде рудиментов. Самые размеры цветка в значительной степени зависят от питания растения и вообще условий произрастания.

В конусе нарастания цветка зачатки цветочных органов обычно расположены в определенном порядке, циклами, кругами, мутовками. Из зачатков в таком же порядке дифференцируются соответствующие органы, располагаясь или по спирали или же кругами, содержащими в каждом круге определенное число однородных членов. Но нередко, на конусе нарастания цветка возникает большее число зачатков (бугорков) членов цветка, нежели это должно соответствовать выработанному эволюционным процессом плану организации цветка. И все же, при сохранении обычных (нормальных) условий развития, цветок формируется согласно этому плану. Излишнее число зачатков задерживается дифференциацией, и лишь изменение условий, определяющих развитие, может побудить их к дифференциации в соответствующие положению на конусе нарастания зачатков органы цветка.

План строения цветка есть отражение каких-то еще далеко не разгаданных физиологических соотношений, развертывающихся в период его развития. Задача будущих исследований по морфогенезу и органогенезу цветка – разгадать эти соотношения. Последнее относится к области экспериментальной морфологии, совместно с эволюционной морфологией.

Наряду с тем, что дифференциация зачатка каждого члена цветка в известной мере предопределена положением зачатка в конусе нарастания цветка, все же в ряде случаев, вместо полагающегося планом строения цветка органа его, может дифференцироваться или «переходная форма» между членами двух соседних циклов или же полностью член соседнего цикла. Дифференциация каждого зачатка в соответствии с его положением в конусе нарастания цветка цветочный орган, по-видимому, обуславливает сочетание определенных специфических физиологических факторов, действие которых сосредоточено в узкой зоне определенного цикла конуса нарастания цветка. К числу таких определенных по своему воздействию факторов относятся факторы маскулинизации и феминизации. Незначительные изменения в расположении зачатка определяют весьма значительные изменения в направлении процесса дифференциации из зачатка соответственного цветочного органа, по-видимому, изменениями в физиологии процесса развития. Факторы среды, такие, как световое и водное довольство растительного организма во время его развития, могут сильнейшим образом изменять установившуюся наследственно закономерность распределения органов в цветке (исследования [234], [241] и др.). Никакого метаморфоза одного члена цветка в другой не происходит, осуществляется лишь изменение условий

развития зачатка, определяющее замену одного органа другим [253]. Следовательно, каждый член цветка может быть замещен членом другой организации в соответствии с условиями, направляющими дифференциации того или другого зачатка.

Каждый цветок следует рассматривать, как систему органов, установившуюся в определенных соотношениях друг с другом в силу закономерностей эволюционного процесса. Устойчивость этой системы имеет определенный предел для различных растений различный.

Есть растения, цветки которых быстро реагируют на воздействие среды по сравнению с цветками ряда других растений. Однако дать удовлетворительный анализ этим явлениям можно лишь применяя экспериментальные методы.

В итоге рассмотрения организации цветка покрытосеменных и лишь в малой степени, причем в самых общих чертах, обращаясь к сопоставлениям физиологических процессов, определяющих направление дифференциации основных органов цветка в их взаимоотношении друг с другом, мы не можем полностью согласиться с общераспространенным определением цветка. Это определение базируется, во-первых, на признании фолиарной гипотезы, т.е., что все органы цветка листовой природы, представляют собой видоизмененные листья; во-вторых, на приемлемости гипотезы метаморфоза, т.е. возможности превращения одних органов в другие; в-третьих, на противопоставлении в сформированном цветке стерильных органов цветка фертильным, способным к спорообразованию. Так, в I томе руководства «Ботаника» под редакцией Л.И. Курсанова (239, с. 327), приводится такое определение цветка: «Цветком у покрытосеменных растений называют укороченный неразветвленный побег с ограниченным ростом, листья которого метаморфизированы в связи с половым размножением, происходящим здесь же в цветке и приводящим к образованию семян».

Мы предлагаем следующее определение цветка: «Цветок есть укороченный побег, несущий на своей оси в различной степени маскулинизированные и феминизированные аппендиксы, образующие покровы цветка, и специализированные микро- и мегаспорангиефоры».

Разумеется, мы рассматриваем наше определение только как одно из возможных, отнюдь не претендуя на его окончательность.

Процессы морфогенеза с наибольшей эффективностью осуществляются в бутонах, где происходит специфически для каждого вида растений выраженное дифференцирование частей цветка из их зачатков, где возникают самые зачатки и определя-

ется свойственная спороносным органам сексуальность и направление развития соответственной сексуальности.

Весьма важное участие в морфогенетических процессах, осуществляющихся в бутонах, должны принимать различные трихомные образования, возникающие как выросты на различных частях бутонов в период дифференцирования этих частей и развития самих трихом.

Наиболее показательны трихомные образования, возникающие на кончиках листовидных органов околоцветника, как наружного, так и внутреннего кругов.

Сущность физиологического взаимодействия трихомных образований с формирующимися частями цветка, хотя пока еще совершенно неясна, но постоянное присутствие трихом в бутонах и концентрация их скоплений в определенных местах бутона, для каждого вида растения весьма характерная, определенно убеждает в существеннейшей роли трихом при дифференциации частей цветка во все время существования бутона. Воздействие трихом на процессы дифференциации частей цветка, развертывающиеся в бутонах, наиболее активно, когда трихомы сами находятся в состоянии развития.

Бутон представляет собой во время его существования, начиная от зачатка на конусе нарастания цветочного побега и до распускания в цветок непрерывно развивающуюся систему связанных теснейшим образом физиологически развивающихся компонентов. Ни одна часть бутона не изменяется изолированно от других частей, изменение одной части обуславливает неизбежное синхронное изменение в соответствующем ей направлении каждой другой части бутона.

У одних растений все части цветка почти полностью оформляются уже в бутоне. Так что после распускания бутона в цветок части цветка лишь несколько разрастаются. У других же растений процесс дифференциации частей цветка закаливается после распускания бутона

В организации бутона принимают участие, прежде всего в качестве его покровов, создавая полость бутона, где происходит формирование зачатков и дифференциация спороносных органов, органы околоцветника. В ряде случаев к ним примыкают различные брактеальные образования. Нередко также бывают редуцированы не только брактей, но и сама чашечка. Так что тогда бутон организован таким образом, что покровы его состоят из одних лишь частей будущего венчика и весь бутон в начале своего развития погружен в бокал из сросшихся чашелистиков.

Наряду с бутонами, организованными даже перед наступлением времени распускания довольно рыхло, существуют бутоны очень туго набитые в особенности органами внутреннего околоцветника. Это в тех случаях, когда лепестков образуется много или они уже в бутоне достигают крупных размеров, поэтому бывают сложенными.

В отношении организации существует громадное разнообразие различно построенных бутонов. Изучить это разнообразие и рационально классифицировать бутоны на основе какого-либо наиболее существенного признака – насущная задача фитоморфологов. У ряда растений, в особенности среди паразитов, микроспоры развиваются не в специфически организованных тычинках, а в самой ткани или околоцветника или брактеальных образований. У махровых цветков очень часто микроспоры возникают или в тканях листочков околоцветника или же, в зависимости от специальных условий, в любых органах цветка.

Цветок есть итог не только морфогенных процессов, осуществляющихся в направлении, выработанном приспособительной эволюцией, но и физиологических взаимоотношений с действием, начавшимся с момента возникновения сексуализации влияния антагонистических маскулинизирующих и феминизирующих начал.

В бутонах обоеполых цветков тычинки развиваются прежде развития гинецея, протандрия проявляется на одном и том же растении раньше протерогении. По-видимому, маскулинизирующее начало в бутонах цветка активнее феминизирующего.

Приложение 2

Распределение волосков и папилл в разных частях цветка

Плодолистики с папиллами [289]	Рыльца влажные с папиллами [370, 371]	Рыльца сухие с папиллами [370, 371]	Интегументы в области микропиле	Лепестки с папиллами	Полость завязи со слизью
Двудольные					
1(1) Degeneraceae (Degeneria)			1(1) Degeneraceae микропиле без папилл [310]		
		1(3) Magnoliaceae (Magnolia, Liriodendron)	1(3) Magnoliaceae микропиле без папилл [311]		
2(1) Eupomatiaceae (Eupomatia)			2(1) Eupomatiaceae микропиле без папилл [310]		
3(1) Annonaceae (Cananga)	3(1) Annonaceae (Annona, Friesodielsia)		3(1) Annonaceae микропиле без папилл [316]		3(1) Annonaceae (Annona) [320]
4(1) Winteraceae (Drimys)	4(1) Winteraceae (Drimys)		4(1) Winteraceae микропиле без папилл [309]		

			7(8) Calycanthaceae (Calycanthus, Chimonanthus) – поверхность рылец без папилл	7(8) Calycanthaceae микропиле с папиллами [311]	
7(10) Lauraceae (Sassafras)		7(10) Lauraceae (Cinnamomum, Laurus, Umbellularia)	7(10) Lauraceae (Cinnamomum, Laurus, Umbellularia)	7(10) Lauraceae (Cinnamomum, Laurus, Sassafras) микропиле без папилл [316]	
9(1) Chloranthaceae (Chloranthus – края плодолистиков плотно сомкнуты)		9(1) Chloranthaceae (Chloranthus) – поверхность рылец без папилл	9(1) Chloranthaceae (Chloranthus) – поверхность рылец без папилл	9(1) Chloranthaceae микропиле без папилл [304]	
		10(1) Saururaceae (Saururus, Houttuynia)	10(1) Saururaceae (Saururus, Houttuynia)	10(1) Saururaceae микропиле без папилл [322]	
		10(2) Piperaceae (Piper)	10(2) Piperaceae (Piper)	10(2) Piperaceae микропиле без папилл [317]	
		11(1) Aristolochiaceae (Aristolochia)	11(1) Aristolochiaceae (Aristolochia)	11(1) Aristolochiaceae микропиле без папилл [279]	
		15(1) Nepenthaceae (Nepenthes)	15(1) Nepenthaceae (Nepenthes)	15(1) Nepenthaceae микропиле без папилл [316]	

Продолжение

Плодолистики с папиллами [289]	Рыльца влажные с папиллами [370, 371]	Рыльца сухие с папиллами [370, 371]	Интегументы в области микропиле	Лепестки с папиллами	Полость завязи со слизью
		16(1) Sabombaseae [289]	16(1) Sabombaseae (Sabomba sarolimiana – с папиллами) [294]		
		16(2) Nuphraseae (Nuphar, Victoria, Nuphrasa)	16(2) Nuphraseae микропиле без папилл [309]; имеется интегументальный обтуратор [341]		16(2) Nuphraseae [320]
			16(3) Barclayaseae (Barclaya – с папиллами) [277]		16(3) Barclayaseae [277]
18(1) Nelumbonaceae (Nelumbo) [289]			18(1) Nelumbonaceae микропиле без папилл [294]		
19(4) Ranunculaceae (Coptis, Actaea, Caltha, Trollius)		19(4) Ranunculaceae (Actaea, Ranunculus, Anemone, Helleborus, Adonis, Anemopsis, Cimicifuga, Clematis, Laccopetalum, Myosurus, Nigella, Thalictrum, Trautvetteria, Trollius),	19(4) Ranunculaceae микропиле без папилл [330]		

19(6) Hydrastidaceae (Hydrastis)			19(6) Hydrastidaceae микропиле без папилл [330]		
	19(7) Berberidaceae (Berberis, Podophyllum, Mahonia, Ranzania, Diphyllia)	19(7) Berberidaceae (Bongardia, Erimedium)	19(7) Berberidaceae микропиле без папилл [306]		
21(1) Paeoniaceae (Paeonia)	21(1) Paeoniaceae (Paeonia)		21(1) Paeoniaceae (Paeonia – микропиле без папилл) [335]		21(1) Paeoniaceae (Paeonia lactiflora) [341]
		22(1) Paravogaseae (Chelidonium, Papaver, Dendromecon, Dicranostigma, Eomecon, Eschscholzia, Glaucium, Huperoum, Macleaya, Meconopsis, Romneya)	22(1) Paravogaseae микропиле без папилл [287]		
		23(4) Nuytaginaceae (Bougainvillaea, Mirabilis, Oxybaphus)	23(4) Nuytaginaceae микропиле без папилл [296]; имеются нуцеллярный обту- ратор [341]		
	23(5) Aizoaceae (Artemia)	23(5) Aizoaceae (Carpanthea)	23(5) Aizoaceae микропиле без папилл [290]		

Продолжение

Плодолистики с папиллами [289]	Рыльца влажные с папиллами [370, 371]	Рыльца сухие с папиллами [370, 371]	Интегументы в области микропиле	Лепестки с папиллами	Полость завязи со слизью
		23(6) Tetragoniaceae (Tetragonia)	23(6) Tetragoniaceae микропиле без папилл, над микропиле имеются нитевидные железистые клетки [323]		
		23(9) Portulacaceae (Portulaca, Claytonia, Talinum)	23(9) Portulacaceae микропиле без папилл [323]		
		24(1)-Polygonaceae (Polygonum, Muehlenbeckia, Oxuria, Rumex,)	24(1)-Polygonaceae микропиле без папилл, но имеется нуцеллярный колпачок [336]		
		25(1) Plumbaginaceae (Acantholimon, Plumbago, Ceratostigma)	25(1) Plumbaginaceae микропиле без папилл, но имеется обтуратор, входящий в микропиле [278]		
26(1) Trochodendraceae (Trochodendron)			26(1) Trochodendraceae микропиле без папилл [284]		26(1) Trochodendraceae (Trochodendron) [320]

