

УДК 581 4/8  
ББК 28.52  
В74

Редакционная коллегия: *Г. М. Борисовская,*  
*А. А. Паутов* (отв. редактор),  
*М. А. Романова*

Рецензенты: д-р биол. наук *Н. П. Виттоцкий*  
(СПбГУ), д-р биол. наук *Е. А. Мирославова*  
(Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН)

*Печатается по постановлению*  
*Редакционно-издательского совета*  
*С.-Петербургского государственного университета*

**Вопросы сравнительной и экологической анатомии  
В74 растений:** Сб. статей / Под ред. А. А. Паутова. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2003. — 220 с. (Труды Биол. НИИ СПбГУ; Вып. 50)

ISBN 5-288-02864-8

Сборник посвящен памяти выдающегося анатома растений профессора В. К. Василевской (1912–1982). Открывает его статья о становлении и современном состоянии школы структурной ботаники С.-Петербургского — Ленинградского университета. Вошедшие в сборник работы учеников и последователей В. К. Василевской рассматривают пути структурной адаптации высших растений к различным условиям среды, обсуждают закономерности происходящих при этом преобразований систем тканей, анализируют морфогенез побегов и побеговых систем, содержат новые данные по анатомии представителей сложных в таксономическом отношении групп Angiospermae.

Сборник предназначен для специалистов, работающих в области сравнительной и экологической анатомии растений, систематики, теории эволюции, историографии науки.

ББК 28.52

ISBN 5-288-02864-8

© Издательство С.-Петербургского  
университета, 2003

## СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА В САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОМ — ЛЕНИНГРАДСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

А. А. ПАУТОВ, Г. М. БОРИСОВСКАЯ, М. П. БАРАНОВ

*С.-Петербургский государственный университет*

В 1999 г. С.-Петербургский — Ленинградский государственный университет отметил 275 лет со дня своего основания. За прошедшие десятилетия в его стенах сложился целый ряд оригинальных научных школ. Одна из них — школа анатомии растений. Ее становлению и современному состоянию посвящена данная статья.

Начало преподавания анатомии растений в университете связано с именем И. О. Шиховского, который возглавил ботаническую кафедру в 1823 году. Среди читаемых им курсов органогRAFия растений. Поскольку научные интересы И. О. Шиховского были в первую очередь связаны с систематикой и флористикой, то анатомия привлекала его как метод систематики. После смерти И. О. Шиховского (1853) чтение курса было продолжено новым руководителем кафедры Л. С. Ценковским, выпускником этой кафедры. В 1861 г. Л. С. Ценковский в связи с состоянием здоровья покидает Петербург и уезжает на юг. Там он продолжает свою деятельность в качестве профессора Новороссийского (Одесского) университета.

В этот период в Петербургском университете происходит разделение ботанической кафедры. Кафедру с морфолого-систематическим направлением возглавил А. Н. Бекетов, с физиологическим — А. С. Фаминцын. Такое разделение, безусловно, отражает специализацию, происходившую в научных исследованиях. Приблизительно в это время в университете завершился первый этап становления анатомии растений, когда преподавание велось главным образом на основании иностранных литературных источников. Так, например, Л. С. Ценковский читал органогРАФИЮ по Шахту и Гофмайстеру. В первой половине XIX в. в мировой научной литературе появились многочисленные работы и целые сводки по анатомии растений. Они переводились на русский язык и активно использовались

© А. А. Паутов, Г. М. Борисовская, М. П. Баранов, 2003

в преподавании. Достаточно сказать, что А. Н. Бекетов с 1860-го по 1880-й годы перевел 10 больших книг, в том числе и объемный труд Де Бари «Сравнительная анатомия».

После разделения кафедры анатомические исследования сосредоточились главным образом на кафедре анатомии и физиологии растений. Их возглавил А. С. Фаминцын, ученик Л. С. Ценковского. С 70-х гг. основными объектами его исследований стали высшие растения. Здесь принципиально важно подчеркнуть использованные им подходы. Во-первых, изучение растений охватывало различные уровни их организации: организм в целом, его органы, слагающие их ткани и, наконец, отдельные клетки. Во-вторых, исследовались не только сформированные структуры, но и их становление в процессе развития. В-третьих, для выявления общих закономерностей в качестве модельных объектов А. С. Фаминцын использовал далекие в систематическом отношении виды, относящиеся к различным жизненным формам. В-четвертых, он пытался связать структурные изменения с физиологическим состоянием растений. Столь разносторонние подходы позволили ему получить ряд качественно новых данных. Так, А. С. Фаминцын внес принципиальные коррективы в имевшиеся представления о способе заложения почек у голосеменных и цветковых растений. Он опроверг мнение Л. Кни и Е. Варминга, считавших, что пазушная почка образуется из тканей кроющего листа. По А. С. Фаминцыну, зачаток пазушной почки возникает из тканей стеблевой части верхушки побега. Пазушные почки закладываются у разных видов на разном расстоянии от конуса нарастания, выше кроющего листа. У некоторых видов в процессе дальнейшего роста побегов они могут смещаться, меняя свое первоначальное пазушное положение.

Среди выпускников кафедры анатомии и физиологии растений нельзя не упомянуть таких блестящих анатомов, как О. А. Баранецкого, внесшего большой вклад в понимание дифференциации тканей в верхушке вегетативного побега цветковых растений, и И. П. Бородин — основателя Русского ботанического общества. И. П. Бородин возглавил кафедру в 1889 г. после перехода А. С. Фаминцына в Академию наук и совмещал эту работу до 1893 г. с заведованием кафедрой ботаники в Лесном институте.

