

В. Н. ЛЮБИМЕНКО

КУРС
ОБЩЕЙ БОТАНИКИ

РУКОВОДСТВО ДЛЯ СЛУШАТЕЛЕЙ
ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ
И ДЛЯ САМООБРАЗОВАНИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО З. И. ГРЖЕБИНА
1923

1 d. 2.80
6 p. 70
3.50

Władysław Masurk

dyrektor
Biura Farmaceutycznego



Младуван Мамич

В. Н. ЛЮБИМЕНКО

КУРС ОБЩЕЙ БОТАНИКИ

РУКОВОДСТВО ДЛЯ СЛУШАТЕЛЕЙ
ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ
И ДЛЯ САМООБРАЗОВАНИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО З. И. ГРЖЕБИНА
БЕРЛИН * ПЕТЕРБУРГ * МОСКВА
1923

Alle Rechte, einschließlich
des Uebersetzungsrechtes,
vorbehalten.

Copyright 1923 by Z. J.
Grschebin Verlag, Berlin.



8728

Предисловие.

В русской литературе отсутствуют руководства по общей ботанике, в которых читатель мог бы найти сжатый обзор успехов научного исследования во всех отраслях, касающихся организации растения.

Задача составления такого руководства, без сомнения, очень трудна, так как она требует от автора известного рабочего стажа в разных отраслях ботаники. С другой стороны, потребность в полном сжатом руководстве вполне назрела не только среди слушателей высшей школы, но также и среди лиц, желающих пополнить свое образование путем чтения. Идя навстречу этой потребности, мы и решаемся издать настоящий курс, составленный по лекциям, читаемым на Высших Географических Курсах и в Географическом Институте.

В общем плане курса мы придерживались эволюционной точки зрения на организм растения в расчете на то, что наши читатели уже обладают некоторыми элементарными сведениями по ботанике.

В основу курса положена идея последовательного анализа организации растительного организма сначала с точки зрения тех материальных средств и возможностей, которыми растение вообще обладает, а затем с точки зрения приспособления к основным физиологическим функциям и условиям внешней среды.

Согласно такому заданию, курс начинается с морфологии клетки и описания общих физиологических функций, свойственных растительному организму вообще, независимо от степени сложности его организации.

Затем, излагается усложнение организации растения с внешней стороны, именно с точки зрения морфологии и анатомии. Далее следует описание вторичных физиологических функций, непосредственно связанных с усложнением организации, именно поглощение, проведение и испарение воды и газов у многоклеточных растений.

В особый отдел выделен анализ роста, как физиологической функции, и движений у растений различной сложности. Затем следует описание процесса размножения у растений и явлений наследственности. Значительное место уделено истории развития растений разной сложности организации, именно, в целях дать более определенную картину динамики развития.

Отдел систематики изложен весьма кратко, главным образом, в целях иллюстрации к эволюционной теории, которая излагается, напротив, довольно подробно.

Наконец, в последний отдел отнесены сведения по экологии и географии растений.

Мы надеялись при помощи такого расположения материала дать полную и цельную картину организации растения; мы старались при этом придать изложению не форму рефератного обзора научных данных, а форму связного рассуждения, основанного на известном критическом анализе литературного материала. В этих видах мы избегали общих и избитых формулировок при определении

отдельных черт в строении растения и его функций. Определенным подбором фактического материала мы пытались дать более рельефное представление, как о важнейших чертах организации растения, так и об его функциях, указывая всякий раз на пробелы в данных экспериментального исследования.

Общая идея курса сводится, таким образом, к выяснению того, какими материальными средствами располагает растительный организм, в каком направлении пошла эволюция его организации и какое влияние оказало на эту эволюцию приспособление к внешней среде и синтезу органического вещества при посредстве световой энергии.

В изложении мы старались по возможности избегать обычных при построении общего курса повторений. Вместо ссылок на литературу в подстрочных примечаниях, мы предпочли дать краткие списки главнейших сочинений в конце каждого отдела, выбирая, главным образом, те сочинения, в которых читатель мог бы найти списки литературы по данному вопросу. Такой порядок указания литературных источников нам представляется более удобным для неспециалистов ботаников, желающих ориентироваться в каком-либо вопросе путем чтения литературы.

Само собой разумеется, что в нашем труде мы не могли избежать пробелов и недочетов и потому мы будем благодарны тем специалистам-ботаникам, которые дадут себе труд внимательно отнестись к нашей работе и указать на ее недостатки.

Проф. Географического Института В. Любименко.

Введение.

Краткий исторический очерк развития научных воззрений на организм растения. Представление Аристотеля. Идея о самопроизвольном зарождении организмов. Понятие о виде, как о постоянной биологической единице. Родство растений и животного в представлениях эволюционной теории. Связь организации растения со способом его питания. Философские представления об организме. Витализм и материализм. Основной метод научного исследования растений. Разделение ботаники на отрасли.

Слово ботаника происходит от греческого *βότανον*, что значит корм, трава и буквально может быть передано русским словом травоведение. В настоящее время устаревший термин ботаника применяют в смысле учения о растениях вообще, которое можно было бы назвать фитологией, в pendant к зоологии, науке о животных.

Таким образом, ботаника составляет крупный отдел биологии, науки о живых существах вообще, отдел, ближайшей задачей которого является научное исследование растений.

Научные взгляды на растение претерпели весьма существенное изменение в историческом ходе развития биологии вообще и ботаники в частности. В то время когда биология, как наука, только еще зарождалась, растение считалось организмом принципиально отличным от животного.

Аристотель (IV в. до Р. Хр.), будучи первым ученым натуралистом, дал очень стройное философское представление о живой и мертвой природе.

Согласно его учению, основным свойством живого существа является присутствие души (*Psyche*), которая играет роль деятельного начала во всех проявлениях жизни. Душа обнаруживает различные степени деятельности и в этих степенях весь смысл перехода от менее совершенного к более совершенному.

По мысли *Аристотеля* растения представляют первую, низшую ступень деятельности души, а именно: питание и рост; животные — следующую ступень: они не только питаются и растут, но также чувствуют и теплее растений; вместе с чувствительностью у них проявляется воля и движение.

Идея о резкой грани между растением и животным, выраженная в такой классической форме, давала очень наглядные признаки для отличия растения от животного. Среди этих признаков движение представля-

лось наиболее наглядным и растениями назывались организмы, неспособные к произвольному перемещению своего тела.

Идея Аристотеля весьма долго удерживалась в науке. Вследствие чего, например, полипы причислялись к растениям только потому, что эти животные, подобно растениям, ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь к дну водоемов.

Сомнение в правильности представления *Аристотеля* было возбуждено лишь тогда, когда при помощи микроскопа был открыт целый ряд очень малых существ и была прослежена история развития некоторых низших растений. Исследование показало, что целый ряд растений, относимых к группе водорослей, на некоторых стадиях своего развития, обладают таким же свободным движением, как и животные. Явление это настолько шло вразрез с установившимся понятием о неподвижности растения, что один из первых наблюдателей микроскопистов, *Унгер* написал статью под заглавием: «Растение в момент превращения его в животное».

Среди микроскопически малых существ оказалось не мало подвижных растений, а также и таких организмов, которые и в настоящее время зоологи и ботаники не могут еще окончательно поделить между собой. Организмы эти под термином протистов, выделяются в особую группу, стоящую на рубеже растительного и животного царства и соединяющую в себе признаки животных и растений.

Но так как систематическое изучение микроорганизмов началось лишь во второй половине XVII в., то понятно, что до этого времени представление о растительном организме, как об организме низшей организации, лишенном некоторых основных жизненных свойств, удерживалось в науке в полной мере.

Аристотель, между прочим, дал и первую научную классификацию живых существ, хотя классификация эта имела чисто формальное значение, так как она всецело вытекала из философского представления о деятельности души и очень слабо была обоснована фактически.

Будучи виталистом по общему философскому складу мысли, *Аристотель* представлял себе, что душа, как деятельное начало, проникает весь мир; поэтому, всякое явление, совершающееся в мире, будет ли это падение камня или движение ветра, есть явление жизненное. В живых существах деятельность души только концентрируется; отсюда понятно, что нет логической необходимости проводить грань между живыми и неживыми. И *Аристотель* охотно допускал самопроизвольное зарождение организмов из мертвой среды.

При той скудости фактических сведений о развитии животных и растений, которая отличала древнюю науку, неудивительно, если самопроизвольное зарождение допускалось не только для растений, но даже для таких крупных животных, как, например, лягушки. Возникновение живых существ из мертвой среды рассматривалось как выражение органической планомерной деятельности души, проникающей весь мир.

Несмотря на то, что более тщательное изучение развития мелких животных и растений с каждым днем обнаруживало противоречащие

факты, идея о самопроизвольном зарождении оказалась необычайно живой и иногда принимала весьма своеобразные формы. Так, например, один из отцов современной ботаники, *Дезальпин*, допускал, что при проростании семени растения корень развивается не из зародыша семени, но образуется из гниющих веществ почвы.

Во всяком случае, по мере прогресса науки размеры самопроизвольно зарождающихся организмов уменьшались и в XIX в., ученые полагали, что зарождаться таким образом могут только микроскопически малые растения, как например, дрожжи и бактерии.

Классические исследования *Пастера* и последующих микробиологов показали, однако, что все микроорганизмы, как бы они малы не были, зарождаются только от подобных себе и что фактически между живым и неживым существует резкая грань.

Было бы ошибкой думать, что идея о самопроизвольном зарождении, таким образом, совершенно опровергнута. Современные данные о строении бактерий показывают, что при всей своей малой величине, они обладают очень сложным внутренним строением и уже по одной этой причине их формирование прямо из мертвой среды немислимо.

Однако, мы не можем быть уверены, что в природе не существует организмов еще более мелких и значительно более простых по строению, которые могли бы формироваться прямо из мертвой среды. В самом деле, уже среди бактерий имеются столь мелкие формы, что они остаются неуловимыми при помощи самых сильных микроскопов; таковы, например, возбудители эпидемических болезней, как оспа, бешенство, сыпной тиф, корь, ящур.

Неудивительно, поэтому, что даже теперь среди ученых находятся сторонники идеи самопроизвольного зарождения. Правда, эта идея в настоящее время все более теряет свою вероятность именно потому, что научный анализ открывает в строении организма такую сложную организацию, которая исключает возможность случайного ее возникновения. Поэтому, в настоящее время приобретает сторонников мысль, что живая материя во вселенной также вечна, как и мертвая, и что зародыши живых существ кочуют с одной планеты на другую, из одной солнечной системы в другую. Подобные переселения могли бы совершать споры бактерий, без вреда выносящие самые низкие температуры.

Во всяком случае, лишь во второй половине XIX века в науке окончательно утвердилась идея, что самые низшие растительные формы, какие только нам известны, возникают от подобных себе и что живая материя представляет собой самостоятельную, самодовлеющую систему, по отношению к которой мертвая материя играет роль среды.

Две ветви этой системы, животные и растения, как мы знаем, представлены большим числом разнообразнейших форм. У мыслителей, естественно, возникал вопрос, насколько постоянны эти формы, каково их происхождение и какова их связь друг с другом.

Без сомнения, человеку с древнейших времен было известно, что высшие животные рождают себе подобных и что при посеве семян какого-

либо растения получают новые растения того же вида. Однако, биологи, начиная с *Аристотеля* вплоть до XVIII в., охотно допускали, что существующие формы животных и растений по существу непостоянны и могут переходить одна в другую. В особенности казалось простым и вероятным превращение одних видов растений в другие и в сочинениях средних веков встречаются, например, утверждения, что из посаженных веток дуба может вырасти виноград, из семян пшеницы может получиться рожь и т. п. Это представление, без сомнения, явилось отражением народной натурфилософии, в которой идея о превращении видов коренится весьма прочно.

Только в первой половине XVIII века великому шведскому натуралисту *Линнею* удалось доказать, что существующие формы животных и растений суть постоянные биологические единицы, не превращающиеся и неспособные превращаться друг в друга.

Биологи, работавшие после *Линнея*, убеждались в правильности его мысли, можно сказать, на каждом шагу и в конце концов идея о постоянстве видов сделалась общепризнанным законом. Теоретики сравнивали виды животных и растений с видами и формами кристаллов и доказывали, что взятая в совокупности живая материя на самом деле состоит из большого числа отдельных систем или видов, которые были созданы независимо один от другого и которые неизменно сохраняют в ряду поколений первоначальные формы.

Открытие *Линнеем* вида имело весьма глубокое научное значение, так как постоянство видов у растений ставило растительный организм вровень с животным в одном из основных жизненных свойств. Кроме того, постоянство видов указывало на наличие в живой материи консервативного начала в форме наследственности, которая сохраняет первоначальную форму, несмотря на непрерывную смену поколений. Таким образом, постоянство видов растений подчеркивало в отношении наследственности равенство их с животными.

Сделавшееся догмой к концу XVIII в. учение о постоянстве видов стало, однако, наталкиваться на ряд противоречащих фактов. Изучение ископаемых остатков животных и растений показало с несомненностью, что в прежние геологические эпохи живое население земли состояло из других видов, в большинстве исчезнувших, что самые древние формы имели более простую организацию и что в истории развития животного и растительного царств можно наметить общий процесс усложнения организации. Отсюда, естественно, возникла мысль о происхождении современных видов животных и растений от видов более древних путем изменения последних. Для подтверждения этой мысли необходимо было доказать, что существующие виды изменчивы, что наряду с консервативным в живой материи действует изменчивое начало, приводящее к постепенному изменению формы и организации.

Чарльзу Дарвину и *Уоллесу* принадлежит заслуга тщательного подбора фактов, доказывающих изменчивость существующих видов животных

и растений. Эти факты послужили основанием для эволюционной теории происхождения видов, известной под именем теории *Дарвина* или *дарвинизма*.

По смыслу этой теории виды изменяются из поколения в поколение, но это изменение выражается в очень мелких уклонениях, едва доступных наблюдению. Уклонения эти тотчас же фиксируются наследственностью и передаются потомству.

Более крупные уклонения получаются лишь в ряде сменяющих друг друга поколений путем суммирования или накопления однообразных мелких уклонений.

Мелкие уклонения появляются случайно, без всякой видимой законности, но если они полезны в борьбе за существование, то особи с такими уклонениями приобретают большую устойчивость и дают потомство, в котором развивается новая черта. Если уклонение, наоборот, вредно для устойчивости вида, то особи с такими уклонениями, погибают, не оставив потомства. Таким путем совершается естественный отбор черт в организации каждого вида, полезных в борьбе за существование. В результате получается та удивительная целесообразность в строении отдельных видов, которая отвечает условиям их жизни.