28(1) Eupteleaceae (Euptelea)			28(1) Eupteleaceae микропиле без папилл [307]		
30(4) Platanaceae (Platanus)	30(4) Platanaceae (Platanus)		30(4) Platanaceae Данные отсутствуют [305]		
64(2) Begoniaceae (Hillebrandia)	64(2) Begoniaceae (Begonia)		64(2) Begoniaceae микропиле без папилл, зигзаго- образное [295]		
65(4) Resedaceae (Reseda)	65(4) Resedaceae (Reseda, Astocarpus) – поверхность рылец без папилл		65(4) Resedaceae микропиле без папилл, зигзаго- образное [338]		65(4) Resedaceae [337]
	69(10) Malvaceae (Hibiscus, Althaea, Abutilon, Sphaeroclea, Ravonia, Malva viscus, Malva, Sidalcea, Lavatera, Kitaibelia, Modiola, Alyogyne, Goethea, Gossypium, Lagunaria, Malope, Sida, Urena, Malvastrum, Hoheria, Robinsonella, Urcarpidium)		69(10) Malvaceae микропиле без папилл, зигзаго- образное [321]		69(10) Malvaceae (Hibiscus rosa- sinensis, Hibiscus indicus. Althea rosea) [213, 214]

Продолжение

Плодолистики с папиллами [289]	Рыльца влажные с папиллами [370, 371]	Рыльца сухие с папиллами [370, 371]	Интегументы в области микропиле	Лепестки с папиллами	Полость завязи со слизью
77(4) Saxifragaceae (Tiarella)	77(4) Saxifragaceae (Tiarella, Aceriphyllum, Bergenia, Heuchera, Peltiphyllum, Tellima)	72(1) Euphorbiaceae (Ricinus, Mercurialis, Acalypha, Aterphila)	72(1) Euphorbiaceae (Aleurites fordii – с папиллами) [326]		
77(4) Saxifragaceae (Tiarella)	77(4) Saxifragaceae (Saxifraga, Astilbe, Lithophragma, Rodgersia)	79(1) Gunneraceae (Gunnera)	77(4) Saxifragaceae микропиле без папилл [301]		
80(1) Rosaceae (Spiraea, Physocarpus)	80(1) Rosaceae (Malus, Prunus, Pyrus, Rhaphiolepis, Mespilus, Neillia, Osmatronia)	80(1) Rosaceae (Geum, Rubus, Dryas, Potentilla, Rosa, Filipendula, Prinsepia, Sanguisorba)	79(1) Gunneraceae (Gunnera hamiltonii – с папиллами) [347]	80(1) Rosaceae (Spiraea, Alchemilla vulgaris, Eriobotrya japonica) [213, 214]	
				84(3) Myrtaceae (Eucalyptus viminalis) [211]	

	88(3) Sapindaceae (Dobolaea) – поверхность рылец без папилл		88(3) Sapindaceae Dobolaea микропиле без папилл [326]	
88(4) Асегасеae (Aseg platanoïdes) – волоски обращены в полость завязи (собственные данные)		88(4) Асегасеae (Асег) – поверхность рылец без папилл	88(4) Асегасеae. Данные отсутствуют [340]	88(4) Асегасеae (Aseg platanoïdes) (собственные данные)
		92(2) Linaceae (Linum, Reinwardia)	92(2) Linaceae (Linum микропиле без папилл [271])	
		93(5) Geraniaceae (Geranium, Erodium, Pelargonium)	93(5) Geraniaceae – микропиле без папилл, зигзагообразное [272]	
			93(7) Ledosagraceae – с папиллами [273]	
			93(8) Rhynchothesaceae – с папиллами [274]	

Продолжение

Плодолистики с папиллами [289]	Рыльца влажные с папиллами [370, 371]	Рыльца сухие с папиллами [370, 371]	Интегументы в области микропиле	Лепестки с папиллами	Полость завязи со слизью
		102(1) Proteaceae (Grevillea, Embothrium)	102(1) Proteaceae микропиле без папилл [280]		
		103(1) Vitaceae (Cissus, Parthenocissus) – поверхность рылец без папилл	103(1) Vitaceae микропиле без папилл [280]	103(1) Vitaceae (Vitis vinifera, Ampelopsis megalophylla, Parthenocissus inserta) [213, 214]	
		104(13) Hydrangeaceae (Hydrangea, Carpentaria, Deinanthe, Jamesia, Kirengeshoma, Philadelphus, Pileostegia, Schizophragma)	104(13) Hydrangeaceae микропиле без папилл [303]	104(13) Hydrangeaceae (Hydrangea hortensis, Hydrangea paniculata) [214]	
	108(2) Araliaceae (Oreopanax, Trevisia)	108(2) Araliaceae (Delabrea, Hedera)	108(2) Araliaceae микропиле без папилл [280]	107(2) Araliaceae (Eleutherococcus senticosus) [213, 214]	
	116(1) Solanaceae (Solanum)			116(1) Solanaceae (Solanum tuberosum) [211]	

			119(6) Boraginaceae (Cynoglossum amabile) [211]		
		124(3) Campanulaceae (Campanula rotundifolia, Specularia speculum) [214]			
		128(1) Asteraceae (Crepis, Serratula, Eupatorium, Helianthus, Cosmos, Santolina, Anthemis, Achillea, Chrysanthemum, Aster, Centaurea, Senecio, Gazania, Helenium, Hieracium, Wedelia, Vernonia)	128(1) Asteraceae (Berkheya, Cynareae – с папилами)[326]		
Однодольные					
1(1) Butomaceae (Butomus)		1(1) Butomaceae (Butomus)			
2(1) Hydrocharitaceae		2(1) Hydrocharitaceae (Limnobium)			2(1) Hydrocharitaceae (Elodea, Enhalus, Hydrocharis, Ottelia, Vallisneria) [320]

Окончание

Плодолисточки с папиллами [289]	Рыльца влажные с папиллами [370, 371]	Рыльца сухие с папиллами [370, 371]	Интегументы в области микропиле	Лепестки с папиллами	Полость завязи со слизью
3(2) Alismataceae (Alisma)	3(2) Alismataceae (Echinodorus)	3(2) Alismataceae (Echinodorus)			3(2) Alismataceae (Alisma) [320]
13(1) Melanthiaceae (Tofieldia)	13(1) Melanthiaceae (Iphigenia)	13(1) Melanthiaceae (Veratrum)			
	15(14) Amaryllidaceae (Habranthus, Rhodophiala, Sprekelia)	15(14) Amaryllidaceae (Narcissus, Cyranthus, Leucojum, Cryptostephanus, Eucharis, Eucrosia, Galanthus, Hippeastrum, Hymenocallis, Ixiolirion, Nerine, Sternbergia, Urceolina, Caliphruria)		15(5) Hyacinthaceae (Scilla) [211]	
	16(1) Convallariaceae (Convallaria majalis) [214]	16(1) Convallariaceae (Disporum, Ophiopogon)		15(14) Amaryllidaceae (Narcissus poeticus) [214]	
				16(1) Convallariaceae (Convallaria majalis) [214]	

Примечание. Семейства расположены по системе А.Л. Тахтаджяна 1987 г. [329]. Перед названием семейства приведен порядковый номер порядка, к которому оно относится, в скобках номер семейства в порядке.

Приложение 3

Как я, Ольга Васильевна Яковлева, попала в лабораторию анатомии БИН

О.В. Яковлева (урожденная Александрова) родилась 26 сентября 1945 г. в городе Ленинграде. До 1967 года жила на территории Ботанического института им. В.Л. Комарова в деревянном двухэтажном доме на 2-м этаже. Мы занимали 3 комнаты (каждая не менее 25 кв. м) в 4-комнатной квартире. Соседкой нашей была Зинаида Васильевна Наумова, которая работала в библиотеке БИН и сыграла немаловажную роль в моей судьбе.

Помню, в школе нам задали написать сочинение про родителей. Так как большую часть времени я проводила с мамой: часто бывала у нее в лаборатории, читала с ней книжки про морских обитателей, ездила с мамой к морю, помогала собирать водоросли, естественно, я написала о ней. Когда рассказала папе про сочинение, он спросил, почему я не написала про него. Я ответила, что мне анатомия не нравится, она очень скучная, и я собираюсь изучать водоросли. О том, что я хочу стать альгологом (изучать водоросли-макрофиты), я знала уже с первого класса. В результате вышло так, как говорится в поговорке: «никогда не говори никогда». Теперь я занимаюсь не только анатомией, но даже стала заведующей лабораторией, которую в свое время создал мой отец.

В 1963 г. я поступила в Ленинградский государственный университет им. А.А. Жданова на биолого-почвенный факультет. Недобрав проходных баллов на дневное отделение, я попала на вечернее. Так как учиться на вечернем отделении можно было только работающим студентам, мне срочно пришлось устраиваться на работу. В этом мне помог Борис Иванович Норневский, отец одноклассницы Тани Норневской (ныне Оводкова), в настоящее время – моей близкой подруги. Меня зачислили на должность ученика механика в Ленинградский электротехнический институт им. В.И. Ульянова (Ленина). Работала я в деканате до

1965 г. помощником секретаря факультета электрификации и автоматизации судов. Из ЛЭТИ я уволилась после продолжительной болезни по настоянию мамы. Некоторое время я не работала, так как сумела добыть себе справку, что по состоянию здоровья могу учиться на вечернем отделении, не работая.

Специализировалась я, конечно, на кафедре низших растений. Однако маме сказали, что хорошо бы мне устроиться на работу по специальности. Я предполагала, что меня возьмут в отдел спорных растений БИН, но когда мама обратилась к заведующему Максимилиану Максимилиановичу Голлербаху с этой просьбой, то получила отказ. Есть две версии, по каким соображениям он отказался взять меня в отдел. Первая: он берег место для своей внучки, которая тоже училась на биофаке. Вторая: он внял тому, что говорила про меня наша соседка З.В. Наумова, характеризовавшая меня как ленивую, ничем не интересующуюся, безынициативную особу. После этого мама обратилась к Марии Федоровне Даниловой и попросила ее в память о папе взять меня в лабораторию морфологии и анатомии растений. С 1969 г. меня взяли лаборантом, сначала временно, в связи с чем каждые 4 месяца отчисляли, а потом зачисляли обратно. С января 1971 г. после ухода на пенсию Ирины Борисовны Чернышевой я была зачислена в штат Ботанического института на должность старшего лаборанта. В это время в лаборатории вовсю велись исследования ультраструктуры растительных клеток. Мне было разрешено приобщиться к этим исследованиям, но в свободное от работы время, так как объектами исследования я выбрала водоросли-макрофиты. Фиксация объектов в те времена была хорошо отлажена только для покрытосеменных растений. Фиксации, которые мне помогла провести сотрудница лаборатории Е.М. Бармичева, оказались не совсем удачными, лучше всего зафиксировались репродуктивные органы, на этом и была основана моя дипломная работа. Руководителем числилась доктор биологических наук Мария Федоровна Данилова, которая фактически только сфотографировала мне материал, сказав, что ничего в водорослях не понимает. Она полагала, что мне во всем помогает разобраться мама. Однако это было не так: всю остальную работу я выполняла сама. Я защитила дипломную работу «Ультраструктура репродуктивных органов двух видов Черноморской бурой водоросли *Cystoseira*». Это была первая в СССР работа по изучению ультраструктуры водорослей-макрофитов. Окончила университет я в 1973 г. и Решением Государственной экзаменационной комиссии мне была присвоена квалификация биолога-ботаника низших растений. Я и далее хотела продолжать изу-

чать водоросли, М.Ф. разрешила это делать, но только не за счет лаборатории (т.е. ездить в командировки для сбора материала я должна была за свой счет). Ездить фиксировать материал за свой счет я не стала и работала лаборантом, приготавливая для М.Ф. постоянные световые препараты, печатая фотографии с электронно-микроскопических негативов. После рождения сына (1975 г.), когда я вышла из декретного отпуска (1976 г.), мое место оказалось занятым, пришлось заниматься хозяйственными делами лаборатории. С 1979 г. стала работать лаборантом у Е.А. Мирославова. Здесь я уже имела дело с препаратами для просвечивающего электронного микроскопа. С 1988 г. была переведена на должность младшего научного сотрудника, а с 1992 г. на должность научного сотрудника. С 1982 по 1987 гг. была соискателем ученой степени кандидата биологических наук. Тему и объекты исследования, так же как и для дипломной работы, я нашла сама, чем привела в замешательство сотрудников лаборатории. В результате, моими руководителями числились два доктора биологических наук – Ирина Александровна Грудзинская и Евгений Аркадьевич Мирославов. В 1990 г. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Ультраструктура слизесодержащих клеток эпидермы листа двудольных растений». С 2002 г. являюсь соискателем степени доктора биологических наук по теме «Структура и типология слизеобразующих клеток у сосудистых растений».