Морфолого-анатомические исследования проводились в этот период и на другой ботанической кафедре, возглавляемой А. Н. Бекетовым. Особое место среди интересовавших его вопросов занимала проблема формообразования. По мнению А. Н. Бекетова,

решающая роль в этом процессе принадлежит окружающим условиям. В качестве доказательства данного положения он указывал на сходство в строении систематически далеких растений, находящихся в одинаковых условиях обитания. Однако формообразование, согласно А. Н. Бекетову, носит сложный характер. Хотя и можно выделить ведущие факторы среды, на растения действуют многообразные комбинации этих условий, которые к тому же претерпевают изменения в разное время года, разные месяцы, недели, часы суток. Тем самым он вскрывал исторический аспект данной проблемы. Каждая форма, по словам А. Н. Бекетова, есть продукт деятельности многих причин. Одни из них действовали лишь в прошлом, другие действовали в прошлом и продолжают действовать в настоящем, третьи оказывают свое влияние лишь в настоящем. Кроме условий среды важная роль в формообразовании принадлежит взаимному влиянию различных частей растения. Несомненным вкладом А. Н. Бекетова в морфологию растений является развитие им учения о филлотаксисе. Он считал, что листья, взаимно влияя друг на друга, закономерно располагаются на стебле таким образом, чтобы обеспечить их наименьшее затенение. Обращался А. Н. Бекетов и к проблеме распределения сосудисто-волокнистых пучков в стебле цветковых.

Приведенные примеры наглядно показывают, что во второй половине XIX в. в университете велась активнейшая исследовательская работа в области морфологии и анатомии растений, результатом чего явились многочисленные защиты диссертаций на степени магистра и доктора. Усилению научной работы способствовало и введение в 80-х гг. штатной ассистентуры. С этого момента профессора кафедр получили больше времени и возможностей для исследований. Их результаты, наряду с многочисленными сведениями из научной литературы, включались в учебный процесс.

Не удивительно, что в этот период вышел в свет целый ряд оригинальных отечественных учебников. Среди них «Курс ботаники для университетских слушателей: 1. Споровые и голосеменные (1862), 2. Однодольные (1871)», «Введение к общему курсу ботаники» (1878), «Учебник ботаники» (1880–1883) А. Н. Бекетова, «Анатомия и физиология растений» (1880), «Анатомия растений» (1881) А. С. Фаминцына, «Анатомия растений» И. П. Бородин. Следует особо отметить, что вопросам преподавания, причем преподавания на разных уровнях, и А. Н. Бекетов, и А. С. Фаминцын уделяли большое внимание. Один из примеров — «Руководство к система-

тическому изучению ботаники для школ и самообучения» (1868) А. Н. Бекетова, выдержавшее 4 издания.

К сожалению, в 1889 г. университет покинул А. С. Фаминцын, в 1893 И. П. Бородин, в 1896 г. ушел в отставку А. Н. Бекетов. Уехал в Киевский университет, где стал профессором кафедры физиологии растений, О. В. Баранецкий. В 1901 г. кафедра анатомии и физиологии растений была переименована в кафедру физиологии растений. Ее возглавил В. И. Палладин, основные научные интересы которого были связаны с биохимией дыхания и брожения. К анатомии растений обращались в дальнейшем на этой кафедре лишь эпизодически. И все-таки немало выпускников кафедры физиологии растений стали в дальнейшем анатомами растений.

Что касается кафедры А. Н. Бекетова, то здесь основное внимание было сосредоточено на вопросах систематики и географии высших растений. Данные направления продолжали развиваться в послереволюционные годы, когда к заведованию кафедрой в 1919 г. пришел В. Л. Комаров. Он читал общий курс ботаники (морфология растений с основами систематики), а также экологию растений.

О высоком уровне, на котором преподавалась в это время анатомия в университете, можно судить по учебнику «Введение в ботанику» В. Л. Комарова, вышедшему в 1949 году. «Введение», как известно, представляет собой курс лекций, который читал В. Л. Комаров в Ленинградском государственном университете и который был застенографирован в 1935 году. В нем представлены материалы по анатомии различных органов, главным образом, цветковых растений. «Введение в ботанику» органически связано с «Практическим курсом анатомии растений» В. Л. Комарова, выдержавшим с 1905-го по 1941-й годы 8 переизданий. Такое большое число переизданий, безусловно, свидетельствует о несомненных достоинствах «Практического курса». Он давал студентам прочные знания основ анатомической науки. Примечательно, однако, что практикум готовил не анатом. Не удивительно, что добрая половина рисунков в нем заимствована из работ Веттштейна, Ван-Тигема, Страсбургера, Визнера и других авторов, поскольку на кафедре в тот период не было сотрудников, углубленно занимавшихся анатомией. В стремлении преодолеть такой пробел В. Л. Комаров пригласил на кафедру специалистов-анатомов. В 1934 г. поступила в аспирантуру В. К. Василевская, с 1939 г. на кафедре работает О. Н. Радкевич. Им принадлежит решающая роль в становлении современной школы анатомов Ленинградского — С.-Петербургского университета.

Ольга Николаевна Радкевич окончила курсы Лохвицкой-Скалон в Петербурге, где преподавал В. Л. Комаров. Под его влиянием она увлеклась ботаникой. В 1916 г. О. Н. Радкевич сдала государственные экзамены при Петербургском университете, но еще с 1915 г. она проводила летнюю практику со студентами стебучовских курсов как ассистент В. Н. Сукачева. В 1917 г. она уехала в Узбекистан, где сначала учительствовала, а с 1920 г. по рекомендации В. Л. Комарова работала в Среднеазиатском государственном университете. В 1935 г. О. Н. Радкевич стала профессором кафедры географии и систематики растений.

Среднеазиатский университет в те годы являлся одним из центров экологических исследований, которые сыграли большую роль в развитии экологической анатомии растений. Здесь работали такие крупные ученые, как Д. Н. Кашкаров, П. А. Баранов, Е. П. Коровин, И. А. Райкова. Проводились многочисленные экспедиции и велись исследования на стационарах в Каракумах, Копетдаге, Каратау и на Памире.