По теории *Дарвина* существующие виды растений и животных связаны узлами кровного родства с видами, существовавшими в прежние геологические эпохи, а также между собой. То сходство в организации, которое наблюдается между близкими формами, объясняется этим родством и общностью происхождения от одних предков. Мир живых существ стал рисоваться как нечто цельное, в котором животные и растения являются родственными ветвями, связанными друг с другом кровным родством и общностью происхождения от одних предков.

Это воззрение является господствующим в настоящее время и положение о родстве растительного организма с животным приобрело характер наиболее важного теоретического вывода науки.

Старые идеи о растениях, как об организме низшего порядка, принципиально отличном от животного, между прочим, сыграли свою роль в целом ряде ошибочных представлений о строении и размножении растений. В этом отношении особенно поучительна история полового акта и полов у растений. *Аристотель* весьма определенно отрицал наличие полов у растений. Между тем, в народных представлениях, основанных отчасти на опытах культуры, так называемых, двудомных растений, т. е. растений с отдельными мужскими и женскими особями, мы находим намеки на существование полового акта у растений, нередко облеченные в поэтическую форму. Ученик *Аристотеля*, *Теофраст*, передает в качестве невероятного рассказа сведения о том, будто-бы финиковая пальма не дает плодов, если с цветов мужского экземпляра не будет стряхнута пыль на цветы женского. Ботаникам XVI в., которым пришлось познакомиться с двудомными растениями, все же мысль о возможности полового акта у растений казалась весьма маловероятной. Только в конце XVII в., благодаря опытам *Камерариуса*, наличие полового акта у растений была до-

казана научно. Затем, в течение столетия вопрос оставался нерешенным, так как наряду со сторонниками идей *Камерариуса* находились и противники. И опять только к концу XVIII в., благодаря, главным образом, опытам и наблюдениям *Кельрейтера* и *Шпрегеля*, было окончательно установлено, что полы и половой акт также свойственны растениям, как и животным. Несмотря на всю очевидность данных, полученных этими исследователями, среди ученых находились противники, отрицавшие возможность полового акта у растений вплоть до половины XIX века, когда, наконец, половой процесс был обследован микроскопически и были получены неопровержимые данные и с этой стороны.

Таким образом, был установлен еще один пункт, в котором оказалось принципиальное сходство растения с животным.

Более обстоятельное исследование микроскопического строения тела растений, начатое во второй половине XVIII века, давало все более и более черт, сближающих растительный организм с животным. К этому присоединились также наблюдения и исследования из области физиологии, показавшие, что прикрепленным растениям свойственны весьма разнообразные движения, что в общем растительный организм обладает такой же чувствительностью к воздействию внешних агентов, как и организм животный.

В общем, можно сказать, однако, что только ко второй половине XIX века аристотелевское представление о принципиальном отличии растения от животного было в науке окончательно признано неправильным. Со второй половины XIX века начинает господствовать идея о родстве растения и животного, общности их организации и теоретические представления ученых все чаще и чаще отмечают и подчеркивают, сходство этих двух на первый взгляд столь отличных типов живых существ.

Нельзя, однако, сказать, чтобы старые идеи были окончательно оставлены. Несмотря на ряд положительных научных данных, подтверждающих сходство растения с животным во всех основных жизненных свойствах, все же и в настоящее время биологи склонны рассматривать растительный организм, как организм низшего типа. Побудительной причиной в данном случае является подавление двигательной функции, а с ней и психических свойств у наиболее высокоорганизованных растений. Правда, спускаясь по лестнице животного царства к наиболее примитивным формам, мы встречаем и у типичных животных столь же слабое выражение психических свойств, как и у растений. Выражение «психические свойства» в сущности даже и неприменимо к низшим формам, у которых мы находим лишь черты общей чувствительности. Именно по этой причине фактическая граница между растением и животным совершенно ступшевывается, когда мы анализируем микроскопических представителей обоих великих царств живой природы.

Однако, растение параллельно с животным пережило длинный период эволюции; растительный организм приобрел в течение этого периода весьма сложное строение и создал ряд удивительных приспособлений в смысле использования мертвой среды. Если, следовательно, его психические

свойства остались неразвитыми, то ясно, что эволюция организма пошла по иному пути, что с самого начала эволюции между растением и животным установилось коренное различие, которое и привело к различной группировке основных жизненных свойств.

Наиболее резкое отличие, которое, действительно, существует между растением и животными, сводится к способу питания. Всякое проявление жизни сопровождается определенным расходом энергии, которую организм может черпать только из окружающей среды. Кроме того, существование живой материи поддерживается исключительно непрерывным ее возобновлением на счет веществ мертвой минеральной среды. Таким образом, между живой и мертвой материей существует непрерывный обмен веществ и энергии. В этом обмене, однако, растения и животные играют различную роль. Только растения сохранили унаследованную от общих предков способность питаться прямо на счет минеральной среды. Мало того, в процессе эволюции растения выработали удивительный аппарат, улавливающий наиболее неуловимую энергию лучей солнца и конденсирующий ее в форме органического вещества. Конденсированная в такой форме солнечная энергия легко может быть превращена в тепловую энергию и может быть легко использована во всех тех случаях, когда требуется приложение кинетической энергии.

Необходимые для питания растений минеральные вещества находятся повсюду на поверхности земли, в толще почвы и в воздухе. Чтобы использовать эти неограниченные запасы пищи, нет необходимости в быстрых передвижениях тела. Напротив, более целесообразно укрепиться на месте и развить соответствующие аппараты поглощения в почве и воздухе. Растительный организм в его типичной форме как раз и действует по этому плану. Рассматривая строение любой из наших древесных пород, мы видим, что в основе строения ее тела лежит принцип наиболее совершенного развития двух поглощательных аппаратов: одного в почве в виде корневой системы, а другого в воздухе в виде кроны с ветвями и листьями.

В противоположность растению, животное с первых шагов своей эволюции круто изменило способ питания своих предков и перешло на питание готовым органическим веществом, которое с такой легкостью заготавливало растение. Так как органическое вещество в небольшом объеме заключает большое количество потенциальной энергии, то питание им имеет большое преимущество в том смысле, что оно позволяет сократить до минимума поглощательный аппарат.

Вместе с тем, оно требует от организма подвижности, так как запасы органического вещества в виде растений на определенном узком пространстве ограничены. Таким образом, в строении тела животного на первый план выдвигается аппарат движения и на второй план переходит аппарат поглощения. Именно этой схеме и соответствует строение тела типичного животного.

Для того способа питания, которым пользуется растение, организация его весьма совершенна; будучи автономным в отношении использования минеральной среды, растение обладает всеми преимуществами в смысле

завоевания пространства и умножения массы живой материи на счет мертвой.

Напротив, животное в качестве прямого нахлебника растения ограничено в своем распространении тем запасом органической пищи, который оно может позаимствовать у растения.

Но именно это обстоятельство способствовало развитию локомоторного аппарата и психических свойств, которые у растения остались в подавленном состоянии.

Трудно, конечно, утверждать, что именно способ питания вызвал подавление локомоторной и психической функций у растения; но не подлежит сомнению, что он наложил глубокий отпечаток на всю его организацию и ее эволюцию. С этой точки зрения растительный организм следует рассматривать не как организм низшего типа по сравнению с животным, а как организм иного типа питания. При таком представлении изучение организации растения, естественно, должно преследовать две задачи: во-первых, анализ общих жизненных свойств, присущих растению, как организму вообще, во-вторых, анализ свойств специфических, принадлежащих только растению и явившихся результатом определенной эволюции в связи с характером питания. Таковы задачи современной ботаники, выраженные в самой общей формулировке.

Будучи отраслью биологии, ботаника относится к разряду точных наук, которые принято называть опытными, так как, начиная с XIX века, опыт, как метод исследования приобрел в них доминирующее значение. Опыт в ботанике, как и в других естественных науках, сменил старое натурфилософское направление, которое также ведет свое начало от *Аристотеля*. Этот философ сделал допущение, что логика здорового человека соответствует логике вещей и явлений в мире внешнем. При подобном допущении легко сделать вывод, что законы природы можно постигать путем чистого размышления без посредства внешнего опыта. Такой вывод, действительно, был сделан и убеждение в его правильности продержалось почти до конца XVIII века, когда биологи еще верили, что опыт не может привести к чистому знанию и что он «пагубен для разума».

Большую роль сыграло при этом и представление *Аристотеля* о душе, проникающей весь мир; представление это послужило отправным пунктом для виталистического направления в натурфилософии. *Платон*, *Гален* и ученые средних веков были виталистами; они рассматривали мир как некий организм, называя его космосом, *Платон*, напр., называл звезды божественными животными и его примеру следовали все платоники. Это воззрение послужило источником рассуждений о душе мира, духе мира, который уплотняется в растениях, животных и человеке. По мере развития естественных наук витализм переносит центр тяжести своего представления о душе исключительно на живую материю, а самый термин душа заменяется термином *жизненная сила*.

В XVII в. виталисты уже проводят резкую грань между живой и неживой материей. Так напр., *Фр. Реди* (1626—1694), развивая учение

Гарвея о том, что все живое происходит из яйца, идет дальше Гарвея, который все же допускал самопроизвольное зарождение мелких животных из гниющих веществ. Реди утверждает, что царство организмов существенно отличается от мертвого остова земли, что все живое возникает только из живого с тех пор, как Бог чудом создал его.

Жизнедеятельность организмов и все особенности живой материи виталисты приписывали жизненной силе, присутствующей в организмах. До начала XIX века большинство биологов были виталистами и даже в начале XIX века химики, напр., были убеждены, что органические вещества, из которых строится тело растений и животных, могут возникать только при непосредственном участии жизненной силы. Поэтому, огромное теоретическое значение получил синтез мочевины, произведенный Велером в обычных искусственных лабораторных условиях. С тех пор синтез органических веществ вне живых организмов сделал колоссальный прогресс и быть может недалеко то время, когда в лаборатории будут изготовлены самые сложные органические соединения, входящие в состав живой материи.

Параллельно витализму и в противовес ему развивалось механическое воззрение на жизнь, имеющее своим источником также чистое размышление метафизического характера и ведущее свое начало от Демокрита.

Механисты XVI в., напр., Телезиус (1508—1588) учили, что хотя мир и управляется духом, но дух этот действует по механическим и математическим принципам.

В XVII в. ярким представителем грубого механизма явился философ Декарт (1596—1650), который развил представление о животных, как о простых машинах.

Под влиянием накопления фактических научных данных, механистическое воззрение, подобно витализму, эволюционировало и в начале XIX в. старые механистические теории мы находим в новой оболочке материализма, который получал распространение среди биологов отчасти в качестве противовеса старой схоластической натурфилософии вообще.

В XIX в. большинство биологов безусловно придерживалось материалистических воззрений, которые способствовали развитию и широкому применению методов экспериментального исследования живой природы.

Еще и в настоящее время витализм и материализм являются предметом разногласия в теоретических представлениях биологов. В то время как материалисты, отрицая жизненную силу, как особый необходимый атрибут жизни, пытаются свести все особенности живой материи к специфической комбинации энергии и вещества, которая рано или поздно будет раскрыта научным аппаратом, неовиталисты приписывают живым существам наличность жизненной энергии, которая представляет особый вид энергии, но того же порядка, как и известные виды энергии.

Материалистическое или виталистическое представление о сущности жизни по существу являются философскими воззрениями и при современном состоянии науки уже не могут оказывать существенного влияния

на успех научного исследования, в котором опыт приобрел доминирующее положение. Освободившись от давления метафизики, наука приобрела самостоятельное значение, как метод познания природы путем прямого исследования ее и накопления фактических данных.

Современный научный анализ явлений всецело основан на законе причинности, который вытекает из сущности нашего мыслительного аппарата. Во всяком явлении мы, прежде всего, устанавливаем причину, как действующее начало, а самое явление рассматриваем как следствие этого действия.

Так например, если мы анализируем движение бильярдного шара, который получил удар кием, то мы говорим, что движение шара в данном случае есть следствие приложения некоторого запаса механической силы в форме толчка.

В этом случае, как показывает механика, между причиной и следствием существует прямое пропорциональное соотношение и идеалом всякого научного исследования является установление такого простого соотношения между причиной и следствием.

Однако, в биологии лишь в очень ограниченных пределах возможно приложение закона причинности в такой простой форме. Гораздо чаще приходится анализировать явления, в которых, между причиной и следствием соотношение гораздо сложнее. Так например, если мы при помощи искры взрываем большой заряд пороха, то ясно, что здесь между величиной приложенной силы, заключенной в искре, и величиной силы, освобожденной взрывом, никакой прямой пропорциональности нет.

Величина энергии взрыва в данном случае, очевидно, прямо пропорциональна величине потенциальной энергии, заключенной в порохе; искра же играет роль лишь фактора, освобождающего потенциальную энергию и потому может быть названа причиной освобождающей.

В биологии всего чаще приходится встречать именно это более сложное соотношение между причиной и следствием, когда мы анализируем воздействие внешних факторов на организм. Само собой разумеется, что, зная запас потенциальной энергии, мы легко можем определить величину эффекта, который получается от действия освобождающей причины, и если силовь и рядом при фактическом исследовании как раз очень трудно определить запас потенциальной энергии организма, то во всяком случае прямое приложение закона причинности здесь вполне оправдывается однородностью эффекта под действием одной и той же причины.

Гораздо более запутанными оказываются те случаи, когда между причиной и следствием не только не наблюдается никакой пропорциональности, но и само следствие изменяется без изменения причины.

Так например, известно, что у растений, под влиянием силы тяжести, корень растет к центру, а стебель — по направлению от центра земли. Мало того, у многих растений на разных стадиях развития стебель, под влиянием силы тяжести, растет то по направлению к центру, то от центра земли.

Анализируя эти явления, мы считаем, что во всех этих случаях причина разного направления роста одна и та же, а именно сила тяжести, несмотря на то, что эффект ее действия весьма изменчив; сила тяжести является в данном случае освобождающей причиной; различие же в эффекте ее действия нам остается приписать различию в состояниях живого организма, которое может ускользать от нашего анализа.

Подобные случаи, когда эффект действия меняется без изменения причины, особенно часты в жизненных проявлениях организмов, вследствие чего прямое приложение закона причинности в биологии встречает весьма часто большие затруднения. Однако, в силу свойств нашего ума мы только на нем и можем основывать научное исследование живой природы.

Весьма возможно, что полученная таким образом картина природы грешит односторонностью, что многие явления ускользают от анализа или получают одностороннее освещение; но это уже неизбежное следствие свойств нашего мыслительного аппарата, которым мы располагаем и который может иметь свои недостатки.

Конечной целью научного анализа является разложение сложных жизненных явлений в ряд простых элементов, связанных причинной связью в цепь причин и следствий.