Когда я впервые увидела слизеобразующие клетки в эпидерме листьев у *Loiseleuria procumbens*, а затем у *Acer platanoides*, видов относящихся к семействам довольно далеко отстоящих друг от друга, то была сильно удивлена. Я спрашивала окружающих коллег, но никто по этому вопросу ничего сказать не смог. Я начала поиски: фиксировала листья разных видов, изучала литературу. В результате, у меня накопился обширный материал. После этого я начала искать признаки, которые едины для группы растений, имеющих в эпидерме листьев слизеобразующие клетки. Исходной концепцией являлось: виды с одинаковой структурой в одном органе и ткани должны иметь сходный тип метаболизма. В результате мною обнаружена взаимосвязь между расположением слизеобразующих клеток и белоксодержащих пластид. Белоксодержащие пластиды в свою очередь обнаруживаются у тех видов, у которых в ксилеме или флоэме содержатся такие вещества, как аллантоин, аллантоиновая кислота, цитруллин, аргинин, пролин. Таким образом, я подошла к проблеме коррелятивных связей в организме, проблеме, о которой И.И. Шмальгаузен говорил: «...в начальном пе-

риоде развития морфологии и анатомии ученые разложили организм на отдельные части, утерjali связь этих частей и представили себе эволюцию как результат независимых друг от друга изменений в отдельных признаках [342, с. 319]. ... Если изучение процессов дифференциации являлось до последнего времени основной задачей эволюционной морфологии и в этом отношении достигнуты большие успехи, то процессы интеграции почти полностью выпали из поля зрения исследователей морфологов» [342, с. 323].

Сейчас, при написании труда о деятельности В.Г. Александрова, я сознаю, что меня волнуют те же вопросы, что волновали в свое время и его. Областью моих научных интересов являются вопросы эволюции растительных клеток. Отправной точкой в моих исследованиях являются слизеобразующие клетки, находящиеся в разных органах у растений разного систематического положения. Кроме слизеобразующих клеток, меня интересуют структуры и явления, непосредственно связанные с этими клетками. Я пытаюсь установить закономерности, обуславливающие формирование слизеобразующих клеток в тех или иных органах и тканях сосудистых растений.

Моими любимыми научными сводками и книгами являются: [368, 369, 375, 382]. Я часто нахожу в этих книгах ответы на интересующие меня вопросы. При сборе материалов для книги о папе, выяснилось, что это были и его любимые справочники.

Когда я впервые появилась в лаборатории в 1969 г., меня удивило отношение ко мне старших сотрудников. Каждый считал своим долгом сказать мне что-нибудь о папе, о своем отношении к нему. Мне было многое непонятно, так как собственное восприятие его было совершенно другим. Они моим отцом восхищались, а я нет и мне было все равно, что они говорят о нем. В их глазах я была дочерью их учителя и руководителя, поэтому долгое время ощущала себя экспонатом, который показывали приезжающим гостям со словами: «Вот это дочка Василия Георгиевича». Про себя, наверное, добавляли: «Которой ничего не нужно».

Мои первые публикации посвящены водорослям: [285, 286, 352]. На настоящий момент на моем счету около 112 публикаций.

Библиография трудов В.Г. Александрова

1912

1. Влияние различных окислителей на работу протеолитического фермента в убитых растениях // Изв. АН. Сер. 6. Т. 6. С. 677–695. Совместно с Палладиным В.И., Ивановым Н.Н., Левицкой А.Н.

1913

2. Протеолитический фермент в семенах гороха // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. С. 98–110.

1917

3. Продуктивность транспирации и засухоустойчивость // Тр. Тифлис. ботан. сада. № 19. С. 139–194. Совместно с Максимовым Н. А.

1920

4. О продуктивности транспирации // Тр. Тифлис. ботан. сада. Сер. 2. Вып. 2. С. 1–56.

1921

5. Водоснабжение листа и его строение // Зап. науч.-прикл. отд. Тифлис. ботан. сада. Вып. 2. С. 1–22. Совместно с Александровой О.Г., Тимофеевым А.С.

1922

6. О метамерности растения и об изменениях в строении стебля тыквенных при удалении некоторых элементов метамеры // Журн. Рус. ботан. об-ва. Т. 7. С. 73–84. Совместно с Тимофеевым А.С.
7. Накопление и расходование кристаллического оксалата кальция в растениях // Там же. Т. 7. С. 85–99. Совместно с Приходько М.И.
8. Водный режим листы ксерофита: (Рез. докл. на засед. Кавк. отд. РБО 22 января 1922 г.) // Там же. С. 323.

9. О подвижном равновесии в строении листовой: (Рез. докл. на засед. Кавк. отд. РБО 7 мая 1922 г.) // Там же. С. 328–329.
10. Водный режим листовой мезофита // Вестн. Тифлис. ботан. сада. Сер. 2, вып. 1. С. 1–16.

1923

11. О подвижном равновесии в строении листовой // Изв. Гл. ботан. сада. Т. 22, вып. 2. С. 87–116. Совместно с Александровой О.Г.
12. Фотосинтез различных листьев на стебле одного и того же растения // Зап. науч.-прикл. отд. Тифлис. ботан. сада. № 3. С. 1–10.
13. О проекции строения стебля на строение листовой у древесных растений // Журн. Рус. ботан. о-ва. Т. 8. С. 157–166. Совместно с Тимофеевым А.С.
14. Über die Zusammenziehung der Blätterfläche der krautigen Pflanzen // Bull. Univ. Tiflis. N 3. P. 262–275.

1924

15. Об изменениях в характере смыкания клеток рыхлой паренхимы листа под влиянием действия отводящих токов // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. Т. 54, вып. 3. С. 3–7. Совместно с Шанидзе М.А.
16. О завядании листьев травянистых растений // Тр. с.-х. опыт. учреждений Дона и Сев. Кавказа. Ростов н/Д. 9 с.
17. Об одной из вероятных причин высокой продуктивности транспирации у некоторых травянистых растений: Материалы к анализу продуктивности транспирации // Науч.-агрон. журн. Т. 1, № 11. С. 663–671.
18. Об интенсивности транспирации некоторых травянистых растений // Зап. науч.-прикл. отд. Тифлис. ботан. сада. № 4. С. 1–28.
19. Über die Änderungen in dem Charakter des Schwammparenchym des Blattes unter der Einwirkung der abhelten den Ströme // Bull. Univ. Tiflis. N 5. P. 20–24. Совместно с Шанидзе М.А.
20. Über die Änderungen in dem Charakter des Schwammparenchym des Blattes unter der Einwirkung der abhelten den Ströme // Ber. Det. bot. Ges. Bd. 42. S. 400–405. Совместно с Шанидзе М.А.

1925

21. О сокращении площади листьев травянистых растениях // Журн. Рус. ботан. о-ва. Т. 10, № 1/2. С. 5–18.
22. О растворении кристаллического оксалата кальция в растениях // Там же. С. 55–70. Совместно с Тимофеевым А.С.
23. О разнообразии пластид в растении и изменениях размеров их в связи с ассимиляционной деятельностью // Там же. С. 161–164. Совместно с Шанидзе М.А.
24. О влиянии присутствия кристаллов оксалата кальция на работу хлоропластов // Там же. С. 165–167. Совместно с Шанидзе М.А.

25. О генезисе утолщений на стенках сосудов // Там же. № 3/4. С. 279–286.
26. Об особенностях в расположении кристаллоносных и содержащих белок клеток в корнях и стеблях виноградной лозы // Там же. С. 287–292.
27. Количественные изменения в строении листьев некоторых травянистых растений при различных сроках посева // Науч.-агрон. журн. Т. 2, № 11. С. 713–725. Совместно с Александровой О.Г.
28. О пластичности листовой структуры у травянистых растений // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. Т. 55, вып. 3. С. 29–52.
29. Beiträge zur Kenntnis der Assimilationstätigkeit der grünen Plastiden // Ber. Dts. bot. Ges. Bd. 43. S. 325–332.
30. Über ein neues Beispiel einer besonderen Art des Wassergewebes in den Blättern // Ibid. S. 418–426.
31. Über Plastizität der Blattstruktur krautiger Pflanzen // Bot. Arch. Bd. 12. S. 203–225.
32. Über die Lösung des kristallischen Calcium-oxalats den Pflanzen // Ibid. S. 279–292. Совместно с Тимофеевым А.С.

1926

33. О суточных изменениях содержания крахмала в листьях, имеющих вокруг мелких жилок резко выраженную паренхиматозную обкладку // Журн. Рус. ботан. о-ва. Т. 11, № 1/2. С. 135–159. Совместно с Тимофеевым А.С., Цхакая К.Е. и Шанидзе М.А.
34. О структуре боковых стенок ситовидных трубок // Там же. № 3/4. С. 297–308. Совместно с Абесадзе К.Ю.
35. К проблеме о степени пластичности листа и о возникновении ксероморфной структуры // Тр. с.-х. опыт. учреждений Дона и Сев. Кавказа. № 9. С. 251–258. То же // Тр. с.-х. опыт. учреждений Сев. Кавказа. Ростов н/Д. 10 с. Совместно с Цхакая К.Е.
36. О степени зависимости паренхимы листа от силы действия отводящих токов // Изв. Гл. ботан. сада. № 25. С. 373–378. Совместно с Шанидзе М.А.
37. О режиме некоторых пластических веществ в стеблях винограда, произрастающего в Кахетии // Науч.-агрон. журн. Т. 3, № 5–6. С. 323–333. Совместно с Макаревской Е.А.
38. Опыт количественно-анатомической характеристики основных сортов виноградных лоз Кахетии // Вистняк плодов., виноград. та гордництва. № 12. С. 531–535.
39. О концентрических пучках в стебле *Ricinus communis* L. // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. Т. 56, вып. 3. С. 3–8. Совместно с Александровой О.Г.
40. О новом примере водоносной ткани в листьях // Там же. С. 9–16.
41. Материалы к познанию особенностей жизни виноградной лозы в Кахетии: О периодических изменениях в состоянии пластических веществ в корнях, стеблях и листьях основных кахетинских сортов // Зап. науч.-прикл. отд. Тифлис. ботан. сада. № 5. С. 75–104. Совместно с Макаревской Е.А.

42. Über tägliche Veränderungen des Starkegehalts in Blättern // Ber. Dts. bot. Ges. Bd. 44. S. 217–226.
43. Über konzentrische Gefässbündel in Stengel von *Ricinus communis* // Bot. Arch. Bd. 14. P. 455–467.
44. Von den Eigenhelten in der Lage der Kristalle und eiweissenthaltenden Zellen in den Wurzeln und Stengeln der Weinrebe (*Vitis vinifera*) // Ibid. S. 461–467.

1927

45. Об изменениях содержания крахмала в пластидах листьев при различных климатических условиях // Журн. Том. отд. Рус. ботан. о-ва. Т. 2, № 1/2. С. 55–71. Совместно с Цхакая К.Е.
46. Иван Парфеньевич Бородин: (В связи с 60-летием его научной деятельности) // Там же. С. 77–79.
47. О развитии окаймленных пор в трахеидах сосны // Журн. Рус. ботан. о-ва. Т. 12, № 1/2. С. 183–196. Совместно с Абесадзе К.Ю.
48. Материалы к выяснению явлений раздревеснения и одревеснения клеточной оболочки // Там же. № 3. С. 307–392. Совместно с Джапаридзе Л.И.
49. Опыт количественного учета водопроводящей системы стебля и черешков: (Материалы к выяснению динамики строения проводящей системы) // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. Т. 57, № 3. С. 3–22. Совместно с Александровой О.Г.
50. Zur Frage nach dem Grad der Plastizität des Blattes und nach der Entstehung der xeromorphen Struktur // Bot. Arch. Bd. 18. S. 282–287.
51. Versuch einer Grossenberechnung der Wasserleitungssysteme Stengels und der Blattstelle // Planta. Bd. 3. S. 66–76. Совместно с Александровой О.Г. и Тимофеевым А.С.
52. Über die Struktur der Seitenwände der Siebrohren // Ibid. S. 77–89. Совместно с Абесадзе К.Ю.
53. Über das Entholzen und Verholzen der Zellhaut // Ibid. Bd. 4. S. 467–476. Совместно с Джапаридзе Л.И.
54. Über die Entwicklung der Hortupfel in den Tracheiden der Kiefer // Ibid. Bd. 3. S. 628–640.
55. Über die Transpirationsintensität der Pflanzen // Ber. Dts. bot. Ges. Bd. 45. S. 67–82.
56. Versuch einer quantitativ anatomischen Charakteristik der Grundsorten von Weinreben Kachetiens // Ibid. S. 429–436.
57. Über das mobile Gleichgewicht in der Blattstruktur // Beih. Bot. Centralbl. Bd. 4. S. 267–292. Совместно с Александровой О.Г.