В научных работах О. Н. Радкевич в области анатомии растений проявилась тесная связь вопросов теории и практики. Вот лишь несколько затронутых ею тем: морфология и анатомия корневых систем сорняков, анатомия риса в различных условиях полива, структурные изменения при заболевании хлопчатников, анатомия дубильных растений и каучуконосов и др. Она изучала строение горных и пустынных растений, анатомию подушкообразных растений, структурные процессы при партикуляции. За годы работы в Средней Азии О. Н. Радкевич накопила обширный материал по анатомическому строению растений разных систематических групп, экологических типов и жизненных форм.

После переезда в Ленинград и поступления на работу в ЛГУ О. Н. Радкевич подвела итоги многолетних исследований в монографии «О принципах развития проводящего аппарата растений», а затем в докторской диссертации. В них показана роль стелярной теории в формировании представлений об общей для всех растений структурной основе, в пределах которой развивается структурное разнообразие, вскрыты причины этого разнообразия. Одна из причин кроется, по мнению О. Н. Радкевич, в специфическом воздействии на стебель листьев и других развивающихся на нем структур. В период своего заложения лист обуславливает развитие в стебле прокамбия, а затем и проводящих пучков. В случае увеличения числа проводящих пучков, идущих от листьев, веток

или генеративных органов, возможно отклонение от типичной для двудольных растений эвстелы. Возникающая при этом полициклия обусловлена развитием дополнительных пучков в сердцевине оси. В свою очередь у видов разного систематического положения на фоне редукции листьев конвергентно выработался тип строения стебля, в котором проводящие пучки расположены в коре. Последние возникают вследствие того, что здесь вхождение пучков листового следа оказывается растянутым на несколько междоузлий. О. Н. Радкевич отказывается от бытовавшей тогда идеи, согласно которой сама афилльность возникает в результате «обрастания» стебля его листьями. Она отмечает, что в процессе роста лист стимулирует не только разрастание проводящих пучков, но и развитие тонкостенной паренхимы. Степень развития последней связана с продолжительностью роста листа. Уровень паренхиматизации стебля определяется и другими факторами: степенью разрастания междоузлия, соотношением продолжительности вегетативной и генеративной фаз развития растения.

О. Н. Радкевич приходит к выводу о необходимости принятия закона нисходящей дифференциации проводящих элементов: дифференциация проводящих пучков стебля совершается в нисходящем направлении в форме листовых и веточных следов. По ее мнению, этот закон — платформа для изучения разнообразия структурных форм. Он открывает возможность связать строение проводящего аппарата с внешней формой растений, а через нее — со средой.

О. Н. Радкевич читала общий курс «Морфология и анатомия растений», а также спецкурс «Сравнительная анатомия растений». Под ее руководством был защищен ряд кандидатских диссертаций, в которых получили дальнейшее развитие многие из идей, впервые сформулированных в собственных исследованиях О. Н. Радкевич. Среди ее учеников были В. К. Василевская, И. А. Козлова, Е. А. Кондратьева-Мельвил, М. К. Сахновская.

В послевоенные годы, наряду с кафедрой систематики растений, возглавляемой А. А. Гроссгеймом, выделилась руководимая О. Н. Радкевич самостоятельная кафедра анатомии растений. В таком качестве она просуществовала недолго, до 1948 года, когда вновь образовалась единая кафедра ботаники. Попытка выделения отдельной кафедры, безусловно, говорит о том, насколько прочно встала на ноги анатомия в стенах университета. Здесь проявился, кроме того, принципиальный взгляд на анатомию как самостоятельную науку со своими целями и задачами.

О. Н. Радкевич работала в ЛГУ до выхода в 1951 г. на пенсию. Ее труд на кафедре был продолжен учениками, прежде всего В. К. Василевской и Е. А. Кондратьевой-Мельвил, научные интересы которых нередко совпадали, о чем свидетельствуют их совместные публикации.

Вероника Казимировна Василевская была ближайшей ученицей и соратником О. Н. Радкевич. Начало ее научной деятельности связано со Среднеазиатским государственным университетом, где она училась с 1930-го по 1933-й годы и защитила диплом на кафедре биологии и морфологии растений. Еще в студенческие годы под влиянием О. Н. Радкевич у В. К. Василевской проявился четкий интерес к экологической морфологии и анатомии растений, в частности растений аридных областей. В 1933 г. выходит в свет ее первая научная публикация, выполненная совместно с О. Н. Радкевич, «Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы». Важно отметить, что уже в первых работах сформулированы методические принципы, которые получили развитие в последующие годы. Среди них: необходимость анализа адаптации ко всему комплексу экологических факторов, возможность приспособления к одним и тем же экстремальным условиям разными путями, проблема формирования адаптивной структуры в онтогенезе, необходимость учета при анализе современной ситуации исторического фактора.

В 1934 г. В. К. Василевская поступила в аспирантуру при Ленинградском университете. Под руководством В. Л. Комарова она продолжила анатомо-экологические исследования пустынных растений. В период обучения в аспирантуре В. К. Василевская начала работать на основе среднеазиатских материалов и в области сравнительной анатомии (одна из работ — «Значение анатомических признаков в чешуе лукович среднеазиатских тюльпанов для их систематики»). В это же время, в ходе изучения регенерации у одуванчика, В. К. Василевская обратилась к проблеме целостности растительного организма, корреляциям, проявляющимся при формировании органов и тканей. В дальнейшем корреляции будут рассматриваться на самых разных объектах, при решении различных вопросов. В 1962 г. выйдет обширная статья «О некоторых корреляциях в строении растений».

Таким образом, уже в годы обучения в аспирантуре В. К. Василевская проявила себя как очень разносторонний исследователь. Но ее занимали и методические проблемы, о чем свидетельствует

важная в этом отношении работа «О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений» (1938).