При исследовании живых организмов мы применяем те же методы опыта и наблюдения, которые введены физикой и химией при изучении мертвой материи. Нужно заметить, однако, что условия опыта значительно осложняются, когда объектом является живой организм. Дело в том, что когда мы, например, определяем соотношение, в котором соединяются кислород и водород при образовании воды, то в опыте мы всегда располагаем элементами, свойства которых остаются неизменными; точность нашего исследования, следовательно, всецело зависит от чистоты препаратов и методики измерения. Это обстоятельство позволяет повторять опыт неопределенное число раз и получать одни и те же или очень близкие числовые результаты. Но как только в опыт вводится живой организм, точность опыта будет изменяться, независимо от методики, еще и от изменчивости самого организма, как биологической единицы. Повторяя опыт с индивидами одного и того же вида и применяя одинаковую методику, мы все же можем получить неодинаковые результаты, так как индивиды одного и того же вида никогда не бывают вполне тождественны.

Отсюда понятно, что при опытах с живыми организмами мы никогда не можем рассчитывать на ту степень точности, которую мы вправе ожидать при опытах физических или химических.

Причина этого лежит в крайней сложности построения организма, как индивидуума живой материи, а также в некоторых особенностях, отличающих организм от самого сложного механизма.

Одною из наиболее характерных особенностей организма является способ его построения. В противоположность механизму, который строится внесением новых частей извне и их определенным сочетанием, организм строится путем внутренней дифференцировки первоначально однород-

ного материала. Все живое происходит из яйца учил *Гарвей*; это справедливо не только по отношению к происхождению живого, но также и по отношению к способу построения организмов. Яйцо является тем исходным элементом, из которого формируются сложнейшие из организмов. В прежнее время, когда биологи еще не располагали современными методами и орудиями исследования, построение организма из яйца представляли себе, как рост и развертывание чрезвычайно малых зачатков. Яйцо рисовалось, следовательно, как уменьшенный в размерах организм со всеми его органами и тканями. Исследование показало, однако, что воззрение это неправильно, что в действительности строение яйца сравнительно весьма просто, что оно заключает в себе лишь более или менее однородный материал, который с течением времени, в процессе *р а з в и т и я*, приобретает все большую и большую сложность путем обособления частей и их изменения.

Уже этот процесс дифференцировки первоначально простого материала представляет по существу сложнейшее явление, не имеющее ничего аналогичного в мертвой природе; но он еще более осложняется *п л а с т и ч н о с т ь ю*, присущей живой материи вообще. Пластичность эта выражается не только изменениями во внешнем строении тканей и органов, но также в способности организма, вариировать химизм своего обмена веществ в соответствии с внешними условиями. Пластичность придает организму характер чего-то изменчивого, текучего, неукладывающегося в твердые неподвижные рамки. Благодаря пластичности, жизненный процесс совершается в организме при значительных колебаниях во внешних условиях, вследствие чего отношение живого организма к любому внешнему агенту среды нельзя выразить одним неподвижным числом, каким мы выражаем, например, количественное соотношение, в котором кислород и водород вступают в соединение при образовании воды.

Именно по этой причине в опытах, в которых объектом служит организм, мы, несмотря на тождественность внешних условий, получаем данные, уменьшающие точность числовых соотношений.

С другой стороны, в силу присущей живому организму особой организации, нет возможности оперировать с отдельными более простыми частями организма путем их изолирования, так как при этом приостанавливается течение жизненного процесса. Поэтому, в биологии вообще и в ботанике в частности еще и в настоящее время простое наблюдение явлений в их сменяющейся последовательности и простое описание явлений составляют значительную часть в положительном содержании науки. Таким образом, в ботанике мы находим целые отделы, где описательная часть исчерпывает содержание положительных данных, вследствие ограниченности или невозможности применения метода экспериментального исследования.

Область применения эксперимента в биологии расширяется вместе с прогрессом химии и физики и общим усовершенствованием методов исследования. Поэтому, нужно надеяться, что научное исследование организации растения раскроет нам тайники ее настолько, насколько они вообще доступны нашему разуму, как орудию познания. XIX век можно считать

веком, когда наука нашла, наконец, свою истинную дорогу и потому сделала колоссальный прогресс. Этот прогресс вместе с тем обнаружил чрезвычайную сложность и многосторонность задачи изучения живых организмов вообще и растения в частности. Отсюда явилась необходимость расчленить общую задачу на ряд частных задач и установить известный порядок исследования. Порядок этот отчасти наметился естественным ходом исторического развития науки. Раньше всех на сцену выступила описательная ботаника, имевшая задачей простое описание форм существующих растений и внешнего строения их тела. После изобретения микроскопа и применения его к научным исследованиям начала быстро развиваться та отрасль ботаники, которая имеет задачей исследование микроскопического строения тела растения и микроскопически малых растений.

Наконец, позже всего стало развиваться учение о химической и физической стороне жизненного процесса у растений, так как эта отрасль ботаники требовала применения эксперимента и накопления известного запаса сведений из области физики и химии.

Отдельные отрасли ботаники, возникшие, таким образом, в порядке исторического развития науки, быстро разрослись и каждая из них приобрела характер особой специальности для исследователей.

Быстрое накопление огромного количества фактических сведений и литературы в отдельных отраслях лишает возможности в настоящее время быть просто ботаником. Исследователю приходится ограничиваться одной какой-либо отраслью и в ней специализироваться.

В настоящее время различают следующие отрасли общей ботаники:

1. Морфология растений или учение о внешнем строении тела растения и его частей или органов. В морфологию входит также история развития растения или его органов в течение индивидуальной жизни его; история развития или эмбриология дает представление о процессе усложнения тела растительного индивидуума и о происхождении отдельных органов или частей его.
2. Особой отраслью морфологии является анатомия растений, предметом которой служит изучение внутреннего микроскопического строения органов и слагающих их тканей, а также история их развития.

Анатомия и морфология растений до последнего времени носили почти исключительно описательный характер, пользуясь материалом в том виде, как он встречается в природе. Затем, в обеих этих отраслях стали с успехом применять методы экспериментального исследования, откуда получили начало термины экспериментальная морфология и анатомия в отличие от прежних описательных морфологии и анатомии.

Термины эти, однако, не имеют принципиального значения, так как при исследовании истории развития метод исследования не играет решающей роли.

3. С усовершенствованием микроскопической техники явилась возможность подвергнуть анализу и ту основную биологическую единицу, которая лежит в основе строения тканей и которую в науке принято называть клеткой. Отдел анатомии, который имеет предметом изучение строения клетки и ее составных частей в последнее время получил большую самостоятельность и приобрел особое название цитологии.
4. Совокупность физико-химических процессов, из которых складывается жизнедеятельность растительного организма, служит предметом изучения для физиологии растений или фитофизиологии.

Эта отрасль ботаники, естественно, распадается на два отдела: а) фитохимию, которая изучает обмен веществ и вообще химическую сторону жизнедеятельности растения; б) фитофизику, предметом которой является обмен сил или физическая сторона жизнедеятельности организма.

В обоих отделах почти исключительным методом исследования является опыт; в последнее время оба они выросли в две крупные почти самостоятельные ветви и иногда носят название химической и физической физиологии.

5. Старейшей отраслью ботаники является систематика растений, которая имеет предметом описание известных нам форм растительных организмов и установление классификации их. Благодаря господству идей эволюции, начиная со второй половины XIX века, систематики ставят себе задачей установление филогенетического родства между растениями и стремятся установить естественную систему растений, т. е. такую классификацию, которая была бы основана на естественном родстве различных видов растений.

В последнее время быстро разросся особый экспериментальный отдел систематики, который изучает явления наследственности у растений и который получил название генетики.

Издавна почти самостоятельным отделом систематики является фитопалеонтология, которая изучает ископаемые остатки растений. Кроме того, в виду большого числа форм и типов растительных организмов, обычно выделяют из общей систематики, в качестве особых отделов, систематику отдельных более или менее крупных групп растений; таковы, например, бактериология — изучающая бактерии, альгология — водоросли, микология — грибы, литенология — лишайники, бриология — мхи и т. д.

В последнее время, впрочем, заметно стремление сделать из этих отделов особые отрасли ботаники, куда входят морфология и физиология одной определенной группы растений, напр., бактерий, грибов и проч. Особенно резко выделяется бактериология, которую теперь включают как отдел в особую науку микробиологию, изучающую микроскопические организмы вообще.

6. Особой отраслью ботаники является также ботаническая география или география растений, изучающая распределение растений по поверхности земли. В этой отрасли, начиная с конца XIX века, быстро стал развиваться отдел экологической географии или экологии растений. Дело в том, что в естественных условиях разные виды растений растут вместе, отчего между ними возникает сложная система взаимоотношений, так сказать общественного, социального характера, изучение которых и служит предметом экологии.
7. Более или менее самостоятельными отраслями ботаники являются фитопатология или учение о болезнях растений и тератология, изучающая различные формы уродливостей, возникающих во время развития растений. Обе эти отрасли, однако, выделяются искусственно, так как фитопатология входит в рамки физиологии, а тератология есть лишь отдел морфологии.

Помимо чистой ботаники, задачей которой служит научное исследование растений в интересах чистого знания, существует еще, так назыв., прикладная ботаника, имеющая целью научное изучение определенных растений в интересах практической хозяйственной деятельности человека. В зависимости от отрасли хозяйства, где ботаника имеет приложение, иногда отличают лесную, садовую, сельскохозяйственную, медицинскую ботанику.

Указанные выше отрасли чистой ботаники явились, как сказано, результатом накопления фактических данных и происшедшей отсюда естественной специализации; понятно, что между всеми этими отраслями существует самая тесная связь и есть не мало вопросов, которые в равной мере затрагивают разные отрасли. Множественность отраслей есть лишь отражение многосторонности растения, как организма, и вытекающей из нее необходимости подходить разными путями к разрешению одного и того же общего вопроса об истинной сущности его организации.

Литература.

1. Общая часть.

- Bastian, Ch. Beginnings of Life. London. 1872.
 — Studies in Heterogenesis. London. 1903.
 Бергсон, А. Творческая эволюция. Перев. с франц. СПб. Издание Семенова.
 Driesch, N. Der Vitalismus als Geschichte und Lehre. Leipzig. 1905.
 — The Science and Philosophy of the organism. London. 1907—1908.
 Green, B. J. A History of Botany. 1860—1900. Oxford. 1909.
 Hertwig, O. Allgemeine Biologie. Jena. 1906.

- Huxley, T. H. On the physical basis of Life. Methods and results. 1894.
 Radl, E. Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit. Leipzig und Berlin.
 I Theil. 1913. II Theil. 1909.
 Reinke, J. Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin. 1901.
 Rumbler, L. Aus dem Lückengebiet zwischen organischer und anorganischer Materie. Wiesbaden. 1906.
 Sachs, J. Geschichte der Botanik vom XVI Jahrhundert bis 1860. München. 1875.

2. Периодические издания.

Нижеследующие издания специально посвящены ботанике.

- Annals of the Royal Botanic Garden Calcutta. С 1889 г.
 Annuario del Istituto Botanico di Roma. С 1884 г.
 Annali di Botanica. Издаётся с 1904 г. вместо предшествующего.
 Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. С 1876 г.
 Annales of Botany. С 1887 г.
 Annales des sciences naturelles. Paris. С 1824 по 1884 г. включает статьи по зоологии и ботанике; с 1884 г. ботанические статьи печатаются в виде особой серии.
 Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg. Издавался с 1871 по 1888 г.
 Archives de l'Institut botanique de Liège. С 1897 г.
 Arkiv för Botanik. Стокгольм. С 1903 г.
 Atti dell'Istituto Botanico della Università di Pavia. С 1888 г.
 Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Бреславль. С 1870 г.
 Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. С 1883 г.
 Bibliotheca botanica. Штуттгарт. С 1886 г.
 Le Botaniste Poitiers. С 1890 г.
 Botanisches Centralblatt. Орган, дающий краткие рефераты о ботанических статьях, появившихся в других изданиях. Издаётся с 1880 г. С 1910 года перешел в собственность Международной Ассоциации ботаников (Association internationale des botanistes). До 1891 г. печатались также оригинальные статьи, которые с этого времени были выделены в особое издание под названием:
 Beihefte zum Botanischen Centralblatt.
 The Botanical Gazette. Чикаго. С 1876 г.
 The Botanical Magazine. На японском и английском языках. С 1887 г.
 Curtis Botanical Magazine. Лондон. С 1786 г. Содержит только описания и рисунки растений.
 Botaniska Notiser. Лунд. С 1839 г.
 Botanisk Tidskrift. Копенгаген. С 1866 г.
 *Botanische Zeitung. Один из важнейших ботанических журналов. С 1843 г. по 1910 г.
 Bulletin de la Société botanique de France. Париж. С 1854 г.
 Bulletin of the Torrey Botanical Club. Нью-Йорк. С 1874 г.
 Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. Берлин. С 1880 г.
 Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung. С 1818 г.
 Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. С 1857 г.
 Journal de Botanique. Париж. С 1887 г.

Botanischer Jahresbericht. Repertorium der Literatur aller Länder.
Основан Just'ом с 1873 г. Содержит рефераты ботанических работ всех стран.
Важнейший справочник.

Linnaea. Journal für die Botanik. С 1826 по 1882 г.

Malpighia. Генуя. 1887 г.

The New Phytologist. Лондон. С 1902 г.

Nuovo Giornale Botanico Italiano. Флоренция. С 1869 г.

Oesterreichische Botanische Zeitschrift. С 1851 г.

Progressus rei botanicae. Издание Международной Ассоциации ботаников; включает сводные рефераты и обзоры по различным отраслям ботаники. С 1907 года.

Recueil des travaux botaniques Néerlandais. С 1904 г.

Revue générale de botanique. Париж. С 1889 г.

Transactions of the Linnean Society of London. Издание Лондонского Линнеевского Общества. С 1788 г. С 1875 г. ботанические статьи печатаются отдельной серией.

Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen. С 1881 г. по 1888 г.

Zeitschrift für Botanik. С 1900 г.

Archiv für Protistenkunde. С 1902 г. Издание посвященное специально протистам.

Ботанические записки — Scripta botanica Horti Universitatis Imperialis Petropolitani. Петроград. С 1886 г.

Известия Императорского Ботанического Сада — Bulletin du Jardin Impérial de St. Pétersbourg. С 1901 г.

Труды Императорского СПбургского Ботанического Сада — Acta Horti Petropolitani. С 1871 г.

Труды Ботанического Сада Императорского Юрьевского Университета. Юрьев. С 1900 г.

Вестник Русской Флоры. Юрьев. С 1915 г.

Журнал Русского Ботанического Общества. Петроград. С 1916 г.