1928

58. К вопросу о выяснении морфологической сущности корня свеклы // Науч.-агрон. журн. Вып. 12. С. 846–852.
59. О сосудисто-волокнистых пучках стебля подсолнечника как объекте экспериментальной анатомии. I. Возникновение, развитие и сле-

дование пучков // Журн. Рус. ботан. о-ва. Т. 13, № 3/4. С. 347–376.
Совместно с Александровой О.Г.

60. Über die Assimilations und Transpirationsarbeit der Blätter der wichtigsten Kachetinischen Weinsorten // Ber. Dts. bot. Ges. Bd. 46. S. 126–135.

1929

61. Об ассимиляционной и транспирационной работе листьев основных кахетинских сортов // Зап. науч.-прикл. отд. Тифлис. ботан. сада. № 6. С. 75–90. Совместно с Абесадзе К.Ю. и Макаревной Е.А.

62. Об интенсивности транспирации (транспирационной способности) растений // Науч.-агрон. журн. Т. 6, № 9. С. 603–612.

63. Опыт сравнительно-анатомического изучения семян гороха различного происхождения // Тр. съезда по генетике и селекции. Т. 3. С. 21–46. Совместно с Александровой О.Г.

64. О тиллообразовании и облитерации сосудов со спиральными утолщениями // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Т. 20. С. 611–624. Совместно с Александровой О.Г.

65. Является ли одревеснение обратимым или необратимым процессом // Изв. Гл. ботан. сада АН СССР. № 28. С. 535–542. Совместно с Александровой О.Г.

66. Сосудисто-волокнистый пучок стебля подсолнечника, как объект экспериментальной анатомии. II. О строении различных участков одного и того же пучка и о строении пучков различных междоузлий одного и того же растения // Журн. Рус. ботан. о-ва. Т. 14, № 3. С. 255–278. Совместно с Александровой О.Г.

67. Beiträge zur Kenntnis des Gefäßbündel der dikotylen Krautpflanze // Ber. Dts. bot. Ges. Bd. 47. S. 451–466.

68. Beiträge zur Kenntnis der Zuckerruben-Wurzel // Planta. Bd. 7. S. 124–132.

69. Ist die Verholzung ein reversibler oder irreversibler Vorgang? // Ibid. S. 340–346. Совместно с Александровой О.Г.

70. Über die Struktur verschiedenen Abschnitte ein und desselben Bündels und den Bau von Bündeln verschiedenen Internodien des Sonnenblumenstengels // Ibid. Bd. 8. S. 465–486. Совместно с Александровой О.Г.

71. Gefäßstengelbündel der Sonnenblume als Objekt der Experimentalanatomie // Bot. Arch. Bd. 25. S. 87–127. Совместно с Александровой О.Г.

72. Zustand und Tätigkeit der Chloroplasten bei verschiedenen klimatischen Bedingungen // Protoplasma. Bd. 6. S. 429–437.

73. Über Thyllenbildung und Obliteration bei Spiralgefassen // Beitr. Biol. Pflanzen. Bd. 17. S. 393–403. Совместно с Александровой О.Г.

1930

74. Александр Степанович Тимофеев: Некролог // Журн. Рус. ботан. о-ва. Т. 15, № 3. С. 287–288.

75. О пределах пластичности листа // Изв. Главн. ботан. сада АН СССР. Т. 29, вып. 1/2. С. 59–71. Совместно с Джапаридзе Л.И.
76. О состоянии устьиц на листьях виноградных лоз Кахетии в течение периода развития и созревания винограда // Тр. по прикл. ботанике, генетики и селекции. Т. 24. С. 301–318. Совместно с Чახнашвили Н.Д.

1931

77. О раздревеснении ксилемы и одревеснении флоэмы в сосудисто-волокнистых пучках стебля подсолнечника // Двадцать пять лет педагогической и общественной работы акад. Б.А. Келлера. Воронеж. С. 53–60. Совместно с Александровой О.Г.

1932

78. Анатомия растений и селекция // Соц. растениеводство. № 3. С. 37–52.
79. О влиянии веток на структуру стебля травянистых растений // Тр. по прикл. ботанике, генетики и селекции. Сер. 3. № 2. С. 3–109. Совместно с Александровой О.Г.
80. Принципы строения стебля некоторых травянистых лубоволокнистых текстильных растений и методы его изучения // Там же. С. 110–283. Совместно с Абесадзе К.Ю., Насоновым В.А. и Яковлевым М.С.
81. Сравнительно анатомические исследования над строением коробочек различных представителей опийных маков // Там же. С. 316–350. Совместно с Александровой О.Г.
82. О распределении пигментов в коже семян некоторых сортов сои, *Glycine hispida* Maxim.: (Материалы к выяснению сущности явления пятнистости семян сои) // Там же. № 4. С. 3–47. Совместно с Александровой О.Г.
83. Principles of the stem structure in some herbaceous bast fiber plants and methods of its study // Там же. № 2. С. III–XVIII. Совместно с Абесадзе К.Ю., Насоновым В.А. и Яковлевым М.С.
84. On the influence of the branches on the structure of a herbaceous plant // Там же. С. XIX–XXVI. Совместно с Александровой О.Г.
85. Comparative anatomical investigation of the structure of the capsule in different representatives of the opium poppy // Там же. С. XXVI–XXIX. Совместно с Александровой О.Г.

1933

86. Краткий курс анатомии растений для сельскохозяйственных вузов. Л. 214 с.

1934

87. Основные черты строения различных органов опийного мака (*Papaver somniferum* L.) и степень распространения в этих органах млечных трубок // Ботан. журн. СССР. Т. 19, № 2. С. 141–162. Совместно с Вислоух В.И.
88. Материалы к познанию мощности проводящей воду системы в листовых черешках // Там же. С. 163–169. Совместно с Джапаридзе Л.И.
89. Материалы к выяснению закономерностей, управляющих образованием сосудов в сосудисто-волокнистом пучке двудольного растения // Там же. № 6. С. 539–550. Совместно с Абесадзе К.Ю.
90. Опыт сравнительно-анатомической характеристики различных типов льна, *Linum usitatissimum* L. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Сер. 3. № 4. С. 49–77. Совместно с Яковлевым М.С.

1935

91. О крахмальном зерне и о методах его изучения // Соц. растениеводство. № 14. С. 195–216. Совместно с Александровой О.Г.
92. Анатомический анализ пигментации лепестков бобовых и его применение в селекции и генетике // Там же. С. 217–232. Совместно с Александровой О.Г.
93. Анатомия цветка, плода и семени горохов (рода *Pisum* Tourn.): Опыт сравнительно-анатомического изучения культурного растения // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Сер. 3. № 9. С. 1–152. Совместно с Александровой О.Г.
94. Морфология зерна и строение эндосперма различных форм кукурузы – *Zea mays* L. // Ботан. журн. СССР. Т. 20, № 3. С. 245–281. Совместно с Яковлевым М.С.
95. О строении плода бобовых // Там же. № 6. С. 684–694.
96. Применение анатомии в селекции // Теорет. основы селекции. № 1. С. 525–548.
97. Рец. на кн.: Даниельс И. и М. Введение в анатомию растений. Л.

1936

98. Методические указания по закладке опытов с удобрением хлопчатника и озимой пшеницы в 1936 г. / ГХУ НКЗ СССР. НИИ по хлопководству в новых районах. М.-Воды. 19 с.
99. О методе изучения анатомического строения эндосперма зерна пшеницы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Сер. 5А. № 2: Пшеница. С. 3–24. Совместно с Александровой О.Г.
100. Об анатомических признаках, характеризующих стекловидность и мучнистость зерновки пшеницы // Там же. С. 25–42. Совместно с Александровой О.Г.
101. Анатомический анализ некоторых моментов налива и созревания зерновки пшеницы // Там же. С. 43–57. Совместно с Александровой О.Г.

102. Камбий и происходящие из него ткани // Ботан. журн. СССР. Т. 21, № 3. С. 344–378.
103. Об образовании листовой щели в центральном цилиндре стебля двудольного растения // Там же. № 5. С. 523–532. Совместно с Абесадзе К.Ю.
104. Über den anatomischen Bau des Endosperms im Weizenkorn // Flora. Bd. 30. S. 21–38. Совместно с Александровой О.Г.
105. Anatomische Analyse einiger Erscheinungen bei der Reifung des Weizenkorns // Ibid. S. 351–364. Совместно с Александровой О.Г.

1937

106. Анатомия растений. М.; Л. 378 с.
107. К морфологии зерновки злака // ДАН СССР. Т. 17, № 7. С. 385–387.
108. О мозаике эндосперма пшеницы // Там же. С. 487–490. Совместно с Александровой О.Г.
109. О строении покровов зерновки злака // Ботан. журн. СССР. Т. 22, № 4. С. 364–393.
110. О крахмальных зернах овса // Там же. № 6. С. 529–545. Совместно с Яковлевым М.С.
111. О морфологическом значении мешковидных клеток в зерновках злаков // Сб., посвященный памяти академика А.В. Фомина. Киев. С. 222–240. Совместно с Яковлевым М.С.

1938

112. Об исследовательской деятельности анатомической лаборатории ВИРа // Ботан. журн. СССР. Т. 23, № 3. С. 272–277.
113. Конференция в Московском Доме ученых 16–17 марта 1938 г. // Там же. № 4. С. 361.
114. О строении зерновки *Aegilops* // Там же. № 5/6. С. 393–396. Совместно с Александровой О.Г.
115. О стекловидности и мучнистости эндосперма пшеницы // ДАН СССР. Т. 18, № 2. С. 111–114. Совместно с Александровой О.Г.
116. О строении шуплых зерновок твердой пшеницы // Там же. № 4–5. С. 307–310. Совместно с Александровой О.Г.
117. О наливе и шуплости зерновок мягкой пшеницы // Там же. № 8. С. 613–616. Совместно с Александровой О. Г.
118. О строении зерновки пырея и житняка (*Agropyrum* Gaertn.) // Там же. № 9. С. 755–758. Совместно с Александровой О.Г.
119. О ядре в клетках эндосперма злаков и его роли при наливе и созревании зерновки // Там же. Т. 20, № 7–8. С. 619–622. Совместно с Александровой О.Г.
120. О строении бороздки в зерновке пшеницы // Там же. Т. 21. № 1–2. С. 81–84. Совместно с Александровой О.Г.
121. О строении покровов и эндосперма зерновки ржи (*Secale* L.) // Сборник, посвященный памяти академика В.Н. Любименко. Киев. С. 387–398. Совместно с Савченко М.И.

122. *Анатомия растений*. Харьков; Киев. 283 с. (Пер. на укр. яз.).
123. Реф.: *Boyd L., Avery G.S.* Grass seedling anatomy: The first internode of *Avena* and *Triticum* // Ботан. журн. СССР. Т. 23, № 1. С. 74–75.
124. Реф.: *Scott F.M.* Differentiation of the spiral vessels in *Ricinus communis* // Там же. С. 75–76.
125. Реф.: *Gravis A.* Theorie des traces foliaires // Бот. журн. Т. 23, № 2. С. 183–185.
126. Реф.: *Bailey I.W., Vestal M.R.* The orientation of cellulose in the secondary wall of tracheary cell // Там же. С. 185–186.

1939

127. О состоянии клеточных ядер в перикарпии и эндосперме пшеницы во время налива и созревания зерновки // ДАН СССР. Т. 22, № 4. С. 197–200. Совместно с Александровой О.Г.
128. Морфология завязи и молодого плода пшеницы // Там же. Т. 23, № 4. С. 384–387. Совместно с Александровой О.Г.
129. Об анатомических признаках, присущих зерновкам скороспелых и позднеспелых форм пшеницы // Там же. С. 388–391. Совместно с Александровой О.Г.
130. Развитие эндосперма зерновки злаков и его морфологическая сущность // Там же. Т. 24. С. 796–799. Совместно с Александровой О.Г.
131. Формирование эндосперма твердых и мягких пшениц // Там же. Т. 25. С. 320–323. Совместно с Александровой О.Г.
132. О строении эндосперма зерновки злака // Ботан. журн. СССР. Т. 24, № 1. С. 58–92.
133. О начальных стадиях развития эндосперма и зародыша пшеницы // Там же. № 5/6. С. 383–396. Совместно с Александровой О.Г.
134. Современные задачи анатомии растений и перспективы ее развития в СССР // Там же. № 2. С. 182.

1940

135. О деятельности секции физиологической анатомии на совещании по физиологии растений, состоявшемся 28.I.–3.II. 1940 в Москве // Там же. Т. 25, № 3. С. 273–275.
136. О волосках на колосе пшеницы // Там же. № 4/5. С. 317–323. Совместно с Александровой О.Г.
137. Исследования анатомической лаборатории Всесоюзного института растениеводства (ВИР) в 1938–1939 гг. над развитием и морфологией зерновки злака // Там же. С. 443–448.
138. Особенности развития эндосперма пшениц с коротким и длинным периодом созревания // ДАН СССР. Т. 26, № 3. С. 290–293. Совместно с Александровой О.Г.
139. О вакуолизации клеток развивающегося эндосперма пшеницы // Там же. С. 294–297. Совместно с Александровой О.Г.

