

ПАМЯТНЫЕ ДАТЫ

К 70-ЛЕТИЮ ОТКРЫТИЯ ДВОЙНОГО ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

В Киеве, 24 августа 1898 г. на утреннем заседании ботанической секции X съезда русских естествоиспытателей и врачей было заслушано сообщение профессора Киевского университета С. Г. Навашина «Новые наблюдения над оплодотворением у *Fritillaria tenella* и *Lilium martagon*» с демонстрацией многочисленных рисунков и препаратов. Наблюдения, о которых доложил С. Г. Навашин, участниками заседания были восприняты как событие чрезвычайной важности. В протоколе этого заседания, напечатанном в дневнике съезда [17], приведено выступление крупнейшего эмбриолога того периода В. И. Беляева, в котором он отметил, что сообщение С. Г. Навашина «изменяет господствовавшие до сих пор взгляды в самых основных чертах». Почетный председатель собрания Ф. М. Каменский предложил ввиду важности сообщения выразить докладчику благодарность.

Такое же внимание было оказано открытию С. Г. Навашина в Петербурге. Вскоре после доклада на съезде, в сентябре 1898 г. С. Г. Навашин направил статью под названием «Результаты проверки процесса оплодотворения у *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella*» для напечатания в «Известиях» Академии наук. Но еще до заседания, на котором статья должна была быть утверждена к печати, акад. А. С. Фаминцын, высоко оценив сообщаемый в статье материал, прореферировал ее на заседании СПб общества естествоиспытателей. В протоколе заседания от 23.IX 1898 г., опубликованном в «Трудах» Общества, отмечены новизна и большой интерес добытых С. Г. Навашиным фактов, иллюстрированных, как сказано в протоколе, «прелестно выполненными рисунками».

30 сентября на заседании отделения физико-математических наук Академии была зачитана записка, подписанная акад. А. С. Фаминцыным и М. С. Ворониным, представлявшая к печати статью С. Г. Навашина. В записке приведено краткое содержание статьи и отмечено, что статья сопровождается прекрасными рисунками. Принято постановление опубликовать статью как предварительное сообщение, но рисунки не помещать, оставив их для более развернутой работы. Статья была напечатана на немецком языке в ноябрьском номере «Известий Академии наук» [18].

В течение четырех месяцев, последовавших за первым докладом, сообщение об открытии С. Г. Навашина было опубликовано 4 раза в разных изданиях, в том числе в крупнейшем отечественном научном журнале.

Научная общественность нашей страны была широко осведомлена о происшедшем событии. Оно заставило другими глазами посмотреть на, казалось, давно известные картины. В. В. Финн со слов В. М. Арнольди рассказывает, что на препарате поперечных срезов пестика *Scilla sibirica*, изготовленном им за несколько лет перед тем в Московском университете, он обнаружил необычайно четкую картину двойного оплодотворения. Этот препарат был показан такому тонкому наблюдателю, как И. Н. Горожанкин. Однако ученые не придали значения присутствию второго спермия, прилегающего к сливающимся полярным ядрам, полагая, что это результат случайного заноса спермия ножом микротомы [32].

За рубежом реферат доклада С. Г. Навашина был опубликован на немецком языке в № 4 *Botanisches Centralblatt*, вышедшем 4 января 1899 г.

Весть об открытии, сделанном киевским профессором, имела большой резонанс за рубежом. Последняя четверть прошлого столетия была периодом большого интереса к эмбриологии растений и быстрого ее развития. Ряд крупных лабораторий мира были заняты исследованиями в этой области. В изучении оплодотворения ведущими были работы Э. Страсбургера [46, 47]. Он впервые описал у покрытосеменных проникновение, контакт, а затем и слияние спермия и яйцеклетки. Он ставил также вопрос о судьбе второго спермия пыльцевой трубки и полагал, что второе генеративное ядро, не находящее применения, по-видимому, быстро растворяется, так как, пишет он, «я не мог никогда с уверенностью наблюдать его в яйцевом аппарате».

В этой работе Страсбургер впервые привлекает внимание эмбриологов к лилиям, как объекту, на котором при исследовании оплодотворения можно получить наилучшие результаты. Именно на лилиях, и в особенности на лилии мартагон, в последующий период проводятся крупные работы, результаты которых позволяют признать этот объект для подобного рода исследований классическим.