В приведенном списке указаны только важнейшие и наиболее известные чисто ботанические издания. Большое число ботанических статей печатается, кроме того, в периодических изданиях смешанного характера, издаваемых академиями наук в Париже, Лондоне, Берлине, Вене, Петрограде и друг., а также естественно-историческими обществами и сельско-хозяйственными учреждениями, а у нас и университетами.

Полный список ботанических изданий, ботанических садов, научных учреждений и обществ можно найти в книге I. Dörfler: Botaniker-Adreßbuch. III-е изд. Вена. 1909.

3. Главнейшие пособия по ботанике на русском языке:

Арнольди, В. Введение в изучение низших организмов. Харьков. 1908.

Баур, Э. Введение в экспериментальное изучение наследственности. Перев. под ред. П. Мищенко. СПб. 1913. (Приложение к «Труд. Бюро по прикладной ботанике»).

Бородин, И. П. Краткий учебник ботаники. Петроград. 1916. „

Бородин, И. Курс анатомии растений. СПб. 1910 г.

- X Буш, Н. Общий курс ботаники. Систематика растений. Петроград. 1915 г.
 Варминг, Е. Систематика растений. Перев. С. Ростовцева и М. Голенкина.
 Москва. 1897—98.
 Варминг, Е. Ойкологическая география растений. Перев. М. Голенкина и
 В. Арнольди. Москва. 1901.
 Веттштейн, Р. Руководство по систематике растений. Перев. С. Ростовцева,
 Москва. I—1903. II—1916.
 Иванов, Л. Общий курс систематики растений. Петроград. 1916.
 X Ивановский, Д. О. Физиология растений. 1918—20 г.
 X Ност, Л. Физиология растений. Перев. А. Рихтера. Петроград. 1917.
 Кауфман, К. Московская флора. Москва. 1889.
 Комаров, В. Практический курс ботаники. Часть I. Петроград. 1915.
 Кузнецов, К. И. Основы ботаники. Юрьев. 1914.
 — Введение в систематику цветковых растений. Юрьев. 1914.
 Маевский, П. Флора средней России. Москва. 1912.
 Натансон, А. Общая ботаника. Перев. под ред. А. Рихтера. СПб. 1913.
 X Омелянский, В. Основы микробиологии. Петроград. 1917.
 Палладин, В. Анатомия растений. СПб. 1912.
 X Он же. Физиология растений. СПб. 1917.
 Петунников, А. Иллюстрированное руководство к определению растений
 дикорастущих и разводимых в пределах Московской губ. Москва. 1890.
 Пуринович, К. Краткий учебник ботаники для слушателей высших учебных
 заведений. Киев. 1913.
 Ростовцев, С. Морфология и систематика низших растений. Москва. 1911.
 Страсбургер, Э. и Нолль, Ф. Учебник ботаники для высших учебных за-
 ведений. Перев. под ред. Х. Гоби. СПб. 1904. (Морфология, анатомия и
 физиология растений).
 Страсбургер, Э. и Нолль, Ф., Шенк, Г. и Шимпер, А. Учебник бота-
 ники для высших учебных заведений. Перев. М. Голенкина и В. Дейнега.
 Москва. 1904. (Морфология, анатомия, физиология и систематика растений).
 Страсбургер, Э. Краткий практический курс растительной гистологии.
 Перев. Б. Буткевича. Москва. 1904. (То же. Перев. В. Дейнега. Москва. 1904).
 1906—1914.
 Сырейщиков, Д. Иллюстрированная флора Московской губ. 4 части. Москва.
 Сюзев, А. Гербарий, СПб. 1912.
 X Галнев, В. Основы ботаники в общебиологическом (эволюционном) изложении.
 Харьков. 1917 г.
 Он же. Определитель высших растений Европейской России. Харьков. 1912 г.
 Он же. Руководство к сознательной гербаризации и ботаническим наблюдениям.
 СПб. 1900.
 Федченко, Б. и Флеров, А. Флора Европейской России. СПб. 1910 г.
 Федченко, Б. и Флеров, А. Руководство к сборанию растений для герба-
 рия. СПб. 1910.
 Шмальгаузен, И. Флора средней и южной России, Крыма и сев. Кавказа.
 2 тома. Киев. 1895—97.
 X Шокальский, Ю. Богданович, К. Воейков, А. Чайковский, В.
 Бородовский, Л. Палибин, И. Шмидт, П. и Талько-Гринце-
 вич, Ю. Справочная книга для путешественников. СПб. 1905.
 Программы и наставления для наблюдений и собирания коллекций по
 естественной истории. СПб. 1913. Издание Имп. СПб. О-ва Ест.

4. Научно-Популярные сочинения по ботанике:

- Арциховский, В. Раздражимость и органы чувств у растений. СПб. 1912.
Боннье, Г. Растительный мир. Перев. под ред. Маракуева. 1909.
Бородин, И. Процесс оплодотворения в растительном царстве. СПб. 1896.
Варминг, Е. Растение и его жизнь. Перев. Л. Кречетовича. Москва. 1911.
Гизенгаген, К. Оплодотворение и явления наследственности в растительном царстве. Перев. под ред. В. Заленского. Москва. 1913.
Кернер фон Марилаун, А. Жизнь растений. 2 тома. Перев. под ред. И. Бородина. СПб. 1899—1900.
Клебе, Г. Произвольное изменение растительных форм. Перев. К. Тимирязева. Москва. 1911.
Константен, И. Растение и среда. Перев. под ред. К. Тимирязева. Москва. 1908.
Кюстер, Э. Половой процесс и размножение у растений. Перев. под ред. Л. Кречетовича. Москва. 1911.
Нелюбов, Д. Природа растений. СПб. 1903.
Скотт, Д. Эволюция растительного мира. Перев. под ред. В. Елпатьевского. Москва. 1914.
Тимирязев, К. Жизнь растений. Москва. 1914.
Хаберланд. Органы чувств у растений. Перев. под ред. Х. Гоби. СПб. 1907.
Монтеверде, Н. А. Ботанический атлас. Описание и изображение растений русской флоры. IV-ое издание. Петроград. 1916.

Научные коллекции живых растений, коллекции засушенных растений и специальная библиотека сочинений по ботанике наиболее полно представлены в Главном Ботаническом Саду в Петрограде.

ОТДЕЛ I.

Морфология клетки.

ГЛАВА I.

Клетка как элементарная единица в построении тела растения. Свободно живущие клетки. Общая морфология клетки. Неклеточные растения. Внешняя форма клеток.

Анализ строения и организации растения можно вести двумя путями, а именно: начать с крупных и сложно построенных организмов и расчленять их тело на более простые и однородные части или же, напротив, выбрать простейшие организмы и переходить к более сложным, чтобы таким образом уяснить себе принцип усложнения и все вытекающие из него последствия.

При современном состоянии научных сведений мы можем выбрать любой из этих путей, руководствуясь только соображениями удобства. Оба они приводят нас к одной и той же элементарной биологической единице, которую принято называть одинаково, как в ботанике, так и в зоологии, — клеткой.

Термин этот в настоящее время имеет скорее историческое значение и не соответствует действительности. Происхождение его обязано ошибочному представлению первых ученых микроскопистов (Гук, Грю и Мальпиги, вторая половина XVII в.), которые рассматривая строение тела высших растений под микроскопом, нашли, что оно сходно со строением медовых сот.

Сохранившиеся старинные рисунки первых ученых анатомов даже подчеркивают мысль, что схема строения тела растения вполне отвечает системе твердых перегородок, сходных с перегородками воска в медовых сотах, и разделяющих внутреннюю часть на ряд замкнутых со всех сторон камер. В каждой камере находится полужидкое содержимое, которое соответствует меду в сотах. Первый, кто указал на клеточное строение растений и применил сравнение с медовыми сотами, был физик Гук (см. его «Микрографию», 1667). Сравнение это, как выяснили дальнейшие исследования, оказалось неправильным уже потому, что перегородки, разделяющие клетки, на самом деле неоднородны, а склеены при помощи особого так наз. межклеточного вещества таким образом, что

каждая камера обладает своею собственной оболочкой и, следовательно, напоминает полый кирпич в здании (рис. 1).

Ученые анатомы вначале обращали исключительное внимание на строение клеточных оболочек и почти совершенно игнорировали содержимое. При этом были выработаны даже специальные методы удаления содержимого клеток с сохранением оболочек, методы, которые играют важную роль и теперь, у анатомов французской школы.

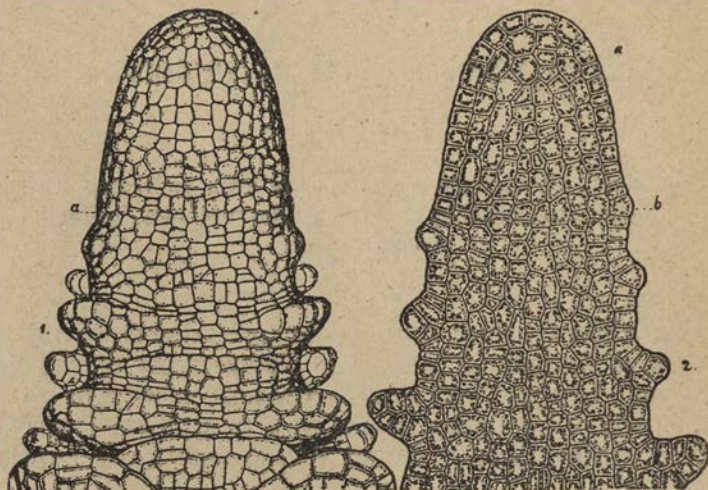


Рис. 1. Кошчик побега *Elodea canadensis*; налево — с поверхности, направо — в продольном разрезе. Бугорки суть зачатки листьев.

Только во второй половине XIX века, частью под влиянием более ранних работ *Моля*, а частью под влиянием сочинения физиолога *Брюкка*, указавшего на клетку, как на элементарный организм, ученые прониклись убеждением, что сущность организации клетки лежит в организации ее живого содержимого, а не в оболочке, которая является лишь продуктом жизнедеятельности последнего. Исследование показало при этом, что существуют живые клетки, вовсе лишенные оболочек, которые мы называем голыми. Подобные клетки по своему строению уже совершенно не подходят под представление о замкнутой со всех сторон камере и, следовательно, не соответствуют и самому термину клетки в его буквальном значении.

Анализируя строение растительной клетки, мы находим в ней следующие составные части: клеточную оболочку, облегающую снаружи, протоплазму, ядро, пластиды, хондриазомы, и наконец, клеточный сок (рис. 2, 3 и 4).

Все эти части мы можем наблюдать непосредственно у живой клетки, но они имеют неодинаковое значение. Существует не мало растительных организмов, которые представлены одной единственной клеткой и потому

понятно, что если бы нам когда-либо удалось выяснить сущность организации клетки, то организация растений любой сложности уже не представила бы больших затруднений для анализа.

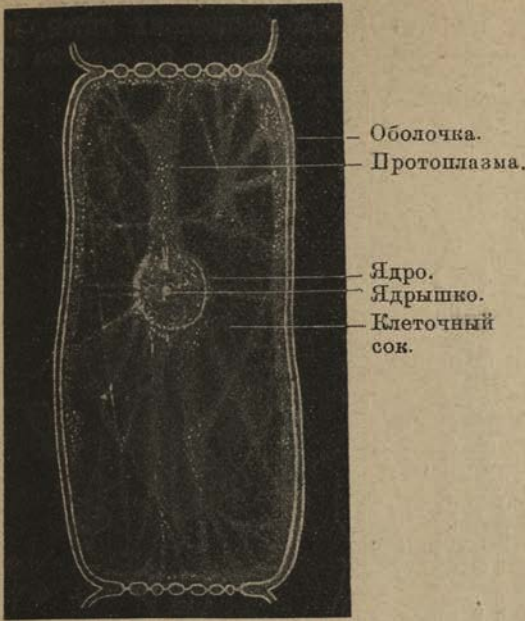


Рис. 2. Клетка.

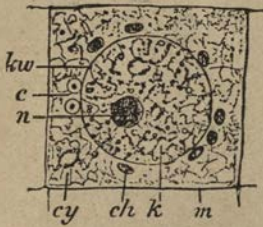


Рис. 3. Эмбриональная клетка из вегетативной верхушки семяногорастения; *k*—ядро, *kw*—оболочка ядра, *n*—ядрышко, *cy*—цитоплазма, *ch*—хроматофоры, *m*—клеточная оболочка. Представлено несколько схематично. Увелич. около 1000.

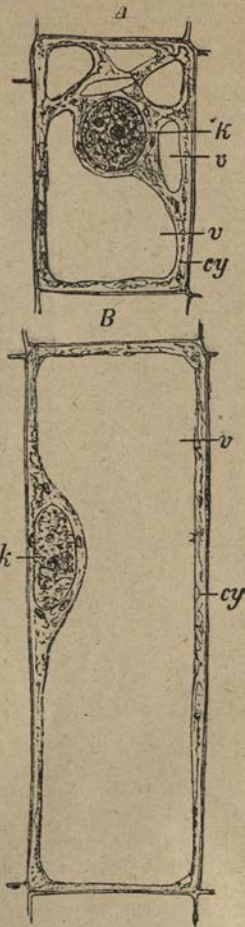


Рис. 4. Две отдельные клетки из нарастающей верхушки побега семяногорастения, на различном расстоянии от верхушки: верхняя — помоложе, нижняя — постарше; *k*—ядро, *cy*—цитоплазма, *v*—вакуоли. Отчасти схематизировано. Увелич. около 500.

Примером растительного организма, состоящего из одной клетки, может служить любая из, так называемых, одноклеточных зеленых водорослей, например, *Chlorella*.

Chlorella включает все перечисленные ранее составные части клетки. Но зеленые водоросли дают нам примеры также и клеток, содержащих все части, за исключением оболочки. У некоторых нитчатых зеленых водорослей, например, у *Oedogonium*, на определенной стадии развития содержимое клеток выходит наружу, в окружающую водоросль воду, и начинает в ней быстро двигаться при помощи особых бесцветных нитей, называемых ресничками. Такие движущиеся тельца *Oedogonium* бота-

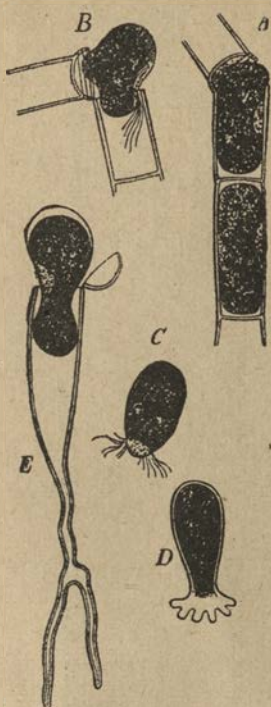


рис. 5. Образование зооспор у *Oedogonium*; A, B—из старой нити, C—зооспора, D—начало проростания ее. Увелич. 350.

