ПАМЯТНЫЕ ДАТЫ

К. Ю. КОСТРЮКОВА

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ТВОРЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
С. Г. НАВАШИНА

В декабре 1977 года исполнилось 120 лет со дня рождения выдающегося советского ученого Сергея Гавриловича Навашина.

Имя С. Г. Навашина волнует каждого ботаника и не случайно, что о нем писали много. Это не значит, однако, что все стороны богатой творческой деятельности ученого, характер ее уже достаточно освещены и понятны.

Мировую славу С. Г. Навашину принесло открытие двойного оплодотворения у покрытосеменных. Это широко известно. Его имя связывают с открытием халазогамии у ряда покрытосеменных и с открытием спутников хромосом. Но лишь немногие знают, что кроме этой триады С. Г. Навашину принадлежат и другие выдающиеся открытия, которые лишь недавно стали или даже лишь сейчас становятся достоянием современной науки. В свое время они прошли незамеченными. А в дальнейшем, когда прогресс науки привел к вторичному открытию уже описанного С. Г. Навашиным явления, имя его не было упомянуто, и честь открытия была приписана тому, кто имел счастье вторично о нем сообщить. Так произошло, например, с открытием дополнительных хромосом [1].

Исследования С. Г. Навашина характеризуются обилием новых, неожиданных для науки его времени фактов, и это придает его творчеству особый характер. Действительно, почему другие первоклассные ученые, работавшие в той же области науки и даже на таком же материале, прошли мимо, не заметили того, что увидел и объяснил он?

Особенности научной деятельности С. Г. Навашина ясно сказались в период его работы по исследованию оплодотворения у цветковых растений.

История открытия двойного оплодотворения хорошо освещена в печати, в том числе и на страницах Биологического журнала Армении [2]. Нас здесь интересует другое: какие особенности дарования С. Г. Навашина способствовали тому, что на объекте, много раз исследованном в лабораториях мира, ставшим классическим—*Lilium martagon*,—он один увидел явление, признанное в дальнейшем характерным для всех покрытосеменных?

С. Г. Навашин сообщает в своей автобиографии [3], что он заинтересовался процессом оплодотворения еще в период изучения болезней сережек березы. Он обнаружил и проследил тогда необычный по сравнению с другими растениями путь проникновения пыльцевой трубки в зародышевой мешок и задумал посвятить оплодотворению специальное исследование. Грецкий орех дал ему материал для первой работы. Но объект оказался неудачным, он плохо фиксировался любыми известными в то время фиксирующими жидкостями. Ученый был неудовлетворен полученными результатами. Зная блестящую работу и красивые рисунки Гиньяра [4], он приписал свой неуспех, как он пишет в автобиографии, своему собственному «слабому искусству» и решил повторить работу Гиньяра на том же объекте—лилии мартагон,—чтобы видеть все «собственными глазами» [3].

Таким образом, работа по исследованию оплодотворения у лилии мартагон была задумана С. Г. Навашиным как работа ученическая, как повторение того, что было вы-

полнено до него многими крупными учеными. Летом 1898 г. ученый приступил к этой работе.

Лилия мартагон начинает цветение в Киеве в последней декаде июня и заканчивается в первой декаде июля. В этот период был собран материал для исследования. Далее шла трудоемкая, требующая времени цитологическая обработка материала, изготовление большого количества препаратов, изучение их, выбор и зарисовка нужных иллюстрирующих исследование картин, изготовление таблиц для доклада. Вся эта работа была сделана самим ученым без всякой помощи. Кажется просто невероятным, что такой объем работы мог быть выполнен одним человеком за такое предельно короткое время. Что вынуждало С. Г. Навашина к такому настойчивому труду? Желание участвовать в X съезде? Но такое участие было обеспечено: Сергей Гаврилович выступал на секции ботаники еще с двумя докладами. Кроме того, он был членом Комитета съезда [5]. Только захватывающий интерес к вопросу, которому он посвятил исследование, заставил его забыть об отдыхе и все каникулярное время просиживать в лаборатории, выполняя огромный технический труд—преддверие открытия. Сергей Гаврилович придавал большое значение этой стороне работы.

Техническая сторона этого исследования Сергея Гавриловича, конечно, замечательна. Но главное заключается в том, что в этот короткий период он разглядел на своих препаратах и точно описал неизвестные еще науке явления, совершающиеся в зародышевом мешке покрытосеменных в процессе оплодотворения. Данные Навашина, по словам В. И. Беляева, изменили господствовавшие до того времени взгляды в самых основных чертах [6].