На лилии мартагон изучали развитие мужских и женских гамет, а также оплодотворение яйцеклетки проф. Цюрихского университета Овертон [41] и французский эмбриолог Гиньяр [37]. Судьба второго спермия пыльцевой трубки также осталась им неизвестной.

В Англии на том же объекте в двух обстоятельных, хорошо иллюстрированных работах Этель Саргант [42, 43] подробно описала развитие зародышевого мешка, микроспорогенез и развитие мужских гамет.

Лилия мартагон и другие лилии были использованы при исследовании оплодотворения проф. Индианского университета Д. Мотье [39]. Впервые Мотье правильно изобразил на рисунке форму спермия лилии мартагон, оплодотворяющего яйцеклетку, которую отметил С. Г. Навашин. Ему случалось наблюдать вблизи полярного ядра второе ядро, сходное, как он пишет, с мужским ядром, сливающимся с яйцеклеткой. Значение этого наблюдения не было понято американским ученым.

Все эти обстоятельные работы побудили С. Г. Навашина, встретившегося с трудностями при исследовании оплодотворения у *Juglans* [16], обратиться к лилии, ставшей классическим объектом в предшествовавших исследованиях. На этом много раз исследованном растении за короткое время—июнь-август 1898 г.—он открыл неосознанное его предшественниками явление двойного оплодотворения.

Хотелось бы подчеркнуть высокое совершенство наблюдений ученого, его способность отрешиться от господствовавших представлений, поддерживаемых крупнейшими авторитетами, и увидеть новое, непонятое другими исследователями. Как могущественно влияние сложившихся ранее концепций видно из того, что Страсбургер даже искал второй спермий, однако только в яйцевом аппарате, а Мотье видел вблизи полярного ядра ядро, сходное с ядром яйцеклетки. Но оба исследователя все же оказались далеки от правильного обобщения.

Сообщение С. Г. Навашина прежде всего вызвало отклик тех ученых, которые имели дело с объектом исследования С. Г. Навашина. Откликнулись они по-разному, согласно научной совести и искренности каждого, *хотя не может быть сомнения, что все они с горечью сознавали, какое важное научное открытие ускользнуло из их рук.*

Э. Страсбургер на живом материале проверил открытие С. Г. Навашина, подтвердил правильность установленных им фактов, отметил неожиданность для научного мира открытия двойного оплодотворения и отдал должное непредвзятости суждений и талантливости наблюдений С. Г. Навашина [48]. Э. Страсбургер освещает в своем учебнике ботаники значение открытия киевского ученого в эмбриологии покрытосеменных, много раз издававшемся за рубежом, а также в переводе на русский язык.

Этель Саргант на открытие отвечает статьей, в которой пишет о блестящих результатах новейших исследований оплодотворенного зародышевого мешка у *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella* доложенных С. Г. Навашиным на съезде в Киеве. Она отмечает большое теоретическое значение проведенных работ, сообщает, что, располагая препаратами оплодотворенных зародышевых мешков лилии мартагон, она смогла убедиться на своем материале в правильности сделанных наблюдений [44].

Иначе поступает Л. Гиньяр. Можно полагать, что он еще в 1891 г. располагал теми же материалами, причем на том же объекте, что и С. Г. Навашин, но не понял своих препаратов. Увлеченный поиском центросом при делении растительных клеток по аналогии с наблюдаемым у животных, проглядел тогда двойное оплодотворение. Узнав об открытии С. Г. Навашина, он спешно, 4 апреля 1899 г., представляет в Парижскую Академию наук [38] статью, в которой извещает, что, вернувшись к исследованию лилии мартагон на основе более совершенной техники, обнаружил любопытные факты и задержал опубликование их, желая проверить эти данные на других объектах. Сообщение С. Г. Навашина, как он указывает, вынуждает его напечатать свои материалы.

Он отмечает, что с его наблюдениями в основных чертах согласуются данные русского ученого, и обращает внимание на то, что в реферате, помещенном в *Botanisches Centralblatt*, не сказано о представленных рисунках. Гиньяр сопровождает свою работу шестью рисунками зародышевых мешков лилии мартагон в процессе оплодотворения и отдельными рисунками подробностей тройного слияния. Статья Гиньяра носит следы большой спешки. В примененной им терминологии нет согласованности: в заглавии и в тексте он говорит о двойном половом слиянии в зародышевом мешке лилии и тут же возражает против признания тройного слияния половым актом, считая его ложным оплодотворением.