140. О некоторых особенностях структуры колосковых и цветочных чешуй пшеницы // Там же. Т. 27, № 5. С. 493–496. Совместно с Александровой О.Г.
141. Распределение и строение ассимиляционной ткани в колосе пшеницы // Там же. С. 497–500. Совместно с Александровой О.Г.
142. Колос пшеницы в ранних стадиях развития и особенности его строения // Там же. Т. 29. С. 232–235. Совместно с Александровой О.Г.
143. Реф.: *Phillis E., Mason T.G.* Concentration in vascular and cytoplasmic saps // Ботан. журн. СССР. Т. 25, № 1. С. 92.
144. Реф.: *Weier E.* Viability of cells containing chloroplasts with an optically homogeneous or granular structure // Там же. № 2. С. 183–184.
145. Физиологическая анатомия колоса пшеницы // Тез. докл. совещ. по физиологии растений, 28 янв.–3 февр. 1940 г. при АН СССР. М.; Л.: С. 218. Совместно с Александровой О.Г.
146. Развитие эндосперма пшеницы // Там же. С. 219. Совместно с Александровой О.Г.

1941

147. К вопросу об истории развития семенной кожуры зерновки злака // Ботан. журн. СССР. Т. 26, № 2/3. С. 115–127. Совместно с Савченко М.И.
148. Реф.: *Wieler A.* Die Spharritnatur der Starkekorner und einiger anorganischen Verbindungen // Там же. С. 249–252.
149. Перспективы физиологической анатомии растений // Сборник работ по физиологии растений, памяти К.А. Тимирязева. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 333–358.

1943

150. История развития плодовой оболочки зерновки пшеницы // Ботан. журн. СССР. Т. 28, № 6. С. 223–236. Совместно с Александровой О.Г.
151. История развития и морфология зерновки злака типа Ячменевых // Сов. ботаника. Т. 11, № 4. С. 24–35.
152. К биологии клеточного ядра растительных организмов и о физиологической сущности каллюса черенков // Там же. № 6. С. 17–25.
153. Ольга Геннадиевна Александрова. Некролог // Там же. № 6. С. 53–55.
154. О строении плодовой оболочки зерновки пшеницы // ДАН СССР. Н.С. Т. 40, № 2. С. 93–96.

1944

155. О структуре семенной кожуры (спермодермы) зерновки пшеницы и о протандрии // Там же. Т. 42. Нов. сер., № 2. С. 89–93. Совместно с Александровой О.Г.

156. К вопросу о существовании своей протоплазмы у полярных ядер зародышевого мешка // Сов. ботаника. Т. 12, № 1. С. 19–33.
157. О характерных чертах морфологии плода злаков типа маиса (*Zea mays* L.) // Там же. № 5/6. С. 63–75. Совместно с Александровой О.Г. и Яковлевым М.С.
158. Растениеведческие и растениеведческие проблемы две тысячи лет тому назад по дидактической поэме Вергилия “Георгики” // Природа. № 4. С. 77–81.

1945

159. К биологии клеточного ядра растительных организмов. Об образовании межклетных пространств в коре и сердцевине рододендрона (*Rhododendron ponticum* L. и *R. caucasicum* Pall.) // Сов. ботаника. Т. 13, № 5. С. 14–21.
160. В.Л. Комаров // Там же. № 6. С. 3–4. Совместно с Шишкиным Б.К., Лавренко Е.М., Ильиным М.М., Бриллиант В.А., Бобровым Е.Г., Федоровым Ал.А. и др.
161. К вопросу о двойном оплодотворении: К 45-летию открытия этого явления С.Г. Навашиным // Успехи соврем. биологии. Т. 20, вып. 1. С. 95–180.

1946

162. Особенности строения плодов зонтичных, имеющих толстый перикарпий (в связи с биологией их прорастания) // Сов. ботаника. Т. 14, № 1. С. 31–42. Совместно с Первухиной Н.В.
163. Об антиподах и зародышевом мешке // Ботан. журн. СССР. Т. 31, № 6. С. 13–24. Совместно с Александровой О.Г.

1947

164. История развития основных типов строения плодов зонтичных // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. Вып. 6. С. 40–71. Совместно с Климочкиной Л.В.
165. О специфичности и направленности деятельности пластид в растениях // Ботан. журн. СССР. Т. 32, № 4. С. 135–161. Совместно с Яковлевым М.С., Климочкиной Л.В.
166. Об ослизняющихся клетках на семенах сложноцветных // Сов. ботаника. Т. 15, № 3. С. 133–144. Совместно с Савченко М.И.
167. О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных // Там же. № 5. С. 268–278. Совместно с Коноваловым И.Н.

1948

168. Анатомия зерновки пшеницы. Строение плодовой оболочки (перикарпия) у различных форм пшеницы // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. Вып. 7. С. 263–334. Совместно с Александровой О.Г.

169. О строении плодовой оболочки зерновки пшеницы // ДАН СССР. Т. 40, № 2. С. 93–96.

1949

170. К биологии протоплазмы и ядра растительных клеток и о розановских кристаллах // Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР. Т. 6, вып. 2. С. 23–29.
171. Морфолого-анатомические особенности семян сложноплодных из трибы Anthemideae как показатель условий их происхождения и местообитания // Ботан. журн. Т. 34, № 2. С. 129–147. Совместно с Савченко М.И.

1950

172. О семяпочках, завязи и природе плода зонтичных // ДАН СССР. Т. 70, № 1. С. 113–116. Совместно с Первухиной Н.В.
173. К биологии зеленых пластид в растениях // Там же. № 6. С. 1069–1070. Совместно с Савченко М.И.
174. Смена функций как фактор, обуславливающий смену структуры зерна пшеницы // Там же. Т. 75, № 4. С. 575–578.
175. К вопросу о возникновении зеленых пластид в растительных клетках // Ботан. журн. Т. 35, № 5. С. 475–481.
176. О состоянии зеленых пластид коры деревьев в зимний период: (К проблеме индивидуальности пластид и омоложения растительной клетки) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Вып. 1. С. 5–81. Совместно с Савченко М.И.

1951

177. К физиологии зародышевого мешка пшеницы // ДАН СССР. Т. 78, № 6. С. 1231–1234.
178. Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноплодных // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Вып. 2. С. 5–98. Совместно с Савченко М.И.
179. О структурных изменениях тканей, возникающих под влиянием веществ, стимулирующих рост и развитие // Там же. С. 99–111. Совместно с Савченко М.И. и Деметрадзе Т.Я.
180. Морфолого-физиологическая характеристика колоса и зерна пшеницы // Там же. С. 112–130. Совместно с Александровой О.Г.

1952

181. К физиологической трактовке структурного развития завязи и плода зонтичных (на примере *Heraclium* и *Scandix*). // Там же. Вып. 3. С. 5–47. Совместно с Первухиной Н.В.
182. К физиологии зародышевого мешка // Там же. С. 147–164. Совместно с Александровой О.Г.

183. К вопросу о влиянии ветвистости колоса на структуру зерновки пшеницы // Там же. С. 212–225. Совместно с Жестяниковой Л.Л.
184. Пример конвергенции в организации плодов представителей подсемейств *Pomoideae*, *Prunoideae* сем. *Rosaceae* // ДАН СССР. Т. 84, № 1. С. 157–160.

1953

185. О начальных стадиях образования эндоспермальной ткани в зерновке пшеницы // Изв. АН СССР. Сер. биол., № 4. С. 87–105. Совместно с Александровой О.Г.
186. О возможности беспластидного образования крахмала в растительных клетках // ДАН СССР. Т. 89, № 3. С. 561–564.
187. Отзыв на книгу И.Г. Серебрякова “Морфология вегетативных органов высших растений” (М., 1952) // Ботан. журн. Т. 38, № 5. С. 760–768. Совместно с Коровиным Е.П. и Вага А.Я.

1954

188. Об отмирании и разрушении ядер в клетках эндосперма злаков как одном из важнейших факторов, обуславливающих налив зерновки // Изв. АН СССР. Сер. биол., № 5. С. 88–103. Совместно с Александровой О.Г.
189. Анатомия растений. М., 499 с.

1956

190. Об образовании и морфологической сущности тычинки цветка покрытосеменных растений // ДАН СССР. Т. 110, № 5. С. 862–865. Совместно с Добротворской А.В.
191. Кетована Юлиановна Абесадзе: (Некролог) // Ботан. журн. Т. 41, № 9. С. 1401–1402.
192. Органография цветка покрытосеменных растений. Рукопись. Совместно с Добротворской А.В.

1957

193. Об андроеце у омелы (*Viscum album*) // ДАН СССР. Т. 112, № 3. С. 549–552. Совместно с Добротворской А. В.
194. Рецензия на книгу А.А. Яценко-Хмелевского “Основы и методы анатомического исследования древесины” // Ботан. журн. Т. 42, № 2. С. 302–303.
195. Об особенностях процессов формирования тычинки и фиброзного слоя пыльника // Там же. № 10. С. 1473–1490. Совместно с Добротворской А.В.
196. Работы по морфологии, анатомии и эмбриологии растений // От аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л.: АН СССР. С. 189–201. Совместно с Яковлевым М.С.

197. О морфологической сущности тычинки, лепестков и так называемой тычиночной трубки в цветке мальвовых // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Вып. 4. С. 83–137. Совместно с Добротворской А. В.

1958

198. О метаморфозе частей цветка и морфологической природе тычинки (Материалы к физиологии цветка покрытосеменных растений // Пробл. ботаники. Вып. 3. Совместно с Добротворской А.В.

1959

199. Закон редукции цветка покрытосеменных растений и особенности морфологии цветка винограда // Тр. объедин. науч. сессии Молд. фил. АН СССР. Кишинев. Т. 1. С. 187–194. Совместно с Добротворской А.В.
200. Физиологическая анатомия эпидермиса листоподобных органов колоса пшеницы. Колосковая чешуя // Ботан. журн. Т. 44, № 6. С. 759–771. Совместно с Добротворской А.В.
201. Структурогенная роль пластид в растительной клетке // Рост растений. Львов. С. 64. Совместно с Добротворской А.В.

1960

202. О пластичности строения колоса пшеницы // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.; Л. С. 15–23. Совместно с Добротворской А.В.
203. Образование тычинок и формирование фиброзного слоя в пыльниках цветков некоторых растений // Ботан. журн. Т. 45, № 6. С. 823–831. Совместно с Добротворской А.В.
204. Анатомия растений. Пекин. 278 с. Пер. на кит. яз.

1961

205. Морфогенез цветковых растений и перспективы его изучения // Морфогенез растений. М. Т. 1. С. 19–23.
206. Об организации цветка злаков // Там же. Т. 2. С. 397–400. Совместно с Добротворской А.В.

1962

207. О гермафродитизме цветка покрытосеменных растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Вып. 5. С. 5–30. Совместно с Добротворской А.В.
208. О состоянии зеленых пластид в листьях некоторых вечнозеленых растений в условиях ленинградской зимы // Там же. С. 123–129. Совместно с Табенцким Д.А.

209. Об особенностях структуры листьев некоторых видов ив, произрастающих на Северо-Западе СССР // Ботан. журн. Т. 47, № 6. С. 852–856. Совместно с Мирославовым Е.А.
210. Михаил Семенович Яковлев: (К 60-летию со дня рождения) // Там же. № 10. С. 1549–1551. Совместно с Иоффе М.Д.
211. Введение в морфологию цветка покрытосеменных растений. Рукопись. Совместно с Добротворской А.В.

1963

212. Об организации цветка злаков трибы Ячmeneвых // Вопросы генетики и зерновых культур: (Метод инъекции). М.; Л. С. 100–130. (Тр. Ин-та биологии Карел. фил. АН СССР.)

1964

213. Об особенностях организации бутонов цветковых растений // ДАН СССР. Т. 154, № 1. С. 226–228. Совместно с Добротворской А.В.

1965

214. О роли волосков в развитии цветка // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л. С. 7–17. Совместно с Добротворской А.В.

1966

215. Н.И. Вавилов и организация исследований по анатомии культурных растений в СССР // Вопросы географии культурных растений и Н.И. Вавилов. М.; Л. С. 62–66.
216. Анатомия растений. М. 430 с.
- Примечание. Полный список работ В.Г. Александрова приводится впервые. Список работ с 1912 по 1946 г. опубликован в [227], с 1947 по 1966 гг. – в [231]. В настоящий список внесены дополнения и исправления.

Литература о В.Г. Александрове

217. *Березнеговская Л.Н.* Из моих воспоминаний. Томск. 2001.
218. Биографический словарь деятелей естествознания и техники. М., 1958. Т. 1. С. 12.
219. Биологи: Биограф. справ. Киев. 1984. С. 11–12.
220. БСЭ. 2-е изд. М., 1950. Т. 2. С. 84.
221. БСЭ. 2-е изд. М., 1953. Т. 19. С. 487.
222. БСЭ. 2-е изд. М., 1954. Т. 28. С. 357.
223. БСЭ. 2-е изд. М., 1957. Т. 50. С. 491.