Сама форма этого описания совершенна: в немногих словах С. Г. Навашин дает ясную картину поведения двух спермиев в зародышевом мешке. Он пишет: «1. Каждый раз, когда пыльцевая трубка наблюдалась в соприкосновении с зародышевым мешком, *оба мужские половые ядра* также наблюдались в содержимом зародышевого мешка. Мужские ядра имеют почти цилиндрическую или длинноконическую форму, всегда червеобразно изогнуты и лежат *оба в протоплазме зародышевого мешка*, сначала свободно и так близко друг от друга, что по большей части представляются единым телом.

2. Мужские ядра затем отделяются друг от друга, причем одно проникает к яйцеклетке, а *другое тесно прикладывается к одному из еще не слившихся в это время полярных ядер, а именно к сестринскому ядру яйцеклетки*. При этом оба мужские ядра еще сохраняют свою червеобразную форму.

3. В то время как мужское ядро, которое собственно и должно было бы называться генеративным, все более и более тесно прилегает к ядру яйца, *полярное ядро, копулирующее с другим мужским ядром, направляется навстречу ко второму полярному ядру, с которым и встречается в середине зародышевого мешка*.

4. Все эти три ядра, которые теперь лежат близко друг от друга в сгущенной протоплазме, остаются до профазы своего деления обособленными и некоторое время легко отличимы друг от друга; мужское ядро, которое тем временем потеряло свою червеобразную форму, меньше, чем полярные ядра, но зато богаче хроматином, его хроматиновый скелет грубее, чем у полярных ядер, которые отличаются друг от друга величиной, причем нижнее «антиподальное ядро» значительно больше, чем верхнее «яйцевое полярное ядро». [7].

Картины двойного оплодотворения были и на препаратах предшественников Навашина, изучавших оплодотворение у лилейных, но они не поняли их. Саргант и Арнольд [8, 9] сделали такое признание. Описание некоторых этапов движения второго спермия было приведено и другими авторами до опубликования сообщения С. Г. Навашина.

Сергей Гаврилович описывает новое явление, которое он разглядел на своих препаратах, со спокойной уверенностью. У него нет и тени сомнения. Он знает, что он описал его именно так, как оно происходит в природе.

Но ученый не только описывает его, он дает ему теоретическое объяснение. Он отмечает: «Мы имеем здесь дело с вполне постоянным явлением» [7]. Иначе говоря,

в этом явлении нет ничего привнесенного извне, ничего случайного. Это закономерное звено общего процесса оплодотворения изученных им цветковых растений, названного в дальнейшем «двойным оплодотворением».

Много лет спустя в капитальном труде «Растительная цитология», в главе, посвященной двойному оплодотворению, крупные французские ученые А. Гильермон, Г. Мачжено и Л. Плантефоль писали, что ученые, изучавшие оплодотворение у цветковых растений в конце 19-го столетия, видели только одну сторону этой проблемы, вторую сторону осветил С. Г. Навашин. В своем докладе на съезде в Киеве в 1898 г. он показал, что оба спермия попадают в зародышевый мешок. Одно мужское ядро сливается с яйцеклеткой, второе со вторичным ядром зародышевого мешка, которое само произошло путем слияния двух полярных ядер. Первое слияние дает начало зародышу, как у всех живых существ. Слияние это видели предшественники Навашина. Второе слияние дает начало особой ткани—эндосперму,—в которой накапливаются питательные вещества, используемые зародышем. Таким образом, у покрытосеменных формируется одновременно два оплодотворенных яйца: оплодотворение двойное [10].

На тех же препаратах ученый сделал другое открытие. Он обращает внимание на разное поведение спермиев одной и той же пары: попав вместе в зародышевый мешок, они затем разлучаются и направляются к разным женским ядрам. Как ни захватила Сергея Гавриловича неожиданная, неизвестная в мире живых существ картина двойного оплодотворения, она не заслонила от него других событий, одновременно происходящих в зародышевом мешке. Он отмечает их и задумывается над их объяснением. Эта черта вовсе не является свойственной всем исследователям. Многие из них видят только то новое, что их поразило сразу, не замечая другого явления, что тоже лежит у них перед глазами. С. Г. Навашин любил говорить своим ученикам, что смотреть и видеть не одно и то же.