В литературе об открытии двойного оплодотворения Гиньяр обвиняется в том, что он ни словом не упоминает об исследовании С. Г. Навашина. Это не соответствует действительности. Имя С. Г. Навашина трижды называется Гиньяром, однако французский академик отстаивает, что он одновременно и независимо от С. Г. Навашина обнаружил явление двойного оплодотворения. Эта версия принята во многих зарубежных статьях и руководствах. К большому сожалению, ее распространению способствовало то, что прекрасные рисунки двойного оплодотворения у лилии мартагон, выполненные С. Г. Навашиным, так и остались неопубликованными. Лишь позднее, в 1900 и 1909 г., были напечатаны его классические иллюстрации двойного оплодотворения у подсолнечника [20] и у *Fritillaria tenella* [21]. В связи с этим весьма посредственные рисунки Гиньяра, опубликованные раньше, попали во все учебники (за исключением учебника ботаники Э. Страсбургера). В дальнейшем рисунки Гиньяра переносили в новые издания.

Отклик на труд С. Г. Навашина пришел и из-за океана. В последней главе монографии «*Secundation in plants*» Д. М. Мотье [40] говорит о двойном оплодотворении у покрытосеменных. Все рисунки в этом труде его собственные. Большей частью они взяты из его статьи 1898 г. Только иллюстрации тройного слияния даны Мотье дополнительно к ранее опубликованным. Автор допускает некоторую погрешность в точности цитирования своей предшествующей работы. В 1898 г. он писал, что ему случалось наблюдать вблизи полярного ядра второе ядро, сходное с мужским ядром, сливающимся с яйцеклеткой. Иначе говоря, Мотье, хотя и считает второе ядро сходным с мужским, сливающимся с ядром яйцеклетки, не решаетея однако отождествлять это ядро с ядром второго спермия. В монографии Мотье излагает свои наблюдения несколько иначе. В 1898 г. он обратил внимание на то, что второе мужское ядро прикладывается к одному из полярных ядер, но в связи с плохим завязыванием семян у лилии мартагон в этом году настоящего слияния он не наблюдал. Все же американский автор отмечает, что сообщение о слиянии мужского ядра с одним из полярных ядер было впервые опубликовано С. Г. Навашиным и что Гиньяр подтвердил положение Навашина.

Открытие С. Г. Навашина всколыхнуло интерес к исследованию оплодотворения и дало мощный толчок работам в этой области в разных лабораториях мира.

В сообщении 1898 г. С. Г. Навашин высказал предположение, что открытые им факты у лилейных «окажутся существующими и у других покрытосеменных». Дальнейшие исследования ученого [19, 20], обнаружение двойного оплодотворения у представителей отдаленных семейств (сложноцветные, лютиковые, ореховые), а также отсутствие его в случае, когда эндосперм не развивается, как у исследованных С. Г. Навашиным орхидных, поставили, по его словам, «почти вне сомнения» правильность высказанного им предположения. Дальнейшее развитие науки полностью подтвердило предвидение ученого. Уже через два года после знаменательного события Саргант насчитывает 20 видов, у которых описано двойное оплодотворение [45]. В 1927 г. Дальгрэн [35] приводит список изученных 184 видов, к которым присоединяет еще 13, недостаточно подробно исследованных. В работе В. А. Поддубной-Арнольди указано, что у 300 видов установлено двойное оплодотворение [25]. В настоящее время число исследованных видов продолжает возрастать.

Следует отметить, что у всех покрытосеменных, которые были изучены, неизменно открывали двойное оплодотворение, если это не были парthenогенетические или апомиктические формы.

Не обошлось, однако, без ошибок, без «открытий» отсутствия двойного оплодотворения там, где оно в действительности имело место. Так, например, оспаривалось наличие двойного оплодотворения у яблони. Этот вопрос подробно рассмотрен в исследованиях А. Я. Радионенко [27], который на своих препаратах продемонстрировал нормальное двойное оплодотворение у яблони.

Открытие С. Г. Навашина было высоко оценено в советской и зарубежной литературе. В. В. Финн, старший ученик С. Г. Навашина, соратник и свидетель научно-педагогической деятельности его в киевский период, писал: «О двойном оплодотворении вспоминается в любом учебнике общей биологии и ботаники, независимо от того, в какой стране он издан. Это показывает, что здесь мы имеем дело с одним из основных вопросов ботаники» [33]. Известный систематик и филогенетик растительного мира А. Л. Тахтаджян считает, что открытие двойного оплодотворения «было, несомненно, одним из самых замечательных открытий в истории ботаники» [28].