224. БСЭ. 3-е изд. М., 1970. Т. 1. С. 412.
225. *Виноградова К.Л., Яковлева О.В.* Анна Дмитриевна Александрова (Зинова): (К 95-летию со дня рождения) // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 12. С. 113–124.
226. *Данилова М.Ф., Заленский О.В., Лавренко Е.М., Яковлев М.С.* Развитие ботанической науки в Советском Союзе за 50 лет // Там же. 1967. Т. 52, № 10. С. 1389–1448.
227. *Данилова М.Ф., Яковлева О.В.* Мария Ионовна Савченко: (К 90-летию со дня рождения) // Там же. 1997. Т. 82, № 9. С. 138–142.
228. *Липшиц С.Ю.* // Русские ботаники: Биогр.-библиогр. слов. М., 1947. Т. 1. С. 22–28.
229. *Москалева Г.И.* Александров Василий Георгиевич // Соратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб., 1994. С. 26–34.
230. Наука и научные работники СССР. Л., 1928. Ч. 6: Без Москвы и Ленинграда. С. 7.
231. Профессора Томского университета. Биогр. слов. Томск, 1998. Т. 2: 1917–1945 гг. С. 27–29.
232. *Яковлев М.С., Данилова М.Ф.* Памяти Василия Георгиевича Александрова // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 12. С. 1820–1825.
233. *Яковлева О.В.* Василий Георгиевич Александров – выдающийся анатом растений // Там же. 2005. Т. 90, № 2. С. 279–290.

**Литература, упомянутая в приведенных главах
из книги “Введение в морфологию цветка
покрытосеменных растений”**

234. *Бельденкова А.Ф.* Прохождение световой стадии развития у растений и границы их географического распространения // ДАН СССР. Н.С. 1950. Т. 71, № 4. С. 761–764.
235. *Бородин И.П.* Курс анатомии растений. Л., 1938. 321 с.
236. *Буш Н.А.* Курс систематики высших растений. М., 1944. 583 с.
237. *Варминг Е.* Распределение растений в зависимости от внешних условий: (Экологическая география растений). СПб., 1902. 160 с.
238. *Василевская В.К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954. 182 с.
239. *Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А., Мейер К.И., Раздорский В.Ф., Уранов А.А.* Ботаника. Т. 1. Анатомия и морфология растений. М., 1950. 485 с.
240. *Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А., Мейер К.И., Раздорский В.Ф., Уранов А.А.* Ботаника. Т. 2. Систематика растений. М., 1951. 480 с.
241. *Лейсле Ф.Ф.* Влияние светового и температурного факторов на расселение и изменчивость растений в свете стадийного развития. 4. Морфологические изменения растений, вызываемые нарушением условий в конце световой стадии // Тр. БИН АН СССР. 1953. Сер. 4. Вып. 9. С. 7–62.

242. *Минина Е.Г.* Биологические основы цветения и плодоношения дуба // Тр. Ин-та леса. 1954. Т. 17. С. 5–97.
243. *Минина Е.Г.* Определение пола у лесных древесных растений (сексуализация древесных) // Там же. 1960. Т. 47. С. 76–163.
244. *Гутаюк В.Х.* Анатомо-морфологический анализ махровости покрытосеменных растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. 1952. Вып. 3. С. 293–403.
245. *Фаворский В.И.* Краткий курс морфологии цветковых и руководство к собиранию и определению высших растений. Пг.; Киев, 1914. 152 с.
246. *Фишер-фон-Вальдгейм А.А.* Курс ботаники по лекциям, читанным медикам, фармацевтам и естественникам совместно. Отд. I. Введение. Органография и морфология семенных растений. Варшава, 1891. 255 с.
247. *Штейнберг Е.И.* О тератологических изменениях цветка *Phyllococe coerulea* (L.) Bab. // Ботан. журн. СССР. 1936. Т. 21, № 4. С. 485–489.
248. *De Candolle A.P.* Organographie vegetale. P., 1827. Т. 1. 558 p.; Т. 2. 304 p.
249. *Eichler A.W.* Blutendiagramme. Leipzig, 1875. Th. 1. 347 S.; 1878. Th. 2. 575 S.
250. *Goebel K.* Organographie der Pflanzen. Jena, 1933. Th. 3. 640 S.
251. *Heinricher E.* Über den Bau und Biologie der Blüten von *Arceuthobium oxycedri* // Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Mat.-naturwiss. Kl. 1915. Bd. 124. S. 374–380.
252. *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Vol. 1–2. Oxford, 1959. 792 p.
253. *Klebs G.* Über künstliche Metamorphosen. Stuttgart, 1906. 162 S.
254. *Kylin H.* Die Gattungen der Rhodophyceen. Lund, 1956. 673 S.
255. *Lawrence G.H.M.* Taxonomy of vascular plants. N.Y., 1951. 823 p.
256. *Linne K. von.* Genera plantarum eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm a proportionen omnium fructificationis partium. Leiden, 1742. 527 p.
257. *Payer J.-B.* Traite d'organogenie comparee de la fleur. Vol. 1–2. P., 1854. 842 p.
258. *Pisek A.* Antherenentwicklung von *Arceuthobium* // Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Abt. I. 1924. Bd. 133.
259. *Puri V.* The role of floral anatomy in the solution of morphological problems // Bot. Rev. 1951. Vol. 17, N 7. P. 471–553.
260. *Troll W.* Morphologie der schildförmigen Blätter // Planta. 1932. Bd. 17. S. 153–314.
261. *Velenovsky J.* Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag, 1905–1913. 1211 S.
262. *Wettstein R.* Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig; Wien, 1935. 1152 S.

Использованная литература

263. Антипов Н.И. Интенсивность общей, кутикулярной и устьичной транспирации листьев на солнечной и теневой сторонах кроны деревьев // Материалы изучения биологии растений в Рязанской области. Рязань, 1974. Вып. 1. С. 7–18.
264. Антипов Н.И. О соотношении между кутикулярной и устьичной транспирацией у древесных и кустарниковых растений // Физиология растений. 1971. Т. 18, вып. 6. С. 1207–1212.
265. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л., 1990.
266. Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. Л., 1986.
267. Атлас ультраструктуры растительных клеток / Ред. Г.М. Козубов, М.Ф. Данилова. Петрозаводск, 1972. 295 с.
268. Атлас ультраструктуры растительных тканей / Ред. Г.М. Козубов, М.Ф. Данилова. Петрозаводск, 1980. 455 с.
269. Багиров Д.М. Годичные изменения состояния зеленых пластид в коре платана в условиях Кировопода // Учен. зап. Кировопода. пед. ин-та. 1955. № 3.
270. Багиров Д.М. Годичные изменения состояния зеленых пластид в коре и побегах древесно-кустарниковых пород с опадающей и непородающей листвою в условиях Кировопода: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Кировопода, 1954. 27 с.
271. Voesewinkel F.D., Vouman F., Немирович-Данченко Е.Н. Семейство Lipaseae // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. С. 30–33.
272. Voesewinkel F.D., Vouman F., Трифонова В.И. Семейство Geraniaseae // Там же. С. 30–33.
273. Voesewinkel F.D., Vouman F., Трифонова В.И. Семейство Ledocarpaceae // Там же. С. 35–36.
274. Voesewinkel F.D., Vouman F., Трифонова В.И. Семейство Rhynchothesaceae // Там же. С. 36–37.
275. Быкова О.П., Яковлева О.В. Строение плодов и семян некоторых видов рода *Alcea* L. и выявление причин, препятствующих или способствующих прорастанию семян // Раст. ресурсы. 2002. Т. 38, № 3. С. 20–29.
276. Васильев А.Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.
277. Винтер А.Н., Батыгина Т.Б. Сем. Barclayaseae // Сравнительная анатомия семян: Л., 1988. Т. 2: Двудольные. Magnoliidae, Ranunculidae. С. 147–152.
278. Вовк А.Г. Сем. Plumbaginaceae // Там же. Л., 1991. Т. 3: Двудольные. Caryophyllidae – Dilleniidae. С. 95–97.
279. Вовк А.Г., Комар Г.А. Сем. Aristolochiaceae // Там же. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. Magnoliidae, Ranunculidae. С. 105–111.

280. *Вышенская Т.Д.* Сем. Proteaceae. Сем. Vitaceae. Сем. Araliaceae // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6: Двудольные. Rosidae II. С. 197–217, 218–227, 321–342.
281. *Гамалей Ю.В.* Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 424 с.
282. *Данилова М.Ф.* Структурные основы поглощения веществ корнем. Л., 1974. 205 с.
283. *Данилова М.Ф., Кашина Т.К.* Структурные основы актиноритмической регуляции цветения. СПб., 1999. 218 с.
284. *Данилова М.Ф., Плиско М.А.* Сем. Trochodendraceae // Сравнительная анатомия семян. Л., 1991. Т. 3: Двудольные. Caryophyllidae – Dilleniidae. С. 98–100.
285. *Данилова М.Ф., Яковлева О.В.* Электронно-микроскопическое изучение репродуктивных органов черноморской бурой водоросли цистозиры // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии – макрофитобентосу. М., 1974. С. 47–49.
286. *Зинова А.Д., Яковлева О.В.* Значение электронно-микроскопического метода в изучении морских водорослей-макрофитов // Там же. С. 56–59.
287. *Ильина Г.М.* Сем. Papaveraceae // Сравнительная анатомия семян. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. Magnoliidae, Ranunculidae. С. 208–221.
288. *Имс А.Дж., Мак-Даниэльс Л.Г.* Введение в анатомию растений. М.; Л., 1935. 332 с.
289. *Имс А.* Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.
290. *Капранова Н.Н.* Сем. Aizoaceae // Сравнительная анатомия семян. Л., 1991. Т. 3: Двудольные. Caryophyllidae – Dilleniidae. С. 17–22.
291. *Кардо-Сысоев Е.К.* К изучению природы морозоустойчивости растений на Крайнем Севере // Физиология устойчивости растений. М., 1960. С. 40–42.
292. *Колалите М.Р.* Динамика ультраструктуры головчатых железистых волосков *Nepeta cataria* и *Dracoscephalum moldavica* (Lamiaceae) в связи с синтезом ими гликопротеинов // Ботан. журн. 1994. Т. 79, N 9. С. 34–42.
293. *Колалите М.Р.* Особенности морфологии и ультраструктуры железистых трихом листьев *Nepeta cyanea* Stev., *N. cataria* L. var. *citriodora* Walb. и *Scutellaria baicalensis* Georgi // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32, № 3. С. 65–73.
294. *Колесова Г.Е., Батыгина Т.Б.* Сем. Sabombaceae. Сем. Nelumbonaceae // Сравнительная анатомия семян. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. Magnoliidae, Ranunculidae. С. 136–140, 157–162.
295. *Комар Г.А.* Сем. Begoniaceae // Там же. Л., 1992. Т. 4: Двудольные. С. 180–182.
296. *Комар Г.А.* Сем. Nuytaginaceae // Там же. Л., 1991. Т. 3: Двудольные. Caryophyllidae – Dilleniidae. С. 12–17.
297. *Коробков А.А.* Полыни Северо-Востока СССР. Л., 1981. 120 с.

298. *Котеева Н.К.* Сезонные изменения ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвои *Pinus sylvestris* L.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 26 с.
299. *Кравцова Т.И.* Сравнительная карпология представителей семейства *Urticaceae* Juss. в связи с вопросами их систематики и филогении: Автореф. дис. д-ра биол. наук. СПб., 2005. 43 с.
300. *Кравцова Т.И.* Формирование покровов плода и семени у *Urtica dioica* и *Urtica cannabina* (*Urticaceae*) // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 2. С. 52–65.
301. *Кульбаева Б.Ж.* Сем. *Saxifragaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. С. 34–60.
302. *Лебедев Д.В.* Николай Иванович Вавилов и вавиловцы ВИРа // Соратники Николая Ивановича Вавилова: Исследователи генофонда растений. СПб., 1994. С. 6–12.
303. *Лобова Т.А.* Сем. *Hydrangeaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6: Двудольные. *Rosidae* II. С. 276–289.
304. *Лодкина М.М.* Сем. *Chloranthaceae*// Там же. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. *Magnoliidae*, *Ranunculidae*. С. 89–92.
305. *Меликян А.П.* Сем. *Platanaceae* // Там же. Л., 1991. Т. 3: Двудольные. *Caryophyllidae* – *Dilleniidae*. С. 110–112.
306. *Меликян А.П., Вышенская Т.Д.* Сем. *Berberidaceae* // Там же. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. *Magnoliidae*, *Ranunculidae*. С. 185–191.
307. *Меликян А.П., Корчагина И.А.* Сем. *Eupteleaceae* // Там же. Л., 1991. Т. 3: Двудольные. *Caryophyllidae* – *Dilleniidae*. С. 102–103.
308. *Меликян А.П., Мурадян Л.Г.* Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (*Asteraceae*) // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 8. С. 1123–1133.
309. *Меликян А.П., Немирович-Данченко Е.Н.* Сем. *Winteraceae* Сем. *Numphaeaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. *Magnoliidae*, *Ranunculidae*. С. 44–47, 140–147.
310. *Меликян А.П., Плиско М.А.* Сем. *Degeneraceae*. Сем. *Magnoliaceae*. Сем. *Eupomatiaceae* // Там же. С. 8–10, 11–17, 18–19.
311. *Меликян А.П., Черняковская Е.Ф.* Сем. *Calycanthaceae* // Там же. С. 72–75.
312. *Меликян А.П.* Сравнительная анатомия семенной кожуры *Namamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван. 1973. 52 с.
313. *Мирославов Е.А.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.
314. *Мирославов Е.А., Алексеева О.А.* О продолжительности жизни пластид хлоренхимы листа тиса // ДАН СССР. 1990. Т. 313, № 5. С. 1274–1276.
315. *Мирославов Е.А., Алексеева О.А., Наумова Л.В.* К проблеме обновления хлоропластов // Цитология. 1992. Т. 34, № 8. С. 28–32.
316. *Немирович-Данченко Е.Н.* Сем. *Annonaceae*. Сем. *Laugaceae*. Сем. *Nerpenhaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. *Magnoliidae*, *Ranunculidae*. С. 20–31, 77–84, 133–135.