В 1938 г. В. К. Василевская защитила кандидатскую диссертацию на тему «Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии», материалы которой почти полностью были опубликованы в 1940 г. в «Ученых записках ЛГУ». На основе сопоставления примерно 240 видов, произрастающих в пустынях различного экологического режима, выявлены основные формы ксероморфоза, обусловленные, с одной стороны, различным сочетанием факторов среды, а с другой — систематическим положением растений.

После защиты кандидатской диссертации В. К. Василевская осталась работать на кафедре систематики и морфологии растений в должности ассистента в коллективе таких крупных ботаников, как В. Л. Комаров, В. С. Порецкий, С. В. Юзепчук, Б. К. Шишкин, Н. Н. Наумов, О. Н. Радкевич, что, конечно же, оказало большое влияние на формирование ее не только как ученого, но и педагога.

В годы Великой Отечественной войны, когда ЛГУ был в эвакуации в Саратове, В. К. Василевская работала в Туркмении на плодово-овощной станции ВИР в Кара-Кала. Параллельно с чисто технической работой она продолжила исследования по воздействию аридных условий на формирование анатомической структуры растений. В этих исследованиях основное внимание было обращено на строение листа — органа, наиболее показательного при экологических исследованиях. Изучались типичные ксерофиты Среднеазиатских пустынь. Их строение сравнивалось со строением мезофитов, анализировалось его изменение под влиянием географического распространения и введения в культуру.

Несмотря на трудные условия военного времени, В. К. Василевская поступила в докторантуру к академику Б. А. Келлеру, в те годы председателю Туркменского филиала АН СССР. В 1945 г. она возвращается в Ленинград, где в 1950 г. защищает докторскую диссертацию. Ее материалы составили монографию «Формирование листа засухоустойчивых растений» (1954), в которой В. К. Василевская сформулировала принципы эколого-анатомических исследований. Эти принципы плодотворно используют и развивают ее ученики и последователи.

В. К. Василевская одной из первых начала проводить эколого-анатомические исследования в процессе развития растений. Она неоднократно указывала, что трактовка внутренней структуры ксе-

рофитов, их отдельных анатомических признаков как результат прямого приспособления к конкретным условиям среды является упрощенным и часто неверным. Причины разных путей адаптивной эволюции в ходе формирования видов надо искать на стыке морфологии, систематики, геоботаники, географии растений. При видообразовании идет отбор наиболее адаптивного типа онтогенеза. Структурные изменения, которые оцениваются у дефинитивных форм, — результат изменений морфогенеза, которые могут затрагивать самые ранние его этапы. При исследовании анатомического строения проростков двудольных В. К. Василевской были выявлены древние (анцестральные) признаки формирования проводящей системы.

В. К. Василевская уделяла пристальное внимание проблеме жизненных форм у высших растений. Посвященные биоморфам публикации начинают выходить в свет с 1945 года. В них показано, что анализ анатомического строения не только помогает классифицировать жизненные формы, но и освещает пути их эволюции в отдельных таксонах.

В разные годы В. К. Василевская читала курсы «Морфология и анатомия растений», «Экологическая анатомия растений», «Сравнительная анатомия растений», «Онтогенетический метод в анатомии растений».

Еще один яркий представитель этого поколения исследователей — Е. А. Кондратьева-Мельвиль. Она закончила биологический факультет ЛГУ в 1929 г. и первоначально ее научные интересы лежали в далекой от анатомии области — фитоценологии. Заниматься же анатомией растений она начала только в конце 40-х гг. у О. Н. Радкевич. В 1950 г. в Трудах ЛОЕ была опубликована ее первая работа по анатомии «Структурные процессы, происходящие при выщипывании веток у томатов». Уже в этой статье, а затем в кандидатской диссертации рассматривается проблема, к которой Е. А. Кондратьева-Мельвиль будет возвращаться в своих последующих публикациях — выявление морфогенетических связей между органами и тканями развивающегося растения. Экспериментально, путем удаления листьев, почек и побегов, находящихся на разных стадиях развития, был установлен ряд интересных закономерностей. Показано, в частности, что степень структурных изменений в проводящих пучках и распространение их в стебле определяется, прежде всего, возрастом удаляемого органа, его природой (почка, ветка или лист) и зависит от особенностей контакта проводя-

щих пучков ветки и листа у разных растений. Например, выщипывание листового зачатка на ранней фазе его роста сопровождается дегенерацией его листового следа, вплоть до полного недоразвития. При этом задерживается рост пазушной почки, поскольку в норме она трогаётся в рост, когда листовые следы уже сформированы. Питание почки в начале ее роста происходит в значительной степени за счет листа. Задержка в развитии почки тем более выражена, чем теснее структурные связи между листом и его пазушной почкой. Если же пучки ветки не причленяются к пучкам листа, то этой зависимости нет. Чем старше удаляемый лист, тем слабее влияние операции на его проводящие ткани. Следствием удаления взрослого листа является усиление роста пазушной почки, так как листовая след удаленного листа не отмирает, а переключается на обслуживание органов, с пучками которых он контактирует.

Е. А. Кондратьевой-Мельвиль рассмотрена целая серия подобных комбинаций. Изучив проводящий аппарат в его динамике — от семян до взрослого растения, она заключает, что между его звеньями, формирующимися по мере роста растения, создается глубокое взаимодействие, которое обуславливает взаимосвязь в росте органов.

Е. А. Кондратьева-Мельвиль занималась и древесными растениями. В частности, вышла в свет целая серия статей, посвященных проросткам таких древесных, как *Quercus robur*, *Caragana arborescens*, *Acer platanoides*. Постепенно она сосредоточивает основное внимание на однолетних двудольных растениях. Венцом этой работы явились две монографии: «Закономерности развития структуры проростков травянистых двудольных» (1969) и «Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения» (1979).

Глубокое знание проблемы, накопленные в ходе многолетних исследований новые данные позволили Е. А. Кондратьевой-Мельвиль подготовить для студентов оригинальный спецкурс «Морфологическое и анатомическое строение в онтогенезе однолетнего двудольного растения».