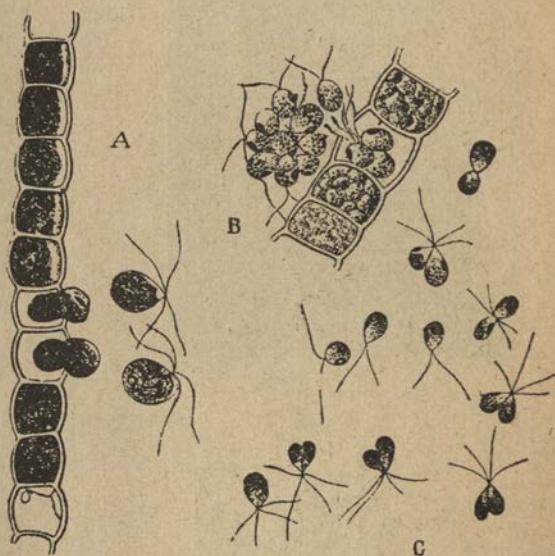


рис. 6. Образование зооспор у *Ulothrix*; A—крупных зооспор с 4 ресничками, в B—мелких гамет с 2 ресничками. Последние проростают лишь после копуляции C.

ники называют зооспорами или бродяжками. Строение тела этих зооспор можно рассмотреть под микроскопом, если прибавить к воде, где они находятся, небольшое количество фиксирующей жидкости, напр., йода, чтобы прекратить движение. В таком случае ясно будет видно, что зооспоры лишены оболочки, хотя и содержат остальные составные части клетки (рис. 5 и 6).

Если проследить судьбу зооспор, то оказывается, что по истечении некоторого времени движение их прекращается и они начинают превращаться в ряд клеток, покрытых оболочками, как это имеет место у взрослых нитчатых индивидов водоросли. Образование новой оболочки можно

вызвать также в клетках, уже покрытых оболочкой. Можно, напр., при помощи водоотнимающих веществ вызвать в клетках зеленой нитчатой водоросли явление плазмолиза, т. е. сжатие внутреннего содержимого, при чем последнее отстает от оболочки. При соответствующей постановке опыта можно наблюдать, что сжатое содержимое клетки выделяет на своей поверхности новую оболочку (рис. 13).

Только что указанные примеры убеждают нас в том, что оболочка вовсе не является необходимым жизненным элементом растительной клетки; она представляет собой лишь продукт жизнедеятельности содержимого и в известных случаях может отсутствовать.

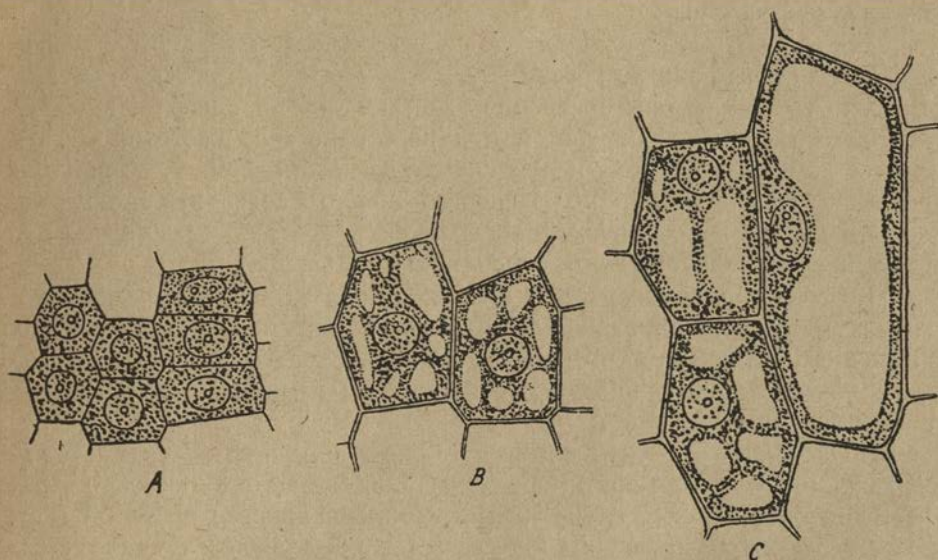


Рис. 7. Образование клеточного сока в коре корня *Fritillaria*; *A* — самые молодые клетки в кончике корня еще без сока, *B* — в 2 мм. от кончика, *C* — в 8 мм. Увелич. 550.

Точно также может отсутствовать в клетке и клеточный сок. Если мы будем следить за развитием клеток в, так назыв., точке роста, скажем, стебля или корня высшего растения, то найдем, что у очень молодых клеток все содержимое состоит только из протоплазмы с ее включениями; вакуоля же с клеточным соком появляется позднее (рис. 7).

Не абсолютно необходимым элементом клетки являются также и пластиды. Если мы проанализируем строение обыкновенных дрожжей, то увидим, что этот одноклеточный организм совершенно лишен пластид, которые обычно заключают красящие вещества.

Наконец, у довольно многочисленной группы растительных организмов, известных под именем бактерий, отсутствует ясно сформированное ядро.

Что касается хондриозом, то абсолютная необходимость их присутствия в клетке, как элемента ее организации, еще не доказана и в настоящее время подвергается исследованию.

Идя только-что указанным путем исключения, мы приходим, таким образом, к выводу, что главным и необходимым носителем жизненных свойств клетки является протоплазма. Следовательно, если бы нам удалось выяснить истинную сущность организации живой протоплазмы, то мы могли бы построить любой организм.

Прежде чем перейти к более полной характеристике отдельных составных частей клетки, скажем несколько слов о клеточной теории строения организмов вообще.

Выше уже было указано, что в действительности клетка является как бы кирпичем при построении тела всякого многоклеточного растения. Подобно тому, как при постройке здания кирпичи скрепляются друг с другом особым цементом, так и при постройке тела растения оболочки клеток связываются особым межклеточным веществом, играющим роль цемента. Это межклеточное вещество можно растворить, не нарушая целости клеточных оболочек, и тогда часть растения, подвергнутая такой операции, распадается на отдельные клетки.

Подобный опыт совершенно наглядно показывает, что клетка служит элементарной биологической единицей при построении всякого многоклеточного растения и что по существу последнее представляет собой лишь соединение в одно целое большего или меньшего числа сцементированных клеток.

Положение это подтверждается также и историей развития каждого многоклеточного растения. Индивидуальная жизнь каждого такого растения начинается с одной клетки, а самый процесс развития в сущности сводится к умножению числа клеток производных от первоначальной и расположению этих клеток по некоторому определенному плану.

Наконец, организмы самого простого строения из известных в настоящее время также представляют собой свободно живущие отдельные клетки.

Таким образом, мы вправе считать клетку основной единицей строения всякого растительного организма вообще.

После того, как Шванн (в первой половине XIX века) показал, что и животные организмы строятся из клеток, в существенных чертах сходных с растительными, клеточная теория оказалась приложимой ко всем организмам вообще, растительным и животным. В настоящее время она пользуется общим признанием как в ботанике, так и в зоологии. Нельзя, однако, не указать, что в растительном царстве наблюдается как бы отступление от общего плана построения сложного организма. Как уже сказано, усложнение организации обычно начинается с увеличения числа клеток, входящих в состав организма; это увеличение числа затем сопровождается изменениями в форме клеток, вследствие чего отдельные части организма приобретают неоднородное строение. Но слагающие организм клетки сохраняют свое основное простое строение.

оставаясь в то же время микроскопически малыми. У некоторых растений, однако, наблюдается стремление увеличить объем клетки, придать отдельным частям ее характер органов и создать из одной клетки организм, который во внешнем расчленении тела не уступал бы многоклеточному. Так, например, встречающаяся у нас зеленая водоросль *Botrydium* состоит из одной клетки; но она явственно разделяется на две разные части, из которых одна в форме пузырька является надземной, а другая в форме разветвленных волосков играет как бы роль корней и служит для укрепления растения в земле (рис. 8).

Еще более сложна дифференцировка разных частей клетки у морских водорослей из рода *Caulerpa*.

Форма тела этих водорослей вполне имитирует форму тела высших растений; здесь мы находим ползучий стебелек, напоминающий корневище высших растений, отмирающий с одного конца и нарастающий с другого; затем, выросты, играющие роль корней, которыми водоросль прикрепляется к морскому дну и, наконец, выросты надземные, дру-



Рис. 8. Одноклетная водоросль *Botrydium granulatum*. Увелич. 30.

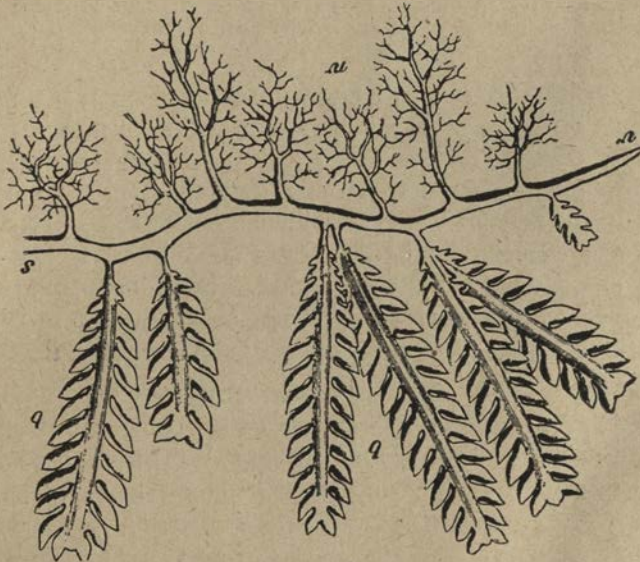


Рис. 9. Одноклетная водоросль *Caulerpa crassifolia*, в ест. велич.; *w* — корешки, *v* — точка роста стебля *s*, *b* — листья.

того сорта, напоминающие листья разных очертаний, смотря по виду водоросли (рис. 9).

Внутри этой сложно дифференцированной клетки совершенно нет сплошных перегородок, а есть лишь сложная система перекладин или балок, поддерживающая стенки одной общей внутренней полости.

Из наших распространенных зеленых водорослей-нитчаток есть одна — вошерия, которая также построена по этому типу; длинные ветвистые нити ее лишены внутренних перегородок.

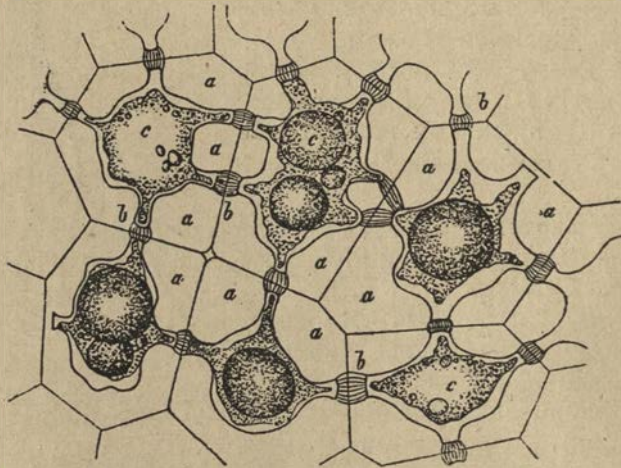


Рис. 10. Сквозное сообщение клеток в белке пальмы *Aegsa oleracea*. Разрез обработан был хлорцинкпиком. В разбухшей оболочке *a* концы поровых каналов связаны нитями плазмы в *b*. Увелич. 620.

У всех подобных только-что описанным примерам растений мы не можем не видеть стремления живой материи пойти по иному пути в строении организма; правда, число таких, по выражению *Сакса*, неклеточных растений невелико и все они принадлежат к довольно низкоорганизованным формам; тем не менее существование их ясно показывает нам, что обычный тип клеточного строения вовсе не есть единственно возможный или единственно целесообразный. Если неклеточные растения остались на относительно низкой ступени эволюции, то это еще не значит, что эволюция их задержалась именно, благодаря их особому строению.

Нельзя не упомянуть также и о том, что строя свое тело из замкнутых, спаянных друг с другом клеток, растение, однако, стремится установить сквозное сообщение между ними при посредстве особых отверстий в оболочке, через которые проходят нити протоплазмы. Таким образом, пойдя по пути клеточного строения, растение тем не менее как бы ограничивает основной его принцип — в сторону строения неклеточного (рис. 10).

С теоретической точки зрения большой интерес представляет также вопрос, действительно ли клетка является предельной биологической единицей в постройке организма. Как мы видели, строение клетки оказывается по существу довольно сложным даже у таких простейших одноклеточных организмов, какими являются, например, некоторые водоросли, грибы и бактерии. Трудно думать, чтобы подобная организация могла возникнуть внезапно; гораздо более вероятной представляется мысль, что она слагалась постепенно и что, следовательно, в состав клетки входят более мелкие и простые биологические единицы. Некоторые фактические данные говорят, действительно, в пользу этой мысли; однако, данных этих далеко еще недостаточно, чтобы можно было уже теперь оставить клеточную теорию и перейти к новой.

Что касается внешней формы клетки, то она оказывается чрезвычайно разнообразной даже у одноклеточных организмов, каковы, например, многие водоросли. Впрочем, довольно часто у свободных клеток наблюдается шаровидная или близкая к шаровидной форма. Эту форму, однако, вряд ли можно считать основной. У высших растений в точке роста самые молодые клетки имеют форму многогранников, из которых впоследствии при раз'единении клеток получаются формы, приближающиеся к шару.

Первоначальная исходная форма клетки впоследствии, по мере роста и развития, может подвергаться весьма большим изменениям, вследствие неодинаково быстрого роста разных участков оболочки. Обычно отличают два типа клеток, входящих в состав тканей у многоклеточных растений: клетки паренхимные, у которых рост оболочки совершается равномерно по всем направлениям, и клетки прозенхимные, у которых рост происходит, главным образом, в одном направлении, именно в длину. От этого клетка получает вытянутую цилиндрическую или веретенообразную форму, заостренную на обоих концах. Такую форму обычно имеют, например, клетки, образующие древесину у высших растений. Но нередко клетки принимают самую причудливую форму, вследствие образования всевозможных выростов оболочки и разветвления их. Особенно разнообразна форма клеток у волосков, покрывающих разные органы высших растений.

Если не считать неклеточных растений, то чаще всего величина клеток может быть характеризована термином «микроскопическая»; но из этого общего правила существует не мало и исключений. Так например, нити ваты, представляющей собой одноклеточные волоски на семенах хлопчатника, достигают 2 дюйм. длины. У харовых водорослей, например, у рода *Nitella* каждое междоузлие стебля, достигающее до 15 сантим. длины, образовано одной клеткой. Очень крупные клетки, хорошо видимые невооруженным глазом, наблюдаются также в мякоти плодов многих высших растений; типичными примерами может служить мякоть апельсинов, лимонов, арбуза и т. п.