317. *Никитичева З.И.* Сем. Piperaceae // Там же. С. 97–98.
318. *Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 348 с.
319. *Первухина Н.В.* Околоцветник покрытосеменных. Л., 1979. 111 с.
320. *Первухина Н.В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. 169 с.
321. *Плиско М.А.* Сем. Malvaceae // Сравнительная анатомия семян. Л., 1992. Т. 4: Двудольные. С. 325–363.
322. *Плиско М.А.* Сем. Saururaceae // Там же. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. Magnoliidae, Ranunculidae. С. 93–97.
323. *Плиско М.А.* Сем. Tetragoniaceae. Сем. Portulacaceae // Там же. Л., 1991. Т. 3: Двудольные. Caryophyllidae – Dilleniidae. С. 22–24, 28–33.
324. *Раздорский В.Ф.* Анатомия растений. М., 1949. 524 с.
325. *Савич В.П.* Присуждение ученых степеней ботаникам // Сов. ботаника. 1936. № 1. С. 157–158.
326. *Савченко М.И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 108 с.
327. *Савченко М.И., Комар Г.А.* Образование и роль кристаллов оксалата кальция в растительной клетке // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. 1962. Вып. 5. С. 84–106.
328. *Табенцкий Д.А.* О состоянии пластид у вечнозеленых растений в зимний период // Ботан. журн. 1952. Т. 37, № 4. С. 531–535.
329. *Тахтаджян А.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
330. *Трифонов В.И.* Сем. Ranunculaceae. Сем. Hydrastidaceae // Сравнительная анатомия семян. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. Magnoliidae, Ranunculidae. С. 176–181. С. 184–185.
331. *Тутаюк В.Х., Агаев Ю.М.* Поведение зеленых пластид в коре удлиненных и укороченных побегов некоторых плодовых деревьев в условиях сухого субтропического климата // Физиология растений. 1959. Т. 6. Вып. 5. С. 568–574.
332. *Тутаюк В.Х., Агаев Ю.М.* Поведение зеленых пластид в плодовых и ростовых побегах некоторых плодовых деревьев в условиях сухого субтропического климата // Изв. АН АзССР. 1956. № 5. С. 57–83.
333. Ультраструктура растительных клеток / Ред. Г.М. Козубов, А.Е. Васильев. Л., 1972. 132 с.
334. *Фаминцынъ А.* Обмен веществ и превращение энергии в растениях. СПб., 1883. 816 с.
335. *Федотова Т.А.* Сем. Paeoniaceae // Сравнительная анатомия семян. Л., 1988. Т. 2: Двудольные. Magnoliidae, Ranunculidae. С. 195–207.
336. *Федотова Т.А.* Сем. Polygonaceae // Там же. Л., 1991. Т. 3: Двудольные. Caryophyllidae – Dilleniidae. С. 83–94.
337. *Чабан И.А.* Сем. Resedaceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений: Phytolaccaceae-Thymelaeaceae. Л., 1983. С. 164–171.
338. *Черняковская Е.Ф.* Сем. Resedaceae // Сравнительная анатомия семян. Л., 1992 Т. 4: Двудольные. С. 202–208.

339. *Чрелашвили М.Н., Джапаридже Л.И.* Изменения пластидного аппарата у вечнозеленых растений в зимний период // Физиология устойчивости растений. М., 1960. С. 265–268.
340. *Шабес Л.К., Морозова А.А.* Сем. Асегасеae // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. С. 339–343.
341. *Шамров И.И.* Семязачаток цветковых растений: Принципы организации и типизация // Автореф. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994.
342. *Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 493 с.
343. *Эзау К.* Анатомия семенных растений. Т. 1, 2. М., 1980. 558 с.
344. *Эзау К.* Анатомия растений. М., 1969. 564 с.
345. *Яковлева О.В.* Классификация и распределение слизевых клеток в растениях разного систематического положения // Общебиологические аспекты филогении растений: Тез. докл. 8-го Моск. совещ. по филогении растений. 1991. С. 119–121.
346. *Яковлева О.В.* Кремний в слизевых клетках диаспор двудольных растений // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI вв.: Тез. докл., представ. II(X) съезде РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 94–95.
347. *Яковлева О.В.* Сем. Gunneraceae // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. С. 99–101.
348. *Яковлева О.В.* Семейство Olacaceae // Там же. СПб., 2000. Т. 6. С. 143–148.
349. *Яковлева О.В.* Семейство Viscaceae // Там же. С. 174–179.
350. *Яковлева О.В.* Слизевые клетки репродуктивных органов двудольных растений // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений, 2–6 июня 1997 г. СПб., 1997. С. 150–151.
351. *Яковлева О.В.* Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений: (Данные электронной микроскопии) // Ботан. журн. 1988. Т.73, № 7. С. 977–987.
352. *Яковлева О.В.* Ультраструктура антеридиев у двух черноморских видов цистозире // Тез. докл. совещ. “Электронная микроскопия в ботанических исследованиях”. Петрозаводск, 1974. С. 118.
353. *Яковлева О.В.* Ультраструктура слизевых клеток эпидермы листьев *Dirachma socotrana* (Dirachmaceae) // Ботан. журн. 1994. Т.79, № 5. С. 52–58.
354. *Яковлева О.В.* Ультраструктура слизесодержащих клеток эпидермы листа двудольных растений. Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 127 с.
355. *Яковлева О.В.* Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Ботан. журн. 1990. Т.75, № 10. С. 1400–1408.
356. *Яковлева О.В., Бармичева Е.М.* Особенности строения абаксиальной эпидермы на разных этапах формирования листа у отдельных представителей сем. Eucaceae // Там же. 2005. Т. 90, № 9. С. 1421–1429.
357. *Яковлева О.В., Быкова О.П., Колалите М.Р.* Ультраструктура слизи в слизевых клетках представителей порядка Malvales // Там же. 2000. Т. 85, № 7. С. 108–118.

358. Яковлева О.В., Коробков А.А., Бойко Э.В. Строение слизеобразующих клеток в перикарпии семян некоторых видов *Artemisia* (Asteraceae) // Там же. 2002. Т. 87, № 9. С. 1–16.
359. Яковлева О.В., Кравцова Т.И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (Urticaceae) // Там же. 1999. Т. 84, № 7. С. 33–41.
360. Arens K. Die kutikuläre Exkretion des Laubblattes // Jahrb. Wiss. Bot. 1934. Bd. 80. S. 248–300.
361. Belzung E. Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et grains de chlorophylle // Ann. sci. nat. bot. Ser. 7. 1887. N 5. P. 179–310.
362. Böcher T.W. Evolutionary trends in Ericalean leaf structure // Biol. skr. dan. vid. selsk. 1981. Vol. 23, N 2. P. 3–64.
363. Bollard E.G. Translocation of organic nitrogen in the xylem // Austral. J. Biol. Sci. 1957. Vol. 10, N 3/4. P. 292–301.
364. Budantsev A.L., Lobova T.A. Fruit morphology, anatomy and taxonomy of tribe Nepeteae (Labiatae) // Edinburgh J. Bot. 1997. Vol. 54, N 2. P. 183–216.
365. Bunge A. Beitrag zur Kenntniss der Flora Russlands und den Steppen Central Asiens // Memor. savants etrangers. 1851. Vol. 7. P. 77–536.
366. Burrows G.E. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid New South Wales, Australia // Intern. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162, N 2. P. 11–430.
367. Grubert M. Studies on the distribution of myxospermy among seeds and fruits of angiospermae and its ecological importance // Acta bid. venez. 1974. Vol. 8, N 3/4. P. 15–551.
368. Guttenberg H. von. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. B.: Akad.-Verl., 1956. 708 S.
369. Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.
370. Heslop-Harrison Y. Stigma characteristics and angiosperm taxonomy // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1, N 3. P. 01–420.
371. Heslop-Harrison Y., Shivanna K.R. The receptive surface of the angiosperm stigma // Ann. Bot. 1977. Vol. 41. P. 233–1258.
372. Kaniewski K. Development of the hydricyte (storage tracheid) system in the pericarp of *Raphanus sativus* L. // Bull. Acad. pol. sci. 1967. Vol. 15, N 3. P. 71–180.
373. Kaniewski K., Kucewicz O. Pericarp of *Raphanus sativus* var. *oleiferus* // Ibid. 1969. Vol. 42, N 5. P. 33–340.
374. Kolalite M.R. Comparative analysis of ultrastructure of glandular trichomes in two *Nepeta cataria* chemotypes (*N. cataria* and *N. cataria* var. *citriodora*) // Nordic J. Bot. 1998. Vol. 18. P. 89–598.
375. Küster E. Die Pflanzenzelle. Jena: Fischer, 1956. 986 S.
376. Maximowich C.J. Diagnoses plantarum novarum Japoniae et Mandschuriae // Bull. Acad. Sci. Pétersburg. 1872. Vol. 7. P. 27–440.
377. Ryding O. Pericarp structure and phylogeny within Lamiaceae subfamily Nepentoideae tribe Ocineae // Nord. J. Bot. 1992. Vol. 12, N 3. P. 73–298.
378. Schimper A. Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner // Bot. Ztg. 1880. Bd. 38. S. 881–902.

379. *Schimper A.* Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper // *Ibid.* 1883. Bd. 41. S. 105–111, 121–131, 137–146, 153–162.
380. *Schimper A.* Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde // *Jahrb. Wiss. Bot.* 1885. Bd. 16. S. 1–247.
381. *Sharp-Jaretsky E.* Einführung in die Zytologie. B., 1931.
382. *Solereider H.* Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S.
383. *Tukey H., Jr.* The leaching of substances from plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1970. Vol. 21. P. 305–324.
384. *Werker E.* Seed anatomy. B.; Stuttgart, 1997. 424 p.

Именной указатель

- Belzung E. 32
Grubert M. 40
Haberlandt G. 35
Schimper A. 31, 32
Sharp-Jaretsky E. 32
Werker E. 35
- Абесадзе К.Ю. 60, 76, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 165
Агаев Ю.М. 49
Акимов П.А. 48
Александров В.Г. 5, 7, 8, 9, 10, 12, 14, 16, 18, 19, 21, 22, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 45, 46, 47, 49, 51, 52, 53, 56, 57, 58, 60, 61, 62, 63, 68, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 82, 152
Александров В.Я. 21, 51
Александров Гриша 66, 80
Александров Е.А. 63, 64
Александрова (Тарханова) О.Г. 12, 16, 43, 60, 64, 66, 80, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165
Александрова Л.А. 21
Алексеева О.А. 52
Анели Н.А. 22, 58
Арбер А. 56
Аркадьев Г.В. 68
Артюшенко З.Т. 20, 22, 60, 76
- Багиров Д.М. 49, 50, 60
Бармичева Е.М. 150
Березнеговская Л.Н. 15, 69
Бобров Е.Г. 163
Борисенко Э. 29
Бородин И.П. 14, 53
Брегетов Л.Н. 26
Бриллиант В.А. 68, 163
- Булыгин Н.Е. 48
Буромский И.Д. 65
Буш Н.А. 18
Быкова О.П. 8
- Вавилов Н.И. 13, 15, 16, 17, 65, 76
Вага А.Я. 165
Варминг Е. 85
Василевская В.К. 26, 27, 56, 57, 58, 85
Васильев А.Е. 32, 55
Васильевский Н.И. 68
Васильков Б.П. 68
Веленовский Дж. 83
Ветшттейн Р. 85
Вислоух В.И. 159
Вихирева-Василькова В.В. 20, 60
- Габараева Н.И. 33
Габерланд Дж. 76, 78
Гамалей Ю.В. 34
Гёбель К. 83, 85, 89
Гельтман Д.В. 35
Герасимова-Навашина Е.Н. 21, 58
Гербих 68
Гербих А.А. 68
Говоров Л.И. 15
Голенкин М.И. 46
Голлербах М.М. 68, 150
Горшкова С.Г. 68
Грубов В.И. 68
Грудзинская И.А. 151
Гук Р. 88
Гурьянова Е.В. 70
- Данилова М.Ф. 30, 59, 60, 76, 78, 150, 151
Декандоль О.П. 83
Деметрадзе Т.Я. 60, 164