Важным этапом в развитии анатомической науки на кафедре явилось создание в Биологическом научно-исследовательском институте ЛГУ по инициативе В. К. Василевской группы анатомии растений, позднее преобразованной в лабораторию высших растений. Долгие годы лабораторией руководил Б. Р. Васильев. В настоящее время ее возглавляет А. А. Паутов.

Основное направление научных исследований сотрудников лаборатории и кафедры, работающих по единой научной программе, — разработка вопросов формирования адаптивной структуры растений в онто- и филогенезе. В рамках данного направления изучаются пути и механизмы структурной адаптации сосудистых растений к различным условиям среды. Присоединение в 1977 г. к лаборатории группы биометрии, возглавляемой Н. С. Ростовской, на следствии идей проф. П. В. Терентьева, определило широкое применение математических методов анализа данных. Этот подход дал возможность получить ряд качественно новых результатов. Так, при сопоставлении строения листьев древесных растений различных климатических зон обнаружилось корреляции между структурными особенностями и конкретными климатическими факторами. Полученные результаты позволили выдвинуть гипотезу об анцестральном типе строения листа древесных двудольных и на основе уравнений линейной регрессии оценить климатические условия, в которых могло происходить его становление.

Вместе с этим показано, что структурные преобразования того или иного органа растений носят в эволюции не случайный и равновероятный для всех его признаков характер. Установлено, что системная организация живых организмов и тканей устроена таким образом, что в ней, наряду с признаками, демонстрирующими повышенную склонность к изменению, выделяются показатели, которые оказываются практически безучастными к варьированию как условий внешней среды, так и остальных признаков. Наличие подобных консервативных структур ограничивает число возможных путей преобразования органа, чем и объясняются случаи упорного сохранения отдельными видами черт строения, не свойственных окружающим их представителям той или иной эколого-географической зоны. Выявлены некоторые из возможных механизмов преодоления в эволюции таких ограничений.

В проводимых в настоящее время исследованиях по онто- и филогенезу затронут широкий спектр вопросов. Вот только некоторые из них.

Изучается полиморфизм метамеров разного уровня в пределах растений из различных семейств цветковых растений (*Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Magnoliaceae*, *Apiaceae*, *Salicaceae* и др.) и, в частности, связь гетерофиллии с ритмом развития и типом нарастания побегов. Обсуждается адаптивная ценность полиморфизма метамеров. Показано, что вопреки сложившимся представлениям у

растений при перестройке структуры кроны имеют место, как и в животном мире, все формы гетерохронии (прогенез, неотения, акселерация и гиперморфоз). На примере ряда представителей отделов *Polypodiophyta* и *Anthophyta* продолжается изучение строения апикальной меристемы побега, заложения в ней боковых органов, дифференциации постоянных тканей стебля. Установлено, что формирование почечных чешуй, катафиллов или листьев срединной формации связано с изменением цитологической зональности конуса нарастания, а изменение объема закладывающегося на конусе нарастания примордия оказывает существенное влияние на изменение параметров роста листа. Продолжает развиваться теория филлотаксиса. Предложена концепция секториальной организации апикальной меристемы. Сделан вывод, что закономерность листорасположения направлена прежде всего на формирование в пределах годичного побега таких морфофизиологических связей, которые бы обеспечивали оптимальный транспорт ассимилятов к молодым, гетеротрофно питающимся зачаткам от уже сформированных листьев.

Традиционное направление Школы — изучение морфогенеза побега и морфологических корреляций в росте его органов продолжается на примере папоротников. Выявлен ряд закономерностей в формировании их стелы: сердцевина и прокамбий дифференцируются из апикальной меристемы автономно, а образование паренхимных лакун связано с нижележащими листьями. Установлена связь ширины сердцевины и коры с особенностями зональности апикальной меристемы, а также с морфологией побега. Найдены доказательства дихотомического характера ветвления папоротников. Показана ценность метамерного подхода для характеристики жизненных форм папоротников. Отмечено, что элементарный метамер папоротников принципиально отличается от метамера семенных растений: в его составе нет почки, но есть придаточный корень, закономерно образующийся в апикальной меристеме одновременно с заложением листа; с ростом листа коррелирует рост вышележащего междоузлия. Всестороннее изучение закономерностей развития побега папоротников как переходной группы к семенным растениям способствует формированию представления о становлении побега в морфологической эволюции высших растений.

Значительное внимание уделяется исследованию корня (на примере придаточных корней травянистых двудольных). Установлена связь их заложения с особенностями развития надземной части рас-

тения. Показана возможность возникновения придаточных корней в различных меристематических тканях корневища и обнаружено, что придаточный корень вдоль его продольной оси структурно неоднороден.

На примере семейства повиликовых проводится изучение морфолого-анатомических элементов специализации цветковых растений к паразитическому образу жизни. Высказано мнение, что гаустория повиликовых является структурой ограниченного роста, не имеющей корневого происхождения. Решающее значение для ее успешного проникновения в стебель хозяина имеет анатомическое строение последнего.

Продолжаются эколого-анатомические исследования развивающихся частей цветковых растений. Показано, что продолжительный рост почечных чешуй в период скрытого роста обуславливает дифференциацию широкого кольца вторичных тканей у основания почки. Таким образом, адаптивное значение почечных чешуй состоит не только в защите эмбриональных органов и меристемы, но и в том, что они стимулируют развитие кольца ксилемы, которая связывает проводящую систему дочерней почки с материнским побегом и обеспечивает трогающийся в рост побег широким кольцом проводящих тканей.