Открыв разное поведение спермиев в двойном оплодотворении, ученый прежде всего задумался о способе его осуществления: каким образом спермии, попав вместе в зародышевый мешок, затем разлучаются и двигаются в противоположных направлениях? Он не видит другой возможности решения этого вопроса, как признание самостоятельности их движения. Удлиненная, с мягкими изгибами форма тела мужских ядер приводит его к предположению, что движение их сходно с движением извивающегося червя.

Положение С. Г. Навашина о самостоятельной подвижности мужских гамет сразу же встретило возражения. Страсбургер на основании своих наблюдений на живом утверждал, что движение спермиев пассивно: по его данным, второй спермий, попав в толстый тяз протоплазмы, ведущий к вторичному ядру, пассивно переносится к последнему течением протоплазмы. Страсбургера поддержал его ученик, крупный исследователь Кернике [11].

С. Г. Навашин отвечает своим противникам лишь в 1909 году в специальной статье, посвященной этому вопросу. Видно, однако, что вопрос о способе передвижения спермиев продолжал занимать ученого в течение всего этого периода. Так, в одной из опубликованных за это время статей, говоря о своих будущих исследованиях, он замечает, что вопрос о способности к самостоятельному движению мужских гамет представляется ему «вне сомнения» [7].

В сообщении, специально посвященном обсуждению положения о самостоятельной подвижности мужских половых ядер у некоторых представителей покрытосеменных растений, ученый приводит ряд рисунков, на которых запечатлены моменты оплодотворения, исключительно редко попадающиеся на препаратах из-за своей кратковременности. Они, однако, проливают свет на ход этого процесса. Анализ этих данных показывает, что гипотеза пассивного движения не может объяснить существенные особенности начала оплодотворения. 1. Каким образом спермии, попавшие в зародышевый мешок из излившегося содержимого пыльцевой трубки и лежащие там рядом с мертвыми зернами и глыбками, освобождаются от вязкой массы, их обволакивающей, и переходят в протоплазму зародышевого мешка, в то время как мертвые зерна и глыбки остаются там, куда они попали в момент излияния? 2. Каким способом при пассивности и неподвижности гамет осуществляется их разлучение и движение к со-

ответствующим женским ядрам? Всем этим явлениям может дать объяснение только самостоятельная подвижность спермиев.

Ученый останавливается здесь и на форме этого активного движения. Новые наблюдения свидетельствуют о том, что оно может быть у разных покрытосеменных чрезвычайно, сверлящим и даже напоминающим движение зооспор.

Закljučая статью, С. Г. Навашин пишет, что он далек от мысли считать вопрос окончательно решенным и призывает к дальнейшему исследованию столь сложного процесса на других, возможно более удобных объектах и при применении более совершенной методики [7].

Следующее сообщение Сергея Гавриловича, обсуждающее тот же вопрос, появляется много лет спустя—в 1927 г. Это сообщение показывает, что мысль о спермиях одной и той же пары не покидала ученого, у него зрела новая оценка открытого явления, зрели новые идеи. Он называет поведение спермиев в двойном оплодотворении «существеннейшим моментом этого своеобразного процесса» [7] и указывает, что именно этот момент остается до последнего времени наиболее загадочным в двойном оплодотворении. Сергей Гаврилович квалифицирует как слабые все сделанные до сих пор попытки изучения и толкования этого явления, в том числе и свою собственную. Хотя ученый, как и раньше, отмечает, что механические двигатели (течения протоплазмы) не могут обеспечить событий, происходящих в зародышевом мешке покрытосеменных, он, однако, почти не останавливается на обсуждении способа движения спермиев или форм этого движения, он ставит вопрос о причине разного поведения мужских половых ядер. Эту причину он видит в природе каждого из пар ядер, мужских и женских. Он пишет: «причина, по которой один спермий поступает в яйцо, а другой в смежную полость зародышевого мешка, состоит в том, что *спермии одной и той же пары неодинаковы, 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» [7]. С каким спокойствием, просто и ясно формулирует С. Г. Навашин это положение, идущее вразрез с мировой наукой. Он знает об этом и тут же предупреждает читателя о том, что деление материнского ядра, подобное обсуждаемому, до сих пор принято было считать эквационным. Но его не тревожит конфликт с общепринятой теорией: он убежден, что его вывод соответствует истине.