ГЛАВА II.

Протоплазма и ее химический состав.

Путем последовательного анализа мы уже убедились, что истинной носителем жизненных свойств клетки является протоплазма, т. е. та бесцветная полужидкая масса, которая в молодых клетках выполняет всю полость, а позже выстилает у них слоем разной толщины оболочку изнутри. Так как сущность отличия живого организма от мертвой среды лежит в организации протоплазмы, то, естественно, напрашивается мысль, не обуславливается ли эта особая организация присутствием какого-либо специфического химического элемента в протоплазме. Ответ на этот вопрос может, конечно, дать химический анализ протоплазмы и тех частей клетки, которые являются продуктами ее жизнедеятельности.

Нужно заметить, что до начала XIX в. в химии господствовало виталистическое представление о веществах, входящих в состав животных и растений. Вещества эти назывались органическими и предполагалось, что образование их в живых организмах совершается при ближайшем участии особой жизненной силы. Только в 1824 г., после того, как химику *Велеру* удалось приготовить в условиях обычного химического опыта мочевины, рушилась химическая грань между органическими и неорганическими веществами, и органическая химия вошла в рамки химии общей.

С тех пор синтез органических веществ в лабораториях химиков приобрел право гражданства и, судя по сделанному в этом направлении колоссальному прогрессу, мы вправе надеяться, что все входящие в состав живых организмов вещества могут быть приготовлены в условиях лабораторного опыта. Таким образом, очень вероятной становится мысль, что в природной лаборатории организма нет ничего такого, чего нельзя было бы осуществить или заменить приемами искусственной лабораторной техники.

Нельзя, однако, не сознаться, что современная техника химического анализа неприменима к живому организму; анализ начинается с убивания организма и производится над мертвым остовом его. Таким образом, если бы на самом деле оказалось, что между живым и мертвым организмом существует определенное химическое отличие и что самый процесс умирания выражается некоторой химической реакцией, то современная методика химического анализа пока остается бессильной определить эту реакцию и установить химическое отличие между жизнью и смертью.

Если же мы говорим о химическом анализе протоплазмы, то нужно понимать, что речь идет об анализе мертвого остова протоплазмы, лишенного характерных прижизненных свойств. Очень многочисленные качественные анализы растений не могли установить присутствия в них какого-либо особого элемента, который не встречался бы в минеральном остове земли. Мало того, опыт показал, что из всех элементов, встречающихся на земле, только немногие являются абсолютно необходимыми для

ностроения тела растения. Эти элементы суть: С, Н, О, N, S, P, Са, Mg, К, Fe; для некоторых растений необходимыми, повидимому, являются также Cl и Si.

Но наряду с этими элементами в теле растения можно встретить и много других присутствие которых не является абсолютно необходимым. Возможно, что если бы было произведено специальное исследование, то быть может были бы найдены решительно все элементы, встречающиеся вообще на земле. Что касается количественного соотношения элементов в теле растения, то его можно иллюстрировать нижеследующими цифрами, полученными путем так наз. элементарного анализа:

	В % от сухого веса, получаемого высушиванием при 100° С.				
	С	О	Н	N	Остальные элементы
Зерновки пшеницы . .	46,1	43,4	5,8	2,3	2,4
„ овса	50,7	36,7	6,4	2,2	4,0
Ржаная солома	49,9	40,6	5,6	0,3	3,6
Клубни картофеля . .	44,0	44,7	5,8	1,5	4,0
Семена гороха	46,5	40,0	6,2	4,2	3,1
Листья свекловицы . .	38,1	30,8	5,1	4,5	21,5

Эти цифры показывают, что количественное соотношение между различными элементами у разных растительных объектов колеблется в довольно широких пределах. Во всяком случае, по количеству первое место принадлежит углероду, за ним следует кислород; в гораздо меньших количествах содержатся водород и азот и в еще меньших остальные элементы.

Само собой разумеется, что элементарный анализ, указывающий только количества элементов, не может решить вопроса о принципиальном значении отдельных элементов. Лучшим критерием в этом отношении является характер химических соединений, в которых комбинируются отдельные элементы. Число этих соединений растительного происхождения, однако, настолько велико, что систематическая классификация их и точное определение состава есть дело отдаленного будущего; в настоящее время возможно лишь наметить несколько групп органических соединений, которые легко обнаружить в каждом растительном организме. В пределах каждой группы одни из соединений изучены с достаточной полнотой, тогда как другие, напротив, мало или вовсе не исследованы.

Общим свойством соединений, входящих в состав тела растений, является присутствие потенциальной энергии, которую легко перевести в тепловую путем окисления кислородом (сжиганием).

С физиологической точки зрения рассматриваемые соединения можно распределить в следующие группы:

1. Белковые вещества — чрезвычайно сложные соединения в состав которых входят С, Н, О, N, S, а иногда и Р. Соединениям этой группы присуща способность вступать в сочетания друг с другом, а также с соединениями других типов, при чем в результате получаются сложнейшие соединения, известные под названием *протеидов*.

2. Углеводы, в состав которых входят С, Н и О, при чем наевое отношение между Н и О такое же, как в воде, откуда произошло и название их.

Углеводы, в свою очередь, распадаются на *моносахариды*, куда принадлежат *гексозы* (глюкоза, маниоза, левулеза, галактоза) и *пентозы* (ксилоза, арабиноза), названные по числу атомов С в частице; *дисахариды* (тростниковый сахар, молочный сахар, мальтоза), распадающиеся при гидролизе на две частицы гексоз; *полисахариды* (крахмал, инулин), дающие при гидролизе несколько частиц гексоз, а иногда и пентоз. К углеводам примыкает группа веществ, называемых *слизями* и *камедями*.

3. *Органические кислоты* — очень многочисленная и разнообразная, группа органических соединений, характеризующаяся присутствием кислотного радикала, COOH , и способностью образовывать соли. Многие из органических кислот впервые были найдены в растениях, на что указывают их названия, как напр., *щавелевая*, *яблочная*, *лимонная*, *винная* и проч.; очень часто в растениях находятся первые члены кислот жирного ряда, как *муравьиная*, *уксусная*, *пропионовая*, *масляная*.

Особую группу образуют так называемые *аминокислоты*, которые происходят замещением в кислотах жирного ряда одного водорода группой NH_2 ; таковы, например, *аспарагиновая кислота*, *лейцин*, *аланин* и проч. Очень распространены также производные аминокислот, у которых водный остаток (НО) карбоксила замещен NH_2 ; это так наз. *амиды*, как напр., *аспарагин*, *глутамин* и проч.

4. *Липоиды* — обширная группа соединений, характеризующихся легкой растворимостью в серном эфире; сюда относятся прежде всего, растительные жиры или масла, представляющие собой *глицериды* жирных кислот, главным образом *пальмитиновой*, *стеариновой* и *олеиновой*; затем, различные воскообразные вещества, представляющие *эфиры глицерина* и друг. спиртов. Липоидами в тесном смысле этого слова называются обычно *фосфорсодержащие лецитины* и *несодержащие фосфора холестеринны*.

5. *Глюкозиды* — соединения, характеризующиеся способностью при разложении давать гексозы и вещества ароматического ряда; таковы, например, *амигдалин*, дающий глюкозу, *масло горьких миндалей* и *синильную кислоту*, *салицин*, разлагающийся на *салигенин* и глюкозу.

К группе *глюкозидов* тесно примыкают также *дубильные вещества*, дающие характерную красочную реакцию с солями железа.

6. **Пигменты** — вещества различного химического состава, обладающие характерными оптическими свойствами.

7. **Эфирные масла и смолы.** — Эфирные масла представляют соединения чрезвычайно разнообразного состава, придающие растениям специфические запахи. С химической точки зрения различают: а) группу углеводов терпенов, встречающихся, например, в скипидаре, масле миртовых, масле зонтичных и др.; сюда же относится каучук; б) группу веществ, содержащих кислород, как камфора; в) группу веществ, содержащих серу, как напр., пахучие масла различных крестоцветных, масло лука и проч.

Эфирные масла характеризуются большой летучестью и легкой окисляемостью. Продуктами окисления эфирных масел являются смолы; это опять довольно обширная группа мало изученных соединений, вырабатываемых растениями иногда в очень больших количествах. Естественные растворы смол в эфирных маслах называются **бальзамами**.

8. **Алкалоиды** — очень оригинальная группа органических соединений, характеризующихся основными свойствами и способностью образовывать соли. Алкалоиды придают многим растениям ядовитые свойства.

Многие отдельные соединения из только-что перечисленных групп в настоящее время вполне изучены и хорошо известны как со стороны состава, так и со стороны химических условий их образования. Тем не менее, большинство еще ждет систематического исследования и точного определения состава. Спрашивается теперь, какие же из этих соединений непосредственно входят в состав живой протоплазмы и являются совершенно необходимыми для построения ее? Биохимия на этот вопрос до сих пор не может дать точного ответа.

Дело в том, что в огромном большинстве случаев протоплазму нельзя отделить от продуктов ее жизнедеятельности и получить ее в чистом виде в достаточном для анализа количестве.

Главным препятствием для механического отделения протоплазмы является мощное развитие оболочек в клетках большинства растений. Есть, однако, организ-

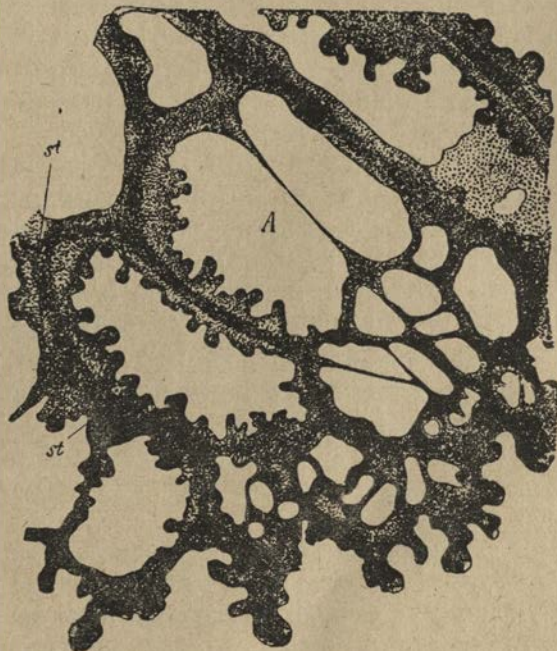


Рис. 11. А — плазмодий *Didymium leucopus*. Увелич. в 350 раз.

мы, относимые к группе миксомицетов, которые на известных стадиях развития представляют большие скопления голрой протоплазмы, называемые п л а с м о д и я м и (рис. 11, а).

Химический анализ плазмодиев *Fuligo septica*, произведенный Рейнке, дал следующие результаты:

Воды в свежем материале до 80%.

На 100 частей сухого вещества оказалось:

Белков, содержащ. фосфор (пластидов и нуклеинов), около	40,0%
Белков, не содержащ. фосфора	15,0%
Аминокислот	1,5%
Жиров	12,0%
Лецитина	0,3%
Холестерина	2,0%
Углеводов	12,0%
Смол	1,5%
Солей органических и неорганических кислот	7,0%
Неопределенных веществ	8,7%
	100%

Как видно из приведенных цифр, плазмодии миксомицета содержат весьма разнообразные вещества, и химик не в состоянии определить, каким именно веществам протоплазма обязана своими жизненными свойствами. Если бы мы вздумали руководствоваться в качестве критерия количеством, то оказалось бы, что самым важным веществом в составе плазмодия является вода, содержание которой достигает 80%. Без сомнения, вода абсолютно необходима для протоплазмы и внешнее проявление жизненных свойств последней становится возможным только при содержании некоторого определенного количества воды. Вряд ли, однако, кому-либо пришло бы в голову считать воду именно тем веществом, которому организм обязан своей специфической организацией.

Вместо количественного критерия можно было бы применить другой, а именно: определить, какие именно вещества свойственны только живой протоплазме и какие являются лишь продуктами ее жизнедеятельности, входящими в состав мертвого остова клетки. К сожалению, применение этого критерия в настоящее время невозможно именно потому, что химический анализ еще не обладает необходимой тонкой техникой.

Приходится, в конце концов, ограничиваться не прямыми данными анализа, а различными косвенными соображениями и данными. На основании этих соображений считают обычно, что важнейшими веществами, входящими в состав протоплазмы, являются белковые вещества или, короче, белки.

До настоящего времени еще не удалось установить химической формулы и строения частицы хотя бы одного представителя белков. Существует, однако, несколько качественных красочных реакций, по которым можно определить присутствие белков даже при очень малом их количестве. Эти реакции суть:

1. Реакция *Риснайля* — красное окрашивание от сахара и серной кислоты.
2. Реакция *Мюлиша* — фиолетовое окрашивание от прибавления нафталя и крепкой H_2SO_4 .
3. Ксантопротеиновая реакция — нагревание с крепкой HNO_3 вызывает желтое окрашивание.
4. Реакция *Миллона* — кипячение с раствором азотнокислой ртути, содержащим примесь азотистой кислоты, вызывает красное окрашивание.
5. Биуретовая реакция — сине-фиолетовое окрашивание от медного купороса и едкой щелочи (KON или NaOH).
6. Реакция на серу — при кипячении белка с едкой щелочью (NaOH) и солью свинца выпадает черный осадок сернистого свинца.

Нельзя не заметить здесь же, что только биуретовая реакция обусловливается, повидимому, всей частицей белка, а остальные зависят от некоторых определенных звеньев ее.

Общим свойством истинных белков является их способность разбухать в воде и свертываться, т. е. выпадать из раствора в осадок при повышении температуры до кипения, действии спирта, сильных минеральных кислот, реактивов на алколоиды (фосфорно-вольфрамовая кислота, танин и проч.).

Свертывание обыкновенно сопровождается глубоким изменением строения частицы белка; действием некоторых солей (например, сернокислым аммонием) удается получать белок в осадке нередко в кристаллической форме без существенного изменения частицы его. Этот метод называется *в с а л и в а н и е м* белков. Хотя белки и считаются не без основания существенной составной частью протоплазмы, однако, отсюда нельзя делать вывода, что протоплазма есть ничто иное, как водный раствор белков.

Растворы белков встречаются и в клеточном соке, при чем нередко белок выпадает из таких растворов в форме кристаллов в живой клетке; но этот белок оказывается лишенным жизненных свойств, вследствие чего некоторые ученые предлагают различать мертвый и живой белки в теле растения.

Однако, в чем именно заключается химическое отличие живого белка от мертвого, мы не знаем; высказанные же некоторыми учеными предположения до сих пор не получили фактического обоснования.