С позиций структурных адаптаций ювенильных тканей рассмотрена возможность возникновения гиподермы в листьях цветковых растений и сделан вывод, что у зачатков листьев, не имеющих достаточно сформированных покровов, защитную функцию компенсаторно берет на себя гиподерма, предохраняющая листья от обезвоживания. Депонирование воды в гиподермальных клетках происходит, прежде всего, благодаря накоплению в них в результате автотитических процессов осмотически активных веществ. По мере развития листа гиподермальные слои клеток обычно дифференцируются в хлоренхиму, переключаются на выполнение фотосинтеза. Но в специфических местах обитания, например при напряженном водном режиме в аридных условиях, данная ювенильная ткань может сохраняться в дефинитивном листе, где продолжает выполнять водозапасающую и другие специфические функции.

Большое внимание уделяется разработке новых методов исследования. Предложены, в частности, получившие признание методы математического анализа роста органов растения, которые позволяют оценить скорость роста в любой момент времени, рассчитать продолжительность всех его фаз и т. д.

Это лишь часть вопросов, решением которых занимаются анатомы растений университета. Они, однако, позволяют заключить, что основной проблемой в этих исследованиях является проблема формообразования в широком смысле. При этом, с одной стороны, оценивается роль в формообразовании условий среды, а с другой — роль системной организации организма, а именно — корреляций разного типа, которые сами выступают в качестве направляющего фактора эволюции. И здесь нельзя не отметить тот факт, что эта же проблема и именно в этом ключе занимала А. Н. Бекетова. Совпадение оказывается еще более полным, если вспомнить, что А. Н. Бекетова интересовали и такие более частные вопросы, которыми занимаются на кафедре, как листорасположение и строение проводящей системы стебля. Иными словами, истоки современной школы анатомов растений С.-Петербургского госуниверситета несомненно связаны с именем А. Н. Бекетова. Большую роль в обеспечении преемственности и дальнейшего развития научных интересов своего учителя сыграл В. Л. Комаров. Становлению же школы в ее современном виде мы обязаны О. Н. Радкевич и, конечно же, В. К. Василевской. Почти 50 лет ее жизни были связаны с университетом, она воспитала много учеников, которые работают не только в университете, но и в других ботанических организациях, в том числе за пределами России. Всего же кафедру закончило более 130 анатомов. 10 воспитанников школы стали докторами наук.

Полным ходом идет учебный процесс и в наши дни. Силами анатомов университета читаются общий курс лекций «Морфология и анатомия растений», базовые курсы бакалавриата «Экологическая анатомия растений», «Введение в эволюционную морфологию и анатомию», «Развитие структуры в онтогенезе растения», а также спецкурсы магистратуры «Жизненные формы растений», «Морфология генеративного побега», «Организация и трансформация биологических систем организменного уровня у высших растений», «Практикум по микротехнике», «Сравнительная анатомия однодольных и двудольных растений», «Спецглавы по морфогенезу высших растений», «Структурные изменения растений под влиянием антропогенных воздействий» и др.

Мы всегда работали в тесном контакте с коллегами из других ботанических учреждений города и страны. Прежде всего, конечно, с коллегами из Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Это сотрудничество выражается не только в совместных научных исследованиях, но и в активном участии биновцев в учебном про-

цессе. Ими подготовлен ряд курсов, которые слушают студенты нашей кафедры: «Сравнительная гистология и цитология животных и растений», «Ультраструктура растений в экстремальных условиях».

В заключение назовем имена анатомов, работавших и работающих на кафедре ботаники С.-Петербургского — Ленинградского госуниверситета: О. Н. Радкевич, В. К. Василевская, Е. А. Кондратьева-Мельвиль, И. С. Антонова, М. П. Баранов, Г. М. Борисовская, Б. Р. Васильев, В. А. Васильева, Г. В. Васильева, Л. Е. Водолазский, В. П. Воюшина, Н. И. Гольцова, М. К. Грушвицкая (Сахновская), А. В. Жук, С. Ф. Захаревич, Н. М. Иванова, Е. П. Карева, А. Н. Мельникова, Е. Г. Новожилова, А. А. Паутов, Л. П. Подольная, К. Ф. Полеговая, М. А. Романова, А. В. Степанова. Все они внесли и вносят посильный вклад в то, чтобы школа морфологии и анатомии растений, основы которой были заложены А. Н. Бекетовым почти полтора столетия назад, успешно развивалась.

#### Список опубликованных работ В. К. Василевской

1933. Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы // Тр. по прикл. бот. Т. 1, № 1. С. 48–88 (совместно с О. Н. Радкевич).
- Развитие древесины кустарников и деревьев песчаной пустыни Кара-Кумы // Там же. Т. 1, № 1. С. 231–260.
1936. Значение анатомических признаков в чешуе лукович среднеазиатских тюльпанов для их систематики // Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Сер. 8в, ботаника. № 33. С. 1–84.
1937. Структурные закономерности при регенерации одуванчика // Бот. журн. СССР. Т. 22, № 1. С. 52–71.
1938. Аристиды, их распространение в СССР. Культура и анатомия корней в связи с использованием для щеточного производства // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Т. 5, № 1. С. 55–78 (совместно с М. П. Петровым).
- О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений // Бот. журн. СССР. Т. 23, № 4. С. 304–320.
1939. Систематические признаки в строении луковичы у видов рода *Allium* L. // Президенту Академии наук академику В. Л. Комарову. М. С. 174–190.
1940. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Т. 14, № 62. С. 48–158.



Изменение в строении листа и ствола плодовых Копет-Дага в различных условиях культуры // Тез. докл. совещ. по физиол. раст. АН СССР М.; Л. С. 121-123.

1941. Анатомическое строение плодовых Копет-Дага в различных условиях культуры // Сов. бот. №1-2. С. 108-120.

1944. Распределение дубильных веществ у видов тамарикса // Изв. Туркм. фил. АН СССР. № 5. С. 50-59.

1945. Дикie миндали Туркмении как засухоустойчивые подвой // Там же. № 2. С. 29-34.

Особенности развития однолетников в Кара-Кумах // Там же. № 3-4. С. 103-109 (совместно с Н. Т. Нечаевой).