Приветствуя С. Г. Навашина с 25-летним юбилеем его научно-педагогической деятельности, крупные зарубежные ботаники Ветштейн, Порш, Чермак и др. писали: «Вашей неустанной и весьма успешной научной деятельностью Вы поставили себя в первый ряд ныне живущих ботаников. С Вашим именем на все времена связано одно из важнейших открытий в ботанике» [4].

Действительно, открытие двойного оплодотворения существеннейшим образом дополнило эмбриологию покрытосеменных и оказало

влияние на другие биологические науки. В курсах эмбриологии, цитологии растений, а также ботаники для высшей школы, в исторических ботанических исследованиях учение о двойном оплодотворении занимает видное место [1, 49, 36, 31, 30, 10, 12, 13, 2, 23, 24, 25].

Учение о двойном оплодотворении проникло и в другие области науки. Так, как известно, генетика привлекает данные С. Г. Навашина для объяснения ксений. Большое теоретическое значение придается этому учению в систематике. В совокупности с некоторыми другими, общими для всех покрытосеменных признаками, двойное оплодотворение позволяет выделить этот отдел растений в четко очерченную группу. Появление у покрытосеменных такой особенности, как двойное оплодотворение, всегда приводится как доказательство их монофилетического происхождения [3, 29]. Внедавно появившейся в «Ботаническом журнале» статье венгерский ученый Р. Шоо [34] указывает, что двойное оплодотворение—главная особенность покрытосеменных. Все это показывает, какой крупный вклад в науку был внесен С. Г. Навашиным.

Однако ученый не останавливается на описании открытого им замечательного явления, он ищет путей его осмысливания, задумывается над природой и причинами двойного оплодотворения.

Уже первые наблюдения привели С. Г. Навашина к убеждению, что тройное слияние представляет такой же половой акт, как слияние яйцеклетки с первым спермием. Это толкование автора сразу вызвало возражения. В первых же своих работах о двойном оплодотворении Страсбургер и Гиньяр выступают решительными противниками такого объяснения. Гиньяр, первый опубликовавший свое мнение по этому вопросу, полагает, что только слияние яйцеклетки со спермием можно считать истинным оплодотворением, так как оба ядра гамет имеют уменьшенное число хромосом, что свойственно половым ядрам. Что касается тройного слияния, то, если спермий вносит уменьшенное число хромосом, нижнее полярное ядро имеет по крайней мере двойное их число, что характерно для вегетативных ядер. Поэтому ядро, возникающее в результате слияния трех элементов, имеет более высокое число хромосом, чем это характерно для результата полового процесса. Следовательно, это второе слияние представляет нечто вроде ложного оплодотворения.

Страсбургер также не разделяет заключения С. Г. Навашина о тройном слиянии как половом акте. Он полагает, что второе слияние в зародышевом мешке представляет вегетативное слияние, имеющее следствием возбуждение дальнейшего развития. Он указывает, что слияние яйцеклетки и спермия, которое следует назвать генеративным, кроме стимулирования развития, осуществляет передачу наследственных особенностей родителей потомкам.

Однако затем маститый цитолог непоследовательно отказывается признать убедительность доказательств половой природы второго слияния в зародышевом мешке, представленных де Фризом и Корренсом.

Эти авторы сообщили, что при помощи опыления пыльцевой мучнистой разновидности *Zea mays* женских цветов сахарной разновидности им удалось получить «гибридный эндосперм», т. е. эндосперм со свойствами отцовской формы. Ученые заключают, что это загадочное до сих пор явление находит естественное объяснение после открытия двойного оплодотворения.

Аргументы Гиньяра против признания тройного слияния истинным половым актом потеряли свою силу после опубликования работы М. С. Навашина [14] о триплоидности эндосперма *Speris*. Однако в дальнейшем, с открытием феномена Карано-Бамбачиони в зародышевых мешках типа *Fritillaria*, доказательство половой природы тройного слияния, данное М. С. Навашиным, также было поколеблено. Как оказалось, ядро, формирующееся в результате слияния трех халазальных ядер первично четырехъядерного зародышевого мешка *Fritillaria* — типа, также триплоидно, хотя полового акта здесь нет: все три сливающиеся ядра — ядра женского гаметофита.