Ученый ищет внешних проявлений различия природы каждого из пары спермиев. Он сообщает, что из личных наблюдений он мог отметить лишь то, что спермий, оплодотворяющий яйцеклетку, окрашивается бледнее и выглядит поэтому более рыхлым, чем второй спермий, слившийся с полярным ядром. Однако, подыскивая данные из чужих исследований, ученый натолкнулся на поразительный факт, очень четко характеризующий каждую из мужских гамет в паре. Это наблюдение было сделано на самых крупных из известных спермиев—на спермиях саговников—*Cycadaceae*. Как известно, у этой группы голосеменных существуют настоящие органеллы движения—реснички, которые расположены пучками по спирали. Крупный американский исследователь Чемберлен указывает, что пучки ресничек у одного спермия лежат на спирали по ходу часовой стрелки, у второго из пары—в обратном направлении. С. Г. Навашин делает также анализ работ японских ученых, описавших мужские гаметы гинкго, также обладающие ресничками. Рисунок из классической работы Хиразе, изображающий два спермия, лежащие еще в антеридиальной клетке, убеждает его в том, что и гинкго оброты спирали у каждого из спермиев идут в противоположном направлении. Большой интерес представляют данные, заимствованные из работ классика отечественной эмбриологии Беляева [12] по исследованию антеридиев и антерозоидов у разноспоровых плауновых. В тексте его труда не затрагивается разбираемый вопрос, что исключает всякое предположение предвзятой мысли. Рисунки поэтому должны быть выполнены с натуры «со всегдашней точностью, свойственной его автору», как говорит С. Г. Навашин [7]. Сергей Гаврилович особо отмечает два рисунка, где спермии лежат рядом в материнской клетке. Несмотря на мелкость рисунка, хорошо видно, что два спермия в каждой антеридиальной клетке скручены в противоположном направлении.

Еще раз в 1929 году, в последнем в своей жизни докладе, напечатанном уже по-смертно [13]*, возвращается ученый к тревожащему его вопросу о разнокачественности спермиев одной пары и придает ему еще более общее звучание. Он говорит теперь не о спермиях и женских клетках, а о клетках вообще. Он пишет: «... между наиболее близкими генетически клетками реально не существует полного сходства, тем более тождества» (стр. 230). И в другом месте: «Кажущее тождество двух тел всегда иллюзия, порождаемая невозможностью вполне точного сравнения» (стр. 227).

Около полувека прошло с тех пор, как С. Г. Навашин дал свою последнюю формулировку объяснению разного поведения спермиев одной и той же пары, показав, что оно является следствием различной природы любых сестринских клеток, выходящих из митоза. Это его положение сразу не вызвало отклика: как и раньше, в научной печати продолжали появляться данные, которые не укладывались в общепринятую теорию, но это не осознавалось учеными. Старые воззрения пока еще уживались с противоречащими им фактами. Однако накопленным путем исследований на живом и фиксированном материале, при помощи оптического и электронного микроскопов, а также спектрофотометрических данных, идущих вразрез с существующей теорией, становится все больше [14—23].

Несмотря на это, лишь в киевской школе эмбриологов, основанной С. Г. Навашиным, его имя упоминается, а его учение развивается и дополняется [24—26].

Напор фактов, ломающих старые традиции, становится наконец таким, что их уже нельзя замалчивать, их надо признать и объяснить. Такое признание сделано в широко известной книге американского ученого Мэззия [27]. Мэззия пишет, что наравне с симметричным митозом существует и асимметричный как вполне нормальное явление. Асимметричный митоз имеет для дифференциации клеток чрезвычайно важное значение. Однако для Навашина симметричный митоз не существует, он полагает, что клетки, выходящие из деления, всегда различны, а их сходство—иллюзия, порождаемая невозможностью вполне точного сравнения.

Не забыто в науке и положение С. Г. Навашина о самостоятельной подвижности мужских гамет в зародышевом мешке покрытосеменных. Вспыхнувшая сразу после его опубликования дискуссия продолжается [28—30]. Идеи С. Г. Навашина живут в науке и сейчас.

С теорией митоза тесно связано еще одно открытие С. Г. Навашина—открытие удивительной изменчивости формы хромосом в митозе. Это открытие описано в той же статье 1910 года, где впервые речь шла о дополнительной хромосоме у лилии мартагон.

С самого начала изучения митоза ученых поражал закономерный характер перемещения хромосом во время этого процесса, его пытались объяснить. Уже ранние наблюдатели обратили внимание на то, что с началом митоза в клетке появляется характерная ахроматиновая фигура—веретено. Еще Чистяков, открывший митоз, описал и изобразил на рисунках веретено, дав ему характерное название «штрихованная сфера» [31]. Было выяснено, что веретено появляется с началом деления клетки и исчезает с его окончанием. Возникают гипотезы, пытающиеся связать расхождение хромосом к полюсам с веретеном. Многие из них отпали, как не выдержавшие проверку временем. Наиболее жизнеспособной оказалась гипотеза тянущих нитей, известная с прошлого столетия [32]. Она излагалась в учебниках до последнего времени.