1950. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Проблемы ботаники. Т. 1. М.; Л. С. 264-281.

1951. Некоторые особенности стадийного развития сортов капусты // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции Т. 29, № 1. С. 40-54. (совместно с Т. В. Лизгуновой).

1953. Растительность Туркмении // Почвы Туркмении и их использование. Ашхабад. С. 43-52. (Совместно с М. П. Петровым).

1954. По поводу теории Т. Д. Лысенко о превращении видов (тез.) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол., геогр., геол. № 10. С. 65-66.

Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад. С. 1-183.

1955. Образование почек на корнях древесно-кустарниковых растений // ДАН СССР. Т. 101, № 5. С. 951-954 (совместно с Е. А. Кондратьевой-Мельвилем).

Особенности строения афилльных ксерофитов (*Haloxyton aphyllum* (Mikw.) Pjin) // Изв. АН ТССР. № 3. С. 53-60.

1957. Анатомические процессы при образовании на корнях некоторых древесных растений придаточных почек и корней // Делегат. съезд ВБО. Тез. докл. Т. 1. С. 39-41.

Анатомия образования почек на корнях некоторых древесных растений // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 5-21.

Особенности ветвления хлещатника предельного и неопредельного типа // Тр. Ин-та землед. АН ТССР. № 1. С. 35-49.

1958. О некоторых вопросах строения верхушки вегетативного побега // Проблемы ботаники. Т. 3. М.; Л. С. 288-298 (совместно с Е. А. Кондратьевой-Мельвилем).

1959. Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 5-19.

К изучению вегетативной верхушки побега двудольных растений // Совещ. по морфогенезу растений. Тез. докл. Т. II. С. 310-311 (совместно с Е. А. Кондратьевой-Мельвилем).

Опыт применения ультрафиолетовой флуоресцентной микроскопии к ботаническим объектам // Бот. журн. Т. 44, № 5. С. 639-642 (совместно с И. Я. Барским, Е. М. Брумбергом, М. П. Бухманом, Г. Ф. Плужниковой).

1960. Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых сложноцветных // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Т. 71, № 1. С. 59-61.

Особенности строения листовых органов *Pyrolaccae* Lindl. и их значение для побегообразования // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 5-13 (совместно с Н. В. Шиловой).

1961. К изучению вегетативной верхушки побега двудольных // Морфогенез растений. Т. 2. М. С. 445-447 (совместно с Е. А. Кондратьевой-Мельвилем).

О связи между строением корня и жилкованием семядолей (Анатомическое строение проростка *Althaea rosea* L.) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 14-22.

Примитивные признаки анатомического строения проростков подсолнечника // Бот. журн. Т. 46, № 6. С. 780-789.

1962. Изменение анатомического строения верхушки побега в онтогенезе космеи (*Cosmos bipinnatus* Cav.) // Там же. Т. 47, № 11. С. 1553-1566.

О некоторых корреляциях в строении растений // Тр. Петергоф. биол. ин-та. № 19. С. 3-16.

[Рец.] В. Н. Ворошилов. Ритм развития у растений // Бот. журн. Т. 47, № 1. С. 139-141.

1963. Анатомическое строение древесины родов *Tetraena* Maxim., *Zygophyllum* L. и *Nitraria* L. // Опыт работы Репетекской станции. Ашхабад. С. 88-106 (совместно с С. И. Трубочкиной).

Памяти Сусанны Ильиничны Кокиной (1894-1960) // Бот. журн. Т. 48, № 4. С. 599-600. (совместно с О. В. Заленским, М. П. Петровым, В. М. Свешниковой).

1964. Материалы к биологии *Eminium lehmannii* (Vge.) Ktze // Изв. АН ТССР. Вып. 2. С. 35-40 (совместно с Н. Т. Нечаевой).

Центральноазиатский эндем — *Tetraena mongolica* Maxim // Бот. журн. Т. 49, № 10. С. 1506-1513. (Совместно с М. П. Петровым).

[Рец.] Д. А. Сабинин. Физиология развития растений // Там же. Т. 49, № 1. С. 134-137.

1965. Анатомическое строение надземных и подземных органов илака (*Carex physodes* M. V.) // Изв. АН ТССР. Вып. 6. С. 38-43 (совместно с Г. Е. Ищенко).

Екатерина Александровна Мокеева (к 80-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 50, № 12. С. 1769-1771 (совместно с М. И. Савченко и М. С. Яковлевым).

Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. № 17. С. 125-134.

Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана // Пробл. совр. бот. Вып. 2. М.; Л. С. 5-17.

1966. Значение возраста листа для анатомии стебля космеи *Cosmos bipinnatus* Sav. // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 29-42.

Памяти О. Н. Радкевич // Там же. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 161-163.

1967. Анатомическое строение травянистых корнеотпрысковых бурчанниковых песчаной пустыни Каракумы // Изв. АН ТССР. Сер. биол. № 1. С. 3-8 (совместно с М. Акыевой).

1968. Анатомический метод при экологических исследованиях // Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. М. С. 58-59.

Анатомо-морфологические исследования контрактильных корней // Методы изучения продуктивности корневой системы и организмов ризосферы. Междунар. симп. АН СССР. Л. С. 8-11 (совместно с Э. Г. Вирюлевой).

Влияние листьев и верхушечного генеративного побега на пазушные почки *Cosmos bipinnatus* Sav. // Бот. журн. Т. 53, № 9. С. 1189-1195 (совместно с Г. М. Борисовской).

Морфолого-анатомические особенности некоторых партикулирующих растений и методика их изучения // Методы изучения продуктивности корневой системы и организмов ризосферы. Междунар. симп. АН СССР. С. 11-15 (совместно с Г. И. Шокиной).

Состояние и задачи анатомии растений в СССР // Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. М. С. 5-7 (совместно с Н. С. Ворониным, М. Ф. Даниловой, О. Н. Чистяковой, А. А. Яценко-Хмельским).