Концепция тройного слияния как вегетативного слияния, предложенная Страсбургером, импонировала многим ученым в связи с большим различием зародыша и эндосперма, развивающихся в результате двойного оплодотворения. Она еще и сейчас положительно оценивается учеными [29]. Дискуссия о природе тройного слияния продолжается до настоящего времени. Взгляды по этому вопросу обстоятельно даны в книге В. А. Поддубной-Арнольди [25].

Я полагаю, что, решая вопрос о сходстве и различии двух звеньев двойного оплодотворения, необходимо исходить из природы оплодотворения как слияния гамет противоположного пола. И в том и в другом звене двойного оплодотворения в слияние вступают мужские гаметы, возникшие в результате деления одной и той же генеративной клетки. С другой стороны, участниками процесса являются яйцеклетка и верхнее полярное ядро, также сестринские по своему происхождению. Таким образом, и второе слияние соответствует пониманию биологической сущности оплодотворения. Дело осложняется тем, что, как правило, во втором звене женское ядро позднее или предварительно сливается с другим и даже с другими женскими ядрами. Знаменательно, что отсутствие слияния полярных ядер, как это имеет место у онагриковых, или варьирование количества сливающихся ядер ведет к изменению плоидности вторичного ядра зародышевого мешка, не оказывает заметного влияния на дальнейшее развитие эндосперма. Эндосперм может быть диплоидным и полиплоидным, но он всегда снабжает зародыш необходимым ему питанием [11]. Все эти данные снижают биологическое значение особенностей женского компонента тройного слияния и позволяют заключить, что имеется существенное сходство между двумя актами оплодотворения в зародышевом мешке.

Различие слияния проявляется в результате развития, следующего за завершением каждого из двух актов оплодотворения. Причины этого различия были поняты самим С. Г. Навашиным. Он писал: «Спер-

мии одной и той же пары не одинаковы, так же как отличны друг от друга участвующие в процессе женские ядра; и это несмотря на то, что та и другая пара ядер суть ядра сестринские, т. е. происходят от деления одного материнского ядра» [22]. Различие компонентов слияния, отмеченное С. Г. Навашиным, не могло не привести и действительно привело к различию самих продуктов слияния.

Летом 1898 г. С. Г. Навашин ставит еще один важный вопрос: о причинах расхождения мужских гамет и их движения к различным женским ядрам. Он приходит к выводу об активном движении спермиев, основываясь на прихотливо изменяющейся червовидной их форме [17]. В дальнейших работах [19, 20, 21, 22] ученый продолжает размышлять над высказанным соображением, приводит новые доказательства, углубляет его.

Объяснение двойного оплодотворения самостоятельной подвижностью гамет получило широкий отклик. Обзор противоречивых высказываний по этому вопросу и новые данные, подтверждающие правильность взгляда С. Г. Навашина, изложены в наших исследованиях [8, 9]. Дискуссия, однако, в этой области не закончена, в последние годы заметно ее оживление [5, 7, 15, 2].

Как уже сказано, С. Г. Навашин, развивая положение о самостоятельной подвижности мужских гамет, приходит к выводу о разнокачественности спермиев и женских ядер, участников двойного оплодотворения. В разнокачественности спермиев и женских ядер он видел причину активного направленного движения мужских гамет, объясняющего двойное оплодотворение. Вопрос о разнокачественности спермиев также привлек к себе внимание и обсуждается научной биологической общественностью [6].

Таким образом, открытие двойного оплодотворения не было просто открытием нового факта, дополнившего наши знания об оплодотворении, что само по себе большая заслуга ученого. Автор этого открытия с самого начала поставил перед ботаниками важные теоретические проблемы. 70 лет, протекавшие со дня открытия двойного оплодотворения, показали, что эти проблемы жизненны. Они обсуждаются и в настоящее время, что и сейчас способствует обогащению не только эмбриологической, но и биологической науки вообще.

Киев
22.VI.1968 г.