Джапаридзе Л.И. 12, 13, 26, 50, 53, 54,
60, 76, 156, 158, 159
Добровлянский В.Я. 48
Добротворская А.В. 5, 8, 21, 22, 28,
30, 43, 45, 46, 47, 61, 66, 72, 77, 82,
166, 167

Жестяникова Л.Л. 165

Заленский В.Р. 11, 12, 76
Зинова А.Д. 67, 68, 69, 70, 80
Зинова Е.Д. 67, 70
Знаменская Л.А. 68
Зонова Е.С. 60

Иванина Л.И. 53, 68
Иванов Л.А. 48
Иванов Н.Н. 153
Иванова А.Н. 8
Ильин М.М. 18, 163
Ильина Е.М. 68
Ильинская И.А. 8
Ильинский А.П. 68
Иоффе М.Д. 60

Каден Н.Н. 25, 26
Калинина А.К. 68
Кардо-Сысоев Е.К. 50
Карташова Н.Н. 26
Кезели Т.А. 12, 26, 60, 76
Келлер Б.А. 14
Кислюк И.М. 8
Климочкина Л.В. 19, 32, 60, 68, 163
Кнорринг-Неустроева О.Э. 68
Ковалева (химик) 68
Козлова Н.А. 57, 58, 60
Козлова Н.В. 26
Козо-Полянский Б.М. 26, 27
Комар Г.А. 41, 60
Комарницкий Н.А. 83
Комаров В.Л. 17, 18
Кондратьева-Мельвиль Е.А. 57, 58
Коновалов И.Н. 19, 25, 26, 29, 51, 60,
76, 163
Коровин Е.П. 165
Корчагин А.А. 48
Корчагина И.А. 4, 8, 29, 48, 60, 66, 67,
71, 72
Косинская Е.К. 68, 73
Костычев С.П. 14
Котеева Н.К. 52

Крылов П.Н. 14
Куперман Ф.М. 29, 85
Курсанов Л.И. 83, 135

Лавренко Е.М. 163
Лавренс Дж.Х. 106
Левитский Г.А. 15
Левицкая А.Н. 153
Лейсле Ф.Ф. 18
Линней К. 97, 98
Лодкина М.М. 29, 60

Макаревская Е.А. 60, 155, 157
Максимов Н.А. 10, 11, 55, 76, 80, 153
Макушенко Л.М. 21
Марков М.В. 68
Мартынкина Д.Ю. 8
Матвеева Е.П. 68
Матиенко Б.Т. 58
Мейер К.И. 27, 83
Мельников А.Н. 16
Минина Е.Г. 119
Мирославов Е.А. 4, 6, 7, 30, 48, 52, 58,
60, 76, 78, 151, 167
Модилевский Я.С. 27
Мокеева Е.А. 26, 27
Москалева Г.И. 17
Мохов Е.Р. 8, 21

Навашин М.С. 21, 51, 163
Насонов Д.Н. 51
Насонов В.А. 15, 60, 158
Наумова З.В. 68, 149, 150
Наумова Л.В. 52
Некрасова В.Л. 68
Немирович-Данченко Е.Н. 8
Никитин А.А. 18
Николаева М.Г. 36
Новожилова М.К. 8
Норневский Б.И. 149

Оводкова (Норневская) Т.Б. 8, 149
Оль Л.А. 68
Орбели Л.А. 67
Османова Ф.Ш. 60, 61

Павлов И.П. 25
Палладин В.И. 9, 10, 53, 64, 76, 80,
153
Панкова И.А. 18
Первухин Ф.С. 68

Первухина Н.В. 19, 22, 28, 30, 34, 36,
45, 60, 68, 163, 164
Петрова Л.Р. 29, 30, 60, 74
Пигулевский Г.В. 68
Победимова Е.Г. 68
Поддубная-Арнольди В.А. 22, 27,
58
Приходько М.И. 153

Раздорский В.Ф. 83
Рассадина К.А. 68
Розанов С.М. 17
Романов И.Д. 27, 58
Ростовцев С.И. 17
Рыбин В.А. 22

Савич В.П. 68, 73
Савич-Любицкая Л.И. 68
Савостин П.В. 14, 15
Савченко М.И. 7, 8, 20, 22, 28, 29, 30,
31, 36, 37, 38, 39, 41, 49, 53, 56, 57,
58, 59, 60, 66, 77, 160, 162, 163, 164
Садыков С. 58, 60
Саенко О.Ю. 8
Серебряков И.Г. 26, 165
Симоненко Т.И. 8
Сингх П. 61
Соколов В.С. 22
Соколов С.Я. 48
Соколова Л.А. 68
Соколовская Т.Б. 60
Солередер Х. 48
Солоневич Н.Г. 68
Станкевич Т.А. 8
Сукачев В.Н. 20, 48
Сыбанбеков К. 60

Табенцкий Д.А. 30, 49, 60, 166
Тахтаджян А.Л. 4, 26, 27, 47, 148
Терентьева Д.Л. 63
Тимофеев А.С. 60, 153, 154, 155, 156
Тихомиров Б.А. 68
Транковский Д.А. 27
Троль В. 83
Тутаюк В.Х. 26, 49, 89
Тюлина Л.Н. 68

Уранов А.А. 83

Федоров Ал.А. 163
Федоров Ан.А. 74
Фокина (Юнатов) Г.А. 73

Хажмуратов М. 30, 60, 72

Цельникер Ю.Л. 48
Цхакая К.Е. 26, 60, 76, 155, 156

Чахнашвили Н.Д. 158
Чеботарь А.А. 60
Чернышева И.Б. 150
Чрелашвили М.Н. 50
Чуклай Ф.А. 72
Чуксанова Н.И. 58

Шамбетов С.Ш. 60
Шанидзе М.А. 42, 60, 154, 155
Шапаренко К.К. 18
Шарова Н.Л. 26
Шифферс Е. 68
Шишкин Б.К. 68, 163
Шишкина К.Р. 8
Шмальгаузен И.И. 151
Штейнберг Е.И. 89
Щукина А.И. 67

Эйхлер А.В. 85
Эсау К. 56, 77

Юлия Георгиевна
Юнатов А.А. 73
Юрковская Т.К. 8

Яблокова В.А. 22
Яковлев М.С. 16, 17, 19, 20, 22, 30, 32,
59, 60, 68, 76, 158, 159, 160, 163, 165
Яковлев Ю.Б. 8
Яковлева (Александрова) О.В. 41,
70, 149
Янишевский Д.Э. 18
Ярмоленко И.В. 18
Яценко-Хмелевский А.А. 26, 58, 60,
76

Оглавление

От ответственного редактора	5
Введение	7
Г л а в а 1. Формирование научных взглядов В.Г. Александра	9
Образование	9
Годы научной деятельности в Тифлисе	10
Работа в Томске	13
Вировский период	15
Биновский период	17
Г л а в а 2. Основные направления научной деятельности В.Г. Александра	31
Анализ научных трудов	31
Создание учебника по анатомии растений	52
Преподавательская и общественная деятельность	55
Г л а в а 3. Ученики В.Г. Александра	59
Г л а в а 4. Происхождение и частная жизнь В.Г. Александра	63
Заключение	75
Основные даты жизни и деятельности В.Г. Александра	80
Приложение 1. Главы из книги «Введение в морфологию цветка покрытосеменных растений»	82
Приложение 2. Распределение волосков и папилл в разных частях цветка	138
Приложение 3. Как я, Ольга Васильевна Яковлева, попала в лабораторию анатомии БИН	149
Библиография трудов В.Г. Александра	153
Именной указатель	177

Научное издание

Яковлева Ольга Васильевна
Василий Георгиевич Александров
1887–1963

*Утверждено к печати
Редколлегией серии
“Научно-биографическая литература”
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Е.Ю. Федорова*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *М.К. Зарайская*
Корректор *Г.В. Дубовицкая*

Подписано к печати 17.11.2006
Формат 60 × 90¹/₁₆. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 11,5. Усл.кр.-отт. 11,8. Уч.-изд.л. 11,8
Тип. зак. 3839

Издательство “Наука”
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП “Типография “Наука”
199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА" РАН**

Магазины "Книга-почтой"

121099 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52 www.LitRAS.ru E-mail:
info@litras.ru
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7«Б»; (код 812) 235-40-64

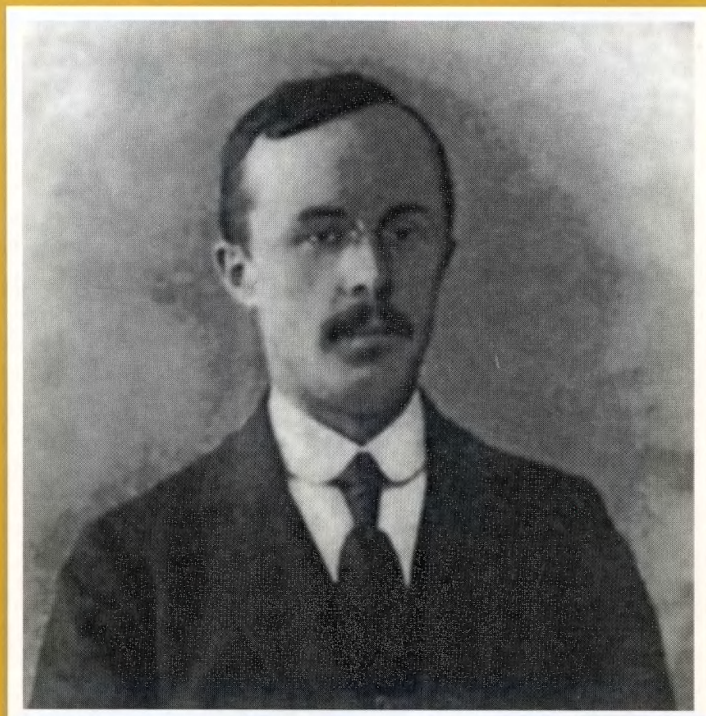
**Магазины "Академкнига" с указанием букинистических отделов
и "Книга-почтой"**

690088 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга-почтой");
(код 4232) 45-27-91 antoli@mail.ru
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой");
(код 3433) 50-10-03 kniga@sky.ru
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 ("Книга-почтой");
(код 3952) 42-96-20 aknir@irlan.ru
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45;
(код 3912) 27-03-90 akademkniga@krasmail.ru
220012 Минск, просп. Независимости, 72;
(код 10375-17) 292-00-52, 292-46-52, 292-50-43 www.akademkniga.by
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00 akadkniga@nm.ru;
(Бук. отдел 125-30-38)
117192 Москва, Мичуринский проспект, 12; 932-74-79
127051 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96 (Бук. отдел)
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90; 334-72-98 akademkniga@naukaran.ru
101000 Москва, Б. Спасоглинищевский пер., 8 строение 4;
624-79-19 (Бук. отдел)
630091 Новосибирск, Красный проспект, 51;
(код 3832) 21-15-60 akademkniga@mail.ru
630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга-почтой");
(код 3833) 30-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru
142290 Пущино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой");
(код 277) 3-38-80
191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57;
(код 812) 272-36-65 ak@akbook.ru (Бук. отдел)
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4; (код 812) 297-91-86
199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16;
(код 812) 323-34-62
634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18;
(код 3822) 51-60-36 akademkniga@mail.tomsknet.ru
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой");
(код 3472) 24-47-62 akademkniga@ufacom.ru
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва
Телефон для оптовых покупателей: 241-03-09
www.LitRAS.ru
E-mail: info@litras.ru
zakaz@litras.ru
Склад, телефон 291-58-87
Факс 241-02-77

*По вопросам приобретения книг
государственные организации
просим обращаться также
в Издательство по адресу:
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. факс (495) 334-98-59
E-mail: [initsiat @ naukaran.ru](mailto:initsiat@naukaran.ru)
www.naukaran.ru*

НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ
ЛИТЕРАТУРА



О. В. Яковлева

**Василий Георгиевич
АЛЕКСАНДРОВ**

О. В. Яковлева
Василий Георгиевич АЛЕКСАНДРОВ

НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА



Ольга Васильевна ЯКОВЛЕВА – дочь В.Г. Александрова, потомственный ботаник. Заведующая лабораторией анатомии и морфологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, кандидат биологических наук, секретарь секции анатомии и морфологии

Русского ботанического общества, автор более 100 публикаций. Специалист широкого профиля в области анатомии растений. Приоритетные направления исследований: систематика и эволюция, адаптация, строение и распределение слизеобразующих клеток и соединений кремния у представителей разных систематических групп, взаимодействие диаспор и проростков растений с микроорганизмами. Основной метод исследования – электронная микроскопия. Впервые применила трансмиссионный электронный микроскоп для изучения гербарного и ископаемого растительных материалов.

ISBN 5-02-035316-7



9 785020 353169 >