1969. Экологическая классификация однолетних растений Каракумов // ДАН СССР. Сер. биол. Т. 189, № 4. С. 902-904 (совместно с К. Г. Антоновой и Н. Т. Нечаевой).

Экологическая классификация однолетних растений Каракумов // Бот. журн. Т. 54, № 11. С. 1689-1704 (совместно с К. Г. Антоновой и Н. Т. Нечаевой).

1970. О взаимосвязи передвижения ассимилятов из листьев разного яруса и строения проводящей системы у подсолнечника // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 33-42 (совместно с Е. Я. Ермолаевой).

Признаки для экологической классификации древесных и полудревесных растений Каракумов // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад. № 4. С. 19-27 (совместно с К. Г. Антоновой и Н. Т. Нечаевой).

1972. Строение листа *Ziziphora clinopodioides* Lam. в зависимости от возраста побега и растения // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 48-55 (совместно с Л. А. Кононенко).

Анатомическое строение растущего побега и почки *Crataegus altaica* Lange // Бот. журн. Т. 57, № 8. С. 889-901 (совместно с Н. В. Шиловой).

Особенности анатомического и морфологического строения растений Каракумов // Eco-physiological foundation of ecosys. product. in arid zone. Int. symp. USSR. P. 91-93.

Особый тип анатомической структуры в сем. Chenopodiaceae // Бот. журн. Т. 57, № 2. С. 103-108.

1973. Анатомическое строение наголоватки дердеровидной (*Jurinea derderoides* C. Winkl.) в Каракумах // Изв. АН ТССР. Сер. биол. № 3. С. 73-76 (совместно с М. Акыевой).

Жизненные формы растений Каракумов и их продуктивность // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад. № 2. С. 3-11 (совместно с К. Г. Антоновой и Н. Т. Нечаевой).

Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М. С. 1-243 (совместно с К. Г. Антоновой и Н. Т. Нечаевой).

Морфологическое и анатомическое строение контрактильных корней некоторых растений семейства зонтичных // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л. С. 57-64 (совместно с Э. Г. Вирюлевой).

Систематик, географ, геоботаник. К 70-летию со дня рождения А. И. Толмачева // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 152-153 (совместно с П. М. Добряковым, Н. А. Миняевым, Н. И. Орловой).

Строение розеточного растения *Plantago major* L. в первый год жизни // Бот. журн. Т. 58, № 1. С. 33-42 (совместно с М. П. Барановым и Г. М. Борисовской).

Экология и продуктивность растительности Центральных Каракумов // Итоги исслед. по междунар. биол. программе. С. 9-22 (совместно с К. Г. Антоновой и Н. Т. Нечаевой).

1974. Особенности формирования структуры стебля древесных барбарисовых // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 3. № 15. С. 38-45 (совместно с Г. Г. Оганезовой).

1975. Об эволюции жизненных форм Berberidaceae // Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр. Т. 1. С. 29 (совместно с Г. Г. Оганезовой).

Structure of the plants of sandy deserts of Middle Asia // XII Int. Bot. Congress. Abstracts. Vol. 1. P. 238.

1976. Морфологическое и анатомическое строение древовидного растения *Azorina vidalii* Feer (*Campanula vidalii* Wats) // Пробл. экол. морфол. раст. Тр. МОИП. № 42. С. 131-140. (совместно с Т. В. Шулькиной).

1977. О жизненных формах в роде *Gossypium* L. // Бот. журн. Т. 62, № 1. С. 43-53 (совместно с А. С. Дариевым).

Сравнительная анатомия представителей рода *Parietaria* L. (*Urticaceae*) флоры Армении // Биол. журн. Армении. № 9. С. 26-32 (совместно с М. Э. Оганесян).

**1978.** Анатомия листа и некоторые вопросы экологии представителей рода *Parietaria* L. (Urticaceae) флоры Армении // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 51—55 (совместно с М. Э. Оганесян).

К вопросу о пластичности строения листа // Тр. Петергоф. биол. ин-та. Вып. 27. С. 3—32 (совместно с И. С. Антоновой).

**1979.** Историк флоры, систематик, педагог // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 122—123 (совместно с И. Х. Блюменталем и В. М. Шмидтом).

Развитие экологической анатомии в СССР // Бот. журн. Т. 64, № 5. С. 654—664.

**1980.** Памяти А. И. Толмачева // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 123—124 (совместно с Н. А. Мишяевым и В. М. Шмидтом).

**1981.** Жизненные формы и их эволюционные преобразования в сем. Вихасеае // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. С. 90—104 (совместно с Г. М. Борисовской).

О систематическом значении некоторых особенностей строения и биологии побегов заразиховых (Orobanchaceae) // Бот. журн. Т. 66, № 7. С. 929—941 (совместно с Э. С. Терехиным и Т. И. Кравцовой).

Работы А. С. Фаминцына по морфологии и анатомии растений // Жизнь и научная деятельность А. С. Фаминцына. Л. С. 122—130 (совместно с Е. А. Кондратьевой-Мельвиль).

Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Бот. журн. Т. 66, № 7. С. 992—1001 (совместно с А. А. Бутник).

**1982.** Анатомическое строение корневища *Marsilea quadrifolia* (Marsileaceae) // Там же. Т. 67, № 11. С. 1513—1517 (совместно с Л. П. Прокопенко).

О происхождении и основных направлениях эволюции плодов и семян покрытосеменных // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 2. № 9. С. 23—30 (совместно с А. П. Меликяном).

Формирование проводящей системы в цветке *Helianthus annuus* (Asteraceae) // Бот. журн. Т. 67, № 4. С. 520—526 (совместно с В. И. Дорджиевой).

**1983.** Некоторые проблемы морфологической эволюции вегетативных органов высших растений // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. Вып. 3. № 15. С. 36—46 (совместно с Г. М. Борисовской и М. П. Барановым).