Профессор, доктор биологических наук
К. Ю. КОСТРЮКОВА

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Арнольди В. И. Сб. Классики естествознания, кн. 12. Госиздат, М.—Л., 1923.
2. Баранов П. А. История эмбриологии растений. Изд-во АН СССР, 1955.
3. Гроссгейм А. А. Советская ботаника, т. 13, 3, 1945.
4. Комарницкий Н. А. Сб. Очерки по истории русской ботаники. Изд-во Московского о-ва испытателей природы, 1947.
5. Кострюкова К. Ю. Сб. Морфогенез растений, т. 3. Изд-во МГУ, 1961.
6. Кострюкова К. Ю. 3б. Філософські проблеми сучасного природознавства, вып. 2, 1964.
7. Кострюкова К. Ю. 3б. Ботанічні сади — науки і народному господарству, вид. Київського університету, 1966.
8. Кострюкова К. Ю. и Чернояров М. В. Сборник памяти акад. А. В. Фомина. Изд-во АН УССР, 1938.
9. Кострюкова К. Ю. и Венецкая Г. К. Известия АН Армянской ССР (биол. науки), т. 11, 9, 1958.
10. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. Изд-во ин. литературы, 1954.
11. Модилевский Я. С. Известия АН СССР, серия биологическая, 2, 1950.
12. Модилевский Я. С. Эмбриология покрытосеменных растений. Изд-во АН УССР, 1953.
13. Модилевский Я. С. История отечественной эмбриологии высших растений. Изд-во АН УССР, 1956.
14. Навашин М. Записки Киевского о-ва естествоиспытателей, т. 26, 1915.
15. Навашин М. С., Макушенко Л. М., Болховских Э. В. Сб. IV совещание эмбриологов. Тез. док. по эмбриологии растений, Изд-во АН СССР, 1963.
16. Навашин С. Г. Труды Императорского СПб о-ва естествоиспытателей, т. 28, вып. 1, 1897.
17. Навашин С. Г. Дневник X съезда русских естествоиспытателей и врачей в Киеве, 1898.
18. Навашин С. Г. Известия АН, СПб, т. 9, 4, 1898.
19. Навашин С. Г. Известия имп. АН, т. 13, 3, 1900.
20. Навашин С. Г. (Navaschin S.) Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft т. 18, 5, 1900.
21. Навашин С. Записки Киевского о-ва естествоиспытателей, т. 20, 1909.
22. Навашин С. Г. Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину, 1927.
23. Поддубная-Арнольди В. А. Бюллетень Московского о-ва испытателей природы, отд. биологический, т. 52, 5, 1947.
24. Поддубная-Арнольди В. А. В кн.: Анатомия растений В. Г. Александрова, Изд-во «Советская наука», 1954.
25. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных. Изд-во «Наука», 1964.
26. Полунина Н. Н. и Свешников А. И. ДАН СССР, т. 127, 1, 1959.
27. Радіоненко А. Я. Український ботанічний журнал, т. 24, 1, 1967.
28. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд-во Московского о-ва испытателей природы, 1948.
29. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. Изд-во «Наука», 1964.
30. Транковский Д. А. Академик Сергей Гаврилович Навашин. Изд-во Московского о-ва испытателей природы, 1947.
31. Финн В. В. Известия АН СССР, 7-ая серия, 7, 1931а.
32. Финн В. В. (Finn W. W.). „Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft“ в. 49, Н. 3, 1931б.
33. Фінн В. В. 3б. Розвиток науки в Київському університеті за сто років. Вид-во Київського державного університету, 1935.
34. Шоо Г. Ботанический журнал, т. 53, 3, 1968.

35. Dahlgren Ossian. Hereditas, 10, 1927.
36. Guilliermond A., Mangenot G., Plantefol L. Traité de cytologie végétale. Librairie E. LeFrançois, Paris, 1933.
37. Guignard L. Botanique, 7 sér. Tome XIV, 1891.
38. Guignard L. Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, v. 128, 1899.
39. Mottier D. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, B. 31, H. 1, 1898.
40. Mottier D. Fecundation in Plants. Carnagie Institution of Washington, 1904.
41. Overton E. Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsproducte bei Liliun Martagon. Zürich, 1891.
42. Sargent Ethel. Annals of Botany, vol. 10, № 39, 1896.
43. Sargent Ethel. Annals of Botany, vol, 11, № 42, 1897.
44. Sargent Ethel. Proceedings of the Royal Society of London, v. 65, 1889.
45. Sargent Ethel. Annals of Botany, v. 14, 1900.
46. Strasburger E. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. B. 11, 1877.
47. Strasburger E. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Verlag von Gustav Fischer, 1884.
48. Strasburger E. Botanische Zeitung. 19/20.58 Jahrgang. 11, Abteilung, 1900.
49. Wilson E. The cell in development and heredity. Third edition. The Macmillan Company. New York, 1928.