Чрезвычайная сложность белковой частицы и ее необыкновенная химическая подвижность вполне отвечают той роли, которую должны выполнять белковые соединения в построении живой протоплазмы. При современном состоянии наших знаний, однако, мы не можем быть уверены, что для построения протоплазмы достаточно одних белковых соединений; возможно, что в состав ее входят также и другие соединения. быть может, даже еще совершенно неизвестные химикам.

ГЛАВА III.

Физическое строение протоплазмы. Движение протоплазмы, как признак ее жизненного состояния. Отличительные свойства проницаемости живой протоплазмы. Явление плазмолиза. Раздражительность протоплазмы.

Если нет возможности установить химические признаки жизненного состояния протоплазмы и ее организации, то быть может такие признаки может дать анализ ее физического строения. В самом деле, отмирание протоплазмы может быть вызвано даже резким нарушением ее физической структуры, например, механическим раздавливанием клетки.

Было сделано не мало попыток определить физическую структуру протоплазмы при помощи микроскопического исследования. Зоологи нашли, например, что живая протоплазма животных имеет определенную постоянную структуру в виде сочетания мельчайших зернышек (гранул) или фибрилл (*Fybrillae*), связанных в сеть, или структуру в виде пены, состоящей из мельчайших замкнутых ячеек. Ботаники, напротив, полагают, что структура протоплазмы растений непостоянна: она может быть сетчатой, фибриллярной, ячеистой или даже гомогенной. Некоторые наблюдатели полагают, что протоплазма является жидкостью, в которой разнообразные вещества частью растворены, а частью взвешены. В последнее время начинают склоняться к мысли, что протоплазма представляет собой коллоидальный раствор.

В прежнее время, по предложению *Грэма (Graham)*, различали два типа веществ: кристаллоиды — вещества, способные кристаллизоваться и проходить через поры животных перепонки, и коллоиды — вещества, аморфные, трудно проходящие или вовсе не проходящие через перепонки. Позднейшие исследования показали, однако, что одно и то же вещество может проявить коллоидные или кристаллоидные свойства в зависимости от дисперсности, т. е. раздробления его на частицы разной крупности. Для соединений сложного состава пределом дисперсности является распадение на ионы, наблюдаемое в растворах. Более крупные единицы получаются в том случае, когда вещество раздробляется на отдельные частицы, представляющие комплексы ионов. Еще более крупные массы получаются в том случае, когда вещество раздробляется на комплексы молекул; так как в каждой отдельности число молекул может возрастать, то в конце концов получаются крупинки вещества, различаемые невооруженным глазом.

О степени раздробления вещества можно судить при помощи фильтрации; так, например, обыкновенный фильтр из шведской бумаги задерживает частицы до 5 μ в диаметре; уплотненные фильтры *Schleicher* и *Schüll* № 602 задерживают частицы до 2 μ , а фильтры *Pucall* до 0,2 и 0,4 μ в диаметре. Более мелкие частицы проходят через эти фильтры; но они могут быть задержаны так называемыми ультрафильтрами *Bechold*, которые получаются пропитыванием фильтровальной бумаги коллоидумом различной крепости.

В том случае, когда частицы вещества очень мелки, напр., когда они представлены ионами или молекулами, получаются так называемые молекулярные растворы; в этих растворах растворяющееся вещество распределяется в промежутках между частицами растворителя. Если же частицы вещества крупнее этих промежутков, то они оказываются взвешенными в растворителе; это и будет коллоидальный раствор данного вещества.

Из изложенного ясно, что коллоидальные растворы, смотря по величине взвешенных частиц, могут представить длинную цепь градаций, прямикающую с одной стороны к молекулярным растворам, а с другой к тем микроскопическим эмульсиям и суспензиям, которые получаются, например, при грубом смешении масла или извести с водой.

Опыт показывает, что сложно построенные органические вещества и особенно белки дают обыкновенно всевозможные градации коллоидальных растворов.

В тонком коллоидальном растворе нельзя видеть взвешенных частиц даже при помощи самого сильного микроскопа; присутствие их удается наблюдать лишь при помощи отраженного света, например, в ультрамикроскопе, но для этого необходимо, чтобы величина частиц была больше $0,4 \mu$ ($1 \mu = 0,000\ 001$ миллим.).

При достаточной крупности взвешенных частиц коллоидальные растворы в проходящем свете опалесцируют, т. е. представляются мутными, так как часть лучей не проходит через раствор, а отражается взвешенными твердыми частицами. При изменениях условий среды коллоидальные растворы показывают характерное разделение на две фазы: более жидкую, представляющую раствор твердых веществ в воде и более твердую, образуемую растворением воды в твердом веществе, при чем прежний раствор (гидрозоль) принимает консистенцию желатины (гидрогель). Твердые части могут при этом принять форму ячеек, фибрилл или зерен соответственно тем картинам, которые открывает микроскоп в живой протоплазме. В живой гомогенной протоплазме можно вызвать образование подобных структур легким подавливанием, действием слабых щелочей и друг. средствами, не вызывающими ее отмирания; любопытно, что по истечении некоторого времени структуры эти могут совершенно исчезнуть.

Ультрамикроскопические наблюдения открывают в живой протоплазме мелкие частицы, так наз. ультрамикроны, находящиеся в постоянном движении; другие исследователи, однако полагают, что живой остов протоплазмы не имеет определенной структуры, а ультрамикроны являются лишь включениями, подобно заметным в микроскоп частицам (микрозомам). Зернистая, фибриллярная и ячеистая структуры могут быть получены по данным *Фишера* действием на белки живой протоплазмы определенных химических агентов, вызывающих ее отмирание; но эти структуры являются результатами свертывания белков и оказываются неспособными к возврату в прежнее состояние раствора.

Так как входящие в состав протоплазмы белки, протенды и липоиды обладают ярко выраженной способностью образовывать коллоидальные растворы, то очень возможно, что и живой протоплазме присущи все свойства подобного раствора. Очень возможно далее, что коллоидальность является необходимым условием для осуществления всех тех сложных и разнообразных физико-химических процессов, которые разыгрываются в живой протоплазме. Отсюда, однако, нельзя делать вывода, что сущность организации протоплазмы исчерпывается ее коллоидальностью; коллоидальность вовсе не есть исключительная принадлежность живой протоплазмы, но, как уже замечено выше, она представляет лишь определенное физическое состояние разнообразных химических соединений.

Подводя итог современным данным о строении протоплазмы, мы не можем не прийти к выводу, что ни химический анализ, ни микроскопические и ультрамикроскопические наблюдения до настоящего времени еще не открыли нам ни одного признака, по которому мы могли бы определить, в чем заключается отличие живой протоплазмы от мертвой и какое внешнее выражение имеют те черты организации, которые теснейшим образом связаны с сущностью жизни.

Не зная, в чем заключается истинная причина смерти протоплазмы, мы можем, однако, определить момент ее отмирания, так как живая протоплазма отличается некоторыми свойствами, исчезающими вместе с жизнью. Наиболее ярким из этих свойств является движение. Раньше уже была речь о движении зооспор у зеленых водорослей; подобным же движением обладают мужские половые клетки или так называемые сперматозоиды у водорослей, мхов, папоротников и некоторых голосемянных растений.

Во всех этих случаях движение осуществляется помощью особых протоплазменных выростов или так называемых жгутиков или ресничек.

Далее, у группы грибов, наз. миксомицетами, на известной стадии развития скопления голой плазмы или плазмодии обнаруживают движение, которое называется амебoidalным или метаболическим. Сущность этого движения сводится к тому, что комочек протоплазмы меняет свои очертания, выпускает тонкие нити, называемые псевдоподиями, которые втягиваются на одних местах и вырастают на других.

Наконец, нередко также случаи движения протоплазмы в клетках покрытых оболочками. В настоящее время различают двоякого рода движение плазмы в клетках: первичное, которое существует уже в неповрежденном растении и обнаруживается сразу, и вторичное, которое наступает лишь спустя некоторое время чаще всего под влиянием повреждения соседних клеток или же резких изменений в условиях нагревания, освещения и т. п.

Вторичное движение наблюдается чаще; таково, например, движение плазмы в листьях *Vallisneria*, *Elodea* и др.

Первичное движение встречается в волосках некоторых растений, пыльцевых трубках, в клетках некоторых водорослей (хары). Первичное и вторичное движение может быть двух типов: вращательное, когда слои протоплазмы как бы вращаются под оболочкой клетки, и струйчатое, когда плазма движется струйками по тяжам, проходящим от одного к другому краю клетки. Вращательное движение наблюдается в тех случаях, когда вакуоля с клеточным соком занимает в клетке большую часть ее полости, а плазма образует лишь постенный слой. Струйчатое движение свойственно тем клеткам, в которых клеточный сок группируется в нескольких вакуолях, а плазма, помимо постенного слоя, образует также тяжи или нити, пересекающие полость клетки от одной стенки к противоположной.

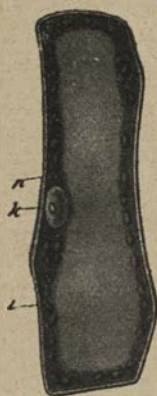


Рис. 12. Одна клетка из мякоти листа *Vallisneria spiralis*; *n* — протоплазма, *k* — ядро, *l* — хлорофильные зерна. Вращательное движение протоплазмы.



Рис. 13. Одна клеточка из волоска *Tradescantia virginica*. Струйчатое движение протоплазмы.

Примерами вращательного движения могут служить листья *Elodea*, корневые волоски лягушечника, *Hydrocharis morsus ranae*, а также волоски, покрывающие завязь у *Oenothera*.

Во вращательном движении принимают нередко участие разные включения протоплазмы, а именно ядро и хроматозомы. Но во всяком случае наблюдение показывает, что движется не вся плазма: тонкий наружный однородный слой ее, как бы образующий вторичную оболочку, остается неподвижным. И в тех случаях, когда, как например, у харовых водорослей хроматозомы располагаются в этом слое, они остаются неподвижными. Как увидим ниже, этот так называемый г а л и н о в ы й слой протоплазмы, одевающий ее как со стороны оболочки, так и со стороны клеточного сока, играет чрезвычайно важную роль в разных физиологических процессах (рис. 12).

Хорошие примеры струйчатого движения дают волоски *Tradescantia virginica*, крапивы, тыквы, и друг. растений. Наблюдение показывает, что при струйчатом движении некоторые нити плазмы разрываются и втягиваются, — другие, напротив, образуются вновь, вследствие чего получается впечатление, что плазма в клетке перемещается, подобно пласмодиям миксомицетов (рис. 13).

Между вращательным и струйчатым движением существуют также переходные формы.

Абсолютная быстрота движения плазмы у растений невелика, обыкновенно 1,2 мм. в минуту, редко она доходит до 10 мм. в минуту.

Каковы ближайшие причины движения протоплазмы и его механизмы не знаем, несмотря на ряд сделанных попыток осветить это явление. Гофмейстер, например, указывал на то, что причиной движения является периодически изменяющаяся способность плазмы впитывать в себя воду. Фактически, однако, это представление остается недоказанным.

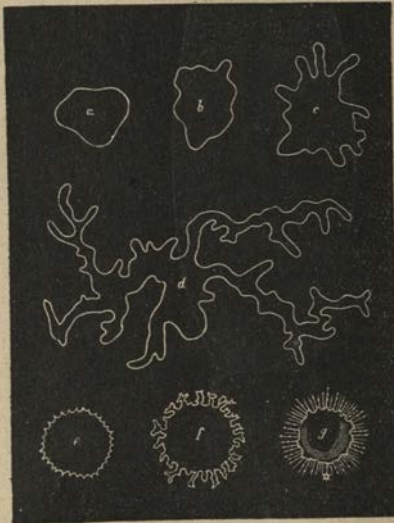


Рис. 14. Амебообразные капли масла.

В последнее время не мало было попыток объяснить движение плазмы местными изменениями поверхностного натяжения ее. Движение амебы отлично имитируется, например, движениями капли рыбьего жира на поверхности слабого раствора соды; вследствие происходящего на поверхности капли жира обмыливания и изменения поверхностного натяжения, капля постоянно меняет свои очертания и под микроскопом почти неотличима от амебы (рис. 14). Нельзя не сознаться, однако, что все подобные аналогии из мира физических явлений, оказались недостаточными для всестороннего объяснения движения протоплазмы.

Самой собой разумеется, что с отмиранием протоплазмы движение ее прекращается, а следовательно, явление движения может служить признаком того, что протоплазма жива. Однако, прекращение движения не всегда указывает на отмирание плазмы. Исследование показывает, что движение происходит лишь в определенных условиях, при несоблюдении которых оно может прекратиться, хотя протоплазма остается живой.

Одним из необходимых условий для движения протоплазмы является присутствие свободного кислорода в окружающей среде; так, например, если покрыть волосок, в котором совершается движение плазмы, маслом, то движение прекращается. Плазма плазмодия, находящаяся в неподвижном состоянии в воде, лишенной кислорода предварительным кипячением, приходит в движение, если впустить в воду несколько пузырьков

ков кислорода. Далее, движение совершается лишь в определенных температурных границах; около 0° оно прекращается, но тотчас прекращается и при нагревании объекта выше 40°. Подобное же временное оцепенение вызывают электрические токи и различные анестезирующие вещества, как хлороформ, эфир и проч. Существует, между прочим, любопытное показание, что электрическими токами можно вызвать в мертвой протоплазме движение, подобное движению живой.

Что касается значения движения протоплазмы для жизни клетки, то оно остается неясным; было высказано предположение, что движение должно ускорять обмен веществ; однако, у большинства растений протоплазма вовсе не обнаруживает столь быстрого движения, и последнее является скорее исключительной принадлежностью лишь немногих видов из разных групп растительного царства. Отсюда мы должны заключить, что быстрое движение протоплазмы не имеет всеобщего значения, как фактор ускорения обмена веществ.

Более общим внешним признаком, по которому мы можем определить отмирание протоплазмы, служит отношение ее к красящим веществам. Живая протоплазма, как показал еще *Нэгели*, обладает свойством не пропускать через себя красящие вещества, хотя бы они находились в растворе. Этим объясняется, например, почему в живом растении, могут находиться рядом клетки с окрашенным и бесцветным клеточным соком. Что указанное свойство принадлежит именно живой протоплазме, показывает следующий простой опыт. Если из корня красной свеклы, у которой пигмент находится в растворенном состоянии в клеточном соке, вырезать пластинку и погрузить ее в воду, то красящее вещество остается в клетках и не выходит в воду. Но стоит только убить протоплазму, например, нагреванием воды до 60—70°, как пигмент тотчас же выступит из клеток и окрасит воду. Обратное, если мы в окрашенную таким образом воду погрузим ткань с бесцветными клетками, то пигмент не войдет внутрь клеток, пока протоплазма остается живой; прибавив к воде сахара, мы можем заставить содержимое клеток сжиматься, при чем окрашенный раствор пройдет через оболочку и поместится между нею и протоплазмой, но последняя все же останется бесцветной. Наоборот, окрашивание протоплазмы наступает тотчас же, как только мы убьем ее нагреванием или другими способами. Способностью мертвой плазмы энергично впитывать в себя различные красящие вещества и в том числе анилиновые краски нередко пользуются для отличия очень мелких организмов от мертвого зернистого осадка. Этот прием, например, в широких размерах применяется в бактериологии при изучении очень мелких бактерий.