Изучая деление генеративной клетки в пыльцевой трубке лилии, С. Г. Навашин пришел к выводу, что сложные перемещения хромосом в этом процессе нельзя объяснить исходя из существующих гипотез, и высказал мысль о самостоятельной их подвижности. Он писал: «... в течение этого процесса (митоза— К. К.) форма хромосом, по крайней мере в иных случаях, так разнообразно изменчива, так различно они искривляются, сгибаются, скручиваются, что едва кажется возможным все эти движения объяснить тягою их волоконцами. Мне думается, что упомянутые изменения формы происходят благодаря самоподвижности хромосом» [7]. Сложные картины деления классического объекта—лилии мартагон—и в настоящее время дают материал для подтверждения гипотезы Навашина об активности перемещения хромосом в ми-

* С. Г. Навашин скончался 30 декабря 1930 г.

тозе. Мне удалось обнаружить, на том же классическом объекте, что в поздних аняфазах хромосомы выпрямляются и двигаются кончиком плеча вперед, а не центромерным участком, как это наблюдается обычно. Для данного объекта это не случайное, а постоянное, закономерное явление, оно никак не укладывается в гипотезу тянущих нитей [26].

Вывод С. Г. Навашина о самостоятельной подвижности хромосом, хотя и цитировался некоторыми авторами [33, 34], не привлек к себе достаточного внимания. Цитологическая техника, однако, продолжала совершенствоваться. Новые методы исследования—фазово-контрастная микрокиносъемка живых объектов, электронная микроскопия, поляризационная микроскопия—опосредствуя накопление новых фактов, позволили критически подойти к общепризнанной теории. Появились и новые гипотезы, но они имели лишь временное существование, как, например, гипотеза «опорного тела» Белара [35]. Совершенствовалась и сама гипотеза тянущих нитей и стойко продолжала сохранять свое место на страницах учебников и руководств. Следует все же отметить, что критика была очень серьезной, особенно на основании фактов, добытых при помощи микрокиносъемки живых объектов и поляризационной микроскопии [36, 37]. Гипотеза тянущих нитей основывается на допущении, что полярные концы нитей веретена прикреплены к стенкам клеток [32]. Фазово-контрастная микрокиносъемка живых делящихся клеток, наблюдения при помощи поляризационного микроскопа позволили установить, что концы нитей свободны и совершают движения, которые Байер сравнивает с движениями питчатых водорослей в свободном токе воды: Байер и Инге, кроме того, рассчитали, что нити веретена сокращаются медленнее, чем перемещаются хромосомы [37]. Авторы полагают, что данных для построения общей теории митоза еще нет, можно лишь предлагать рабочие гипотезы. Такой рабочей гипотезой авторы считают предложенную ими на основании своих результатов исследований гипотезу активности кинетохора [37]. Установлено также активное движение и некоторых других участков хромосом.

Таким образом, новые данные, добытые усовершенствованными методами исследования, показывают, что движение хромосом в митозе нельзя понять, не признавая так или иначе их активного перемещения,—вывод, к которому пришел С. Г. Навашин еще в 1910 году.

Все изложенное показывает, как богата была научная жизнь С. Г. Навашина. Какие особенности дарования ученого обусловили такое глубокое проникновение в суть наблюдаемых явлений, несмотря на всю их необычность? Что именно в его творчестве способствовало той четкости и спокойной уверенности, с какими он описывал свои открытия? И, наконец, как объяснить такую живучесть его идеи в науке?

Часто говорят, что у Сергея Гавриловича было исключительно острое зрение, что он обладал необыкновенной наблюдательностью.

Процесс зрительного мышления достиг у С. Г. Навашина высокого совершенства. Отсюда четкость и спокойная уверенность в описании наблюдаемых явлений. Отправным пунктом в творчестве Сергея Гавриловича всегда был совершенный зрительный образ, дающий начало размышлениям, длящимся иногда всю жизнь.

С этими особенностями творчества С. Г. Навашина несомненно связана высокая требовательность к качеству препарата. Он не мог мириться с несовершенством препарата, который ему надо было изучать. Он блестяще владел техникой изготовления препаратов и всегда выполнял эту работу сам.