Мало проницаема живая протоплазма также и для целого ряда других веществ, легко проходящих через клеточные оболочки, как например, сахара, различные минеральные соли.

Таким образом, мы вправе заключить, что отмирание протоплазмы вызывает существенное изменение ее проницаемости для целого ряда веществ. Мы не будем пока входить в рассмотрение механизма прони-

наемости и связанных с ним явлений, так как рассмотрение это удобнее соединить с изучением общих условий поступления веществ из внешней среды в клетку.

Укажем лишь на очень распространенный, можно сказать, универсальный метод определения жизненного состояния протоплазмы, который основан на ее проницаемости. Метод этот сводится к искусственному воспроизведению в клетке явления плазмолиза.

Как уже было замечено раньше, в живой клетке внутреннюю часть полости занимает вакуоля с клеточным соком, а протоплазма образует стенный слой, прижатый к оболочке.

Клеточный сок представляет собой раствор целого ряда веществ, которые, как например, сахар, минеральные соли, обладают способностью притягивать воду из окружающей клетку среды. Если, следовательно, клетка находится в чистой воде, то последняя свободно проходит через оболочку и протоплазму, наполняет вакуолю соком и растягивает сначала протоплазму, прижимая ее к оболочке, а затем и самую оболочку. Отсюда в живой клетке создается известное давление со стороны содержимого на оболочку, которое наз. тургором. Давление это поддерживается только до тех пор, пока протоплазма остается живой и не пропускает через себя вещества, растворенные в клеточном соке.

При обильном содержании в клеточном соке сахара, как это имеет место, например, в сахаристых плодах при их созревании (виноград, сливы, черешни и проч.), величина тургора может превысить крепость клеточной оболочки и тогда последняя разрывается. По этой причине, например, лопаются созревшие ягоды винограда во время обильных и продолжительных дождей.

Искусственно, однако, можно легко уничтожить тургор и заставить содержимое клетки сжаться, если протоплазма жива. Для этого стоит

только клетку или ткань поместить в такой раствор водоотнимающих веществ, который будет крепче раствора клеточного сока. Если мы, например, погрузим нить спиригиры в достаточно крепкий раствор сахара или селитры, то по прошествии некоторого времени заметим, что живое содержимое отстало от оболочки и сжалось в полости клетки. Это явление отделения содержимого от оболочки и называется плазмолизом (рис. 15).

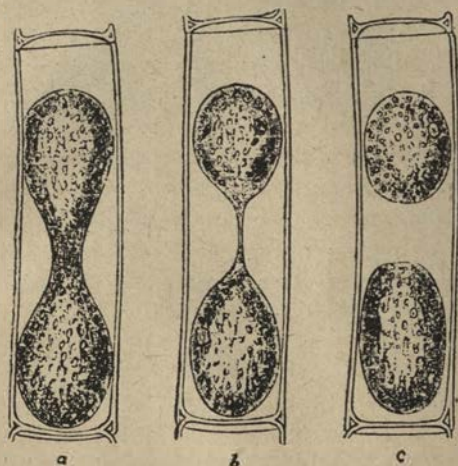


Рис. 15. Плазмолиз в клетке *Oedogonium*. Сжатое содержимое перетягивается надвое. Увелич. 350.

Сущность плазмолиза сводится к тому, что крепкий раствор сахара, окружающий клетку, притягивает воду из более слабого

раствора клеточного сока, так как вода свободно проходит через живую плазму, а растворенный в воде сахар не проходит через нее, то в конце концов устанавливается ток воды из клетки наружу. В результате вакуоля с клеточным соком уменьшается в объеме, и первоначально растянутый слой протоплазмы сокращается, отставая от оболочки. Если мы теперь переложим плазмолизированную нить спирогиры снова в чистую воду, то явление идет в обратном порядке: устанавливается ток воды в клетку, вследствие чего объем вакуоли увеличивается, и тургор восстанавливается.

Уменьшение и полное уничтожение тургора проявляется не только в сжимании содержимого клетки, но также и в сокращении оболочки, вследствие чего, например, длина плазмолизованного органа уменьшается. Общеизвестное явление завядания живых растений также основано на потере клетками тургора.

Опыт показал, что описанные явления плазмолиза можно вызвать лишь при сохранении тех свойств проницаемости протоплазмы, которые наблюдаются у нее при жизни; после отмирания проницаемость претерпевает существенные изменения и у мертвой протоплазмы явления плазмолиза вызвать нельзя. Поэтому, на практике опытом с плазмолизом обычно пользуются, чтобы определить, жива протоплазма или нет в тех случаях, когда этого сделать нельзя иными способами.

Поверхностный, прилегающий к оболочке и клеточному соку слой протоплазмы всегда отличается большой плотностью и отсутствием всякой зернистости.

Этот слой называют *кожистым* или *пленчатым*, или *гиалиновым* слоем; он настолько хорошо отличается уже при простом наблюдении от внутренних частей протоплазмы, что *Моль*, один из первых анатомов растений, принял его за особую азотистую оболочку клетки и назвал его *первичным мешечком*.

На самом деле, как убеждают опыты плазмолиза, кожистый слой имеет слизистую консистенцию. Проницаемость протоплазмы, повидимому, основывается на свойствах этого кожистого слоя, и потому он играет выдающуюся роль в восприятии клеткой разных веществ из окружающей ее среды. Любопытно, что кожистый слой, повидимому, обладает большей живучестью, чем остальная протоплазма; например, при действии крепких растворов солей (10% KNO_3), убивающих протоплазму, кожистый слой остается еще живым.

Наряду с движением и определенными свойствами проницаемости живой протоплазме присуща еще и чувствительность или раздражимость. Оба эти термина, однако, не поддаются точному краткому определению, так как с понятиями о раздражимости и чувствительности связан чрезвычайно обширный круг явлений, в которых выражается внешним образом жизнедеятельность организма.

Если мы наблюдаем, что при порезе листочка *Elodea* в клеточках соседних с поврежденными возбуждается движение протоплазмы, то мы говорим, что в основе этого явления лежит чувствительность ее к механическим повреждениям.

Точно также, если мы наблюдаем, что дыхание разрезанной на части луковицы обыкновенного лука совершается энергичнее, чем у луковицы неповрежденной, то опять говорим о проявлении чувствительности протоплазмы.

Понятие о раздражимости было введено в биологию еще в конце XVII в. *Галлером* и раздражимость считалась основным жизненным свойством.

Самое общее определение, которое можно дать раздражимости сводится к перефразировке определения организации. Раздражимость, таким образом, есть способность протоплазмы реагировать на воздействия разнообразных агентов физического и химического характера, при чем внешнее выражение реакции определяется не столько натурой раздражителя, сколько присущей живой протоплазме организацией. Отсюда понятно, что действие одного и того же агента может вызвать разнообразные реакции и, напротив, одна и та же реакция может получиться под влиянием различных раздражителей. В дальнейшем изложении нам придется встречаться с явлениями раздражимости или чувствительности протоплазмы, можно сказать, на каждом шагу, так как всю жизнедеятельность организма мы можем рассматривать как цепь реакций раздражимости, в основе которых лежит специфическая организация протоплазмы.

ГЛАВА IV.

Клеточное ядро. Его химический состав и физическое строение. Деление ядра. Значение ядра в жизни клетки.

Протоплазма не есть единственная носительница жизненных свойств в клетке; живыми элементами являются также ядро и пластиды. Правда, существуют одноклеточные организмы, как, наприм., бактерии, у которых мы не находим ни сформированного ядра, ни пластид; точно также у многоклеточных водорослей из группы циановых ядро и пластиды не настолько хорошо дифференцированы, чтобы можно было без всяких оговорок принять их существование. Таким образом, есть основания признать, что оба эти элемента суть образования вторичного характера, возникшие, как результат усложнения в организации первичной протоплазмы.

Клеточное ядро было открыто английским ботаником *Робертом Броуном* в 1833 г. С тех пор ядру было посвящено множество исследований, и целый отдел ботаники, наз. цитологией, можно сказать, вырос на исследованиях структуры ядра и ее изменений.

По своему химическому составу ядро близко к протоплазме, и в нем главную роль играют белки; но, повидимому, все же состав его сложнее состава плазмы. Микрохимические исследования дают основание думать, что в состав ядра входят несколько основных белковых соединений (нуклеоальбуминов). Кроме того, для ядра характерно присутствие так наз. нуклеинов; помимо С, Н, О, N и S, эти вещества содержат

еще фосфор. Возможно, что нуклеины представляют собой сочетания белков с фосфорной кислотой. Нуклеины легко растворяются в растворах поваренной соли, перевариваются трипсином и нерастворимы в пепсине; напротив, основное белковое вещество плазмы, называемое пластином, нерастворимо в соляных растворах и не переваривается ни трипсином, ни пепсином.

Кроме фосфора, ядро содержит также железо.

Ядро обладает способностью вбирать красящие вещества в более сильной степени, чем плазма; поэтому, на препаратах убитых и окрашенных клеток оно резко выделяется.

Форма ядра более или менее приближается к шаровидной, часто, однако, чечевицеобразно сплюснутая, а в длинных, прозенхиматических клетках веретенообразная или даже нитевидная. В очень молодых клетках оно обычно занимает центр полости, а после появления вакуоли с клеточным соком отодвигается к одной из стенок клетки. При движении протоплазмы ядро иногда движется вместе со струями ее; но, кроме того, оно обладает также и самостоятельным движением амебoidalного типа.

В ядре особенно ясно сказывается наличие особой структуры, которую не могут отрицать даже ученые, отрицающие структуру протоплазмы. Правда, в живом ядре в большинстве случаев хорошо видно только небольшое тельце, называемое ядрышком, да более или менее ясно выраженная зернистость остальной массы.

Причина, почему в живом ядре лишь в редких случаях можно наблюдать подробности его структуры, заключается в том, что различные части ядра обладают одинаковым или почти одинаковым лучепреломлением, вследствие чего они трудно или вовсе неразличимы под микроскопом.

Поэтому, для изучения структуры ядра приходится прибегать к приему называемому фиксацией, сущность которого сводится к очень быстрому умерщвлению ядра такими химическими агентами, которые не нарушают самой структуры, а лишь приводят ее в неподвижное состояние. Но и в убитом каким-либо фиксатором ядре наблюдение отдельных черт структуры затрудняется малым различием в лучепреломляемости отдельных частей. Чтобы облегчить наблюдение, обычно прибегают к методу окраски фиксированного ядра разнообразными красящими веществами, главным образом, анилиновыми красками. При такой обработке различные части ядра впитывают краски в разной степени и становятся хорошо различимыми под микроскопом. Обычно в ядре различают две главные составные части: хорошо впитывающий краски хроматин и неокрашивающийся вовсе линин. Наблюдение показывает, что нуклеины входят в состав хроматина, а линин химически сходен с пластином протоплазмы. Далее, на поверхности ядра образуется особая оболочка, вследствие чего оно отделяется резким контуром от протоплазмы.

Самым важным и окончательно установленным цитологией фактом является способность ядра к размножению. Дело в том, что индивидуальная жизнь каждой клетки ограничена; по прошествии известного

времени какой-либо одноклеточный организм, чтобы поддержать жизнь вида, начинает размножаться. При этом клетка, как говорят биологи, делится на две новые клетки, которые, в свою очередь, через некоторое время повторяют процесс деления. Тот же процесс деления клетки происходит и при развитии каждого многоклеточного растения: развитие начинается с одноклеточной стадии, и многоклеточное растение получается путем повторного деления одной единственной клетки.

В виду того, что ядро, как указано было ранее, является вторичным образованием, так сказать, новым усложнением в организации протоплазмы, мы вправе были бы ожидать его возникновения прямо из плазмы во время деления клеток. Наблюдение, однако, показывает, что перед делением всей клетки сначала происходит деление ядра. Ни в одном случае не подтвердились прежние показания, что ядро образуется прямо из протоплазмы; ядро возникает только из ядра путем его деления. С теоретической точки зрения этот факт имеет очень большое значение, так как он свидетельствует о большой самостоятельности ядра, самостоятельности, которую можно сравнить с самостоятельностью целого организма.

Различают два типа деления ядра: митотическое или кариокинетическое (отсюда сокращенные термины митоз, кариокинез) и амитотическое или дробление. Дробление состоит в том, что ядро просто перетягивается на две части, которые перетягиваются в свою очередь, и т. д. При быстро следующих друг за другом перетягиваниях ядро иногда принимает причудливые формы многолопастного тела.

Нельзя не заметить, однако, что процесс дробления ядра, как нормальное явление, известен только для харовых водорослей. Во всех других известных случаях он носит на себе признаки явления ненормального. Дело в том, что, как показал опыт, ход кариокинеза может обнаруживать целый ряд неправильностей под влиянием различных внешних воздействий, как колебания температуры, действие химических агентов (эфир, хлоралгидрат и пр.).

Поэтому, не лишена вероятности мысль, что амитотическое деление ядра есть лишь крайнее упрощение кариокинеза, происходящее при определенных неблагоприятных для развития ядра условиях. Во всяком случае, амитоз на основании современных данных следует считать исключительным явлением, истинный смысл которого и отношение его к митозу предстоит выяснить будущим исследованием.

В настоящее время окончательно установлены два типа кариокинеза: редуционный и вегетативный. Первый тип является принадлежностью лишь тех клеток, которые служат для размножения в качестве половых элементов; второй тип наблюдается у всех делящихся клеток организма.

Если следить последовательно шаг за шагом за изменениями структуры ядра во время его вегетативного деления, то можно наметить следующие сменяющие одна другую фазы: прежде всего, начинает постепенно растворяться собственная оболочка ядра, а хроматин собира-

ется в нить, извитую в разных направлениях и дающую впечатление клубка, отчего эта стадия и называется клубком или спиремом.

Затем, нить хроматина разбивается на отдельные отрезки, называемые хромосомами — это будет стадия образования хромозом. Число хромозом у разных видов растений различно и колеблется в довольно широких пределах; но у одного и того же вида оно остается постоянным.