Препараты С. Г. Навашина со стадиями деления генеративной клетки, описанные в работе 1910 г., считаются и по сей день образцом цитологического мастерства. Чтобы полюбоваться ими, крупные ученые, наши и зарубежные, приезжали в лабораторию киевского ученого, а более молодые оставались поучиться у него [8].

Таким был С. Г. Навашин—наш учитель.

«Все, что он делал, было прекрасно, прекрасны его коллекции, прекрасны его препараты, прекрасны его рисунки, прекрасны его работы, прекрасны его открытия»,—писал о нем Финн [8].

Прекрасны идеи С. Г. Навашина, немеркнущим светом озаряющие и сейчас наши творческие искания.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Кострюкова К. Ю. Биологический журнал Армении, 27, 1, 1974
2. Кострюкова К. Ю. Биологический журнал Армении, 21, 2, 1968
3. Навашин С. Г. Журн. русск. бот. об-ва, 13, 1—2, 1928.
4. *Gulgnard L.* Annales des sciences naturelles. Botanique serie, 14, 1891.
5. Белоконь И. П. 36. Ботаничні сади вузів УРСР науки і народному господарству, Київ, 1974.
6. Беляев В. И. Дневник X съезда русских естествоиспытателей и врачей. Протокол секции ботаники. Киев, 1898.
7. Навашин С. Г. Избр. тр. 1, М.—Л., 1951.
8. Финн В. В. Изв. АН СССР, 7 серия, Отделение математических и естественных наук, 7, 1931.
9. Финн В. В. Природа, 9, 1948.
10. *Guilliermond A., Mangelot G., Plantefol L.* Traité de cytologie végétale. Paris, 1933.
11. *Koernicke E.* Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, 21, 1, 1903.
12. Беляев Вл. Антеридии и антерозоиды разноспоровых плауновых. Дисс. М., 1885.
13. Навашин С. Г. Биологический журнал, 5, 2, 1936.
14. Кострюкова К. Ю. Сов. бот., 15, 6, 1947.
15. Бенецкая Г. К., Мовсисян С. Н., Тоня Ц. Р. Изв. АрмССР (биол. и с/х науки), 4, 5, 1951.
16. *Rodkiewlez B.* Acta societatis botanicorum Poloniae, 29, 2, 1960.
17. *Rodkiewlez B., Kadej A.* Folia societatis scientiarum lublensis, 16, biol. 1, 1974.
18. Родкевич Б., Бэднара И., Снежко Р. Бот. журн., 61, 7, 1976.
19. *Avers C.* American journal of Botany, 50, 2, 1963.
20. *Larson D.* Nature, 200, 4909, 1963.
21. Белоконь И. П. Автореф. докт. дисс., Киев, 1968.
22. Чеботарь А. А. Эмбриология кукурузы, Кишинев, 1972.
23. Демченко Н. П. Бот. журн., 60, 2, 1975.
24. Кострюкова К. Ю. Некоторые философские вопросы медицины и естествознания. Киев, 1957.
25. Кострюкова К. Ю. Сб. Мат. Всесоюзн. симп. по эмбриологии растений Киев, 1968.
26. Кострюкова К. Ю. Сб. Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев, 1973.
27. Мэзия Д. Митоз и физиология клеточного деления. М., 1963.
28. Кострюкова К. Ю., Бенецкая Г. К. Изв. АН АрмССР (биол. и с/х науки), 11, 9, 1958.
29. Кострюкова К. Ю. Сб. Морфогенез растений. М., 1961.
30. Навашин М. С., Макушенко Л. М., Болховских З. В. Сб. IV совещание эмбриологов растений. Тез. докл., М.—Л., 1963.
31. Чистяков И. Сб. Русские классики морфологии растений, кн. 12, М.—Л., Впервые напечатано в 1974 г., 1923.
32. *Strasburger E.* Über Kern- und Zellteilung in Pflanzreich nebst einer Anlag über Bifruchtung. Jena, 1888.
33. *Copper D. C.* Botanical Gasette, 98, 1, 1936.
34. *Dangeard R.* Cytologie végétale et cytologie générale. Ed. Lechevalier. Paris, 1947.
35. Белар. Цитологические основы наследственности. М.—Л., 1934.
36. *Bajer A. Östergren G.* Hereditas, 47, 3—4, 1961.
37. Байер А., Моле-Байер А. Журн общей биол., 24, 4, 1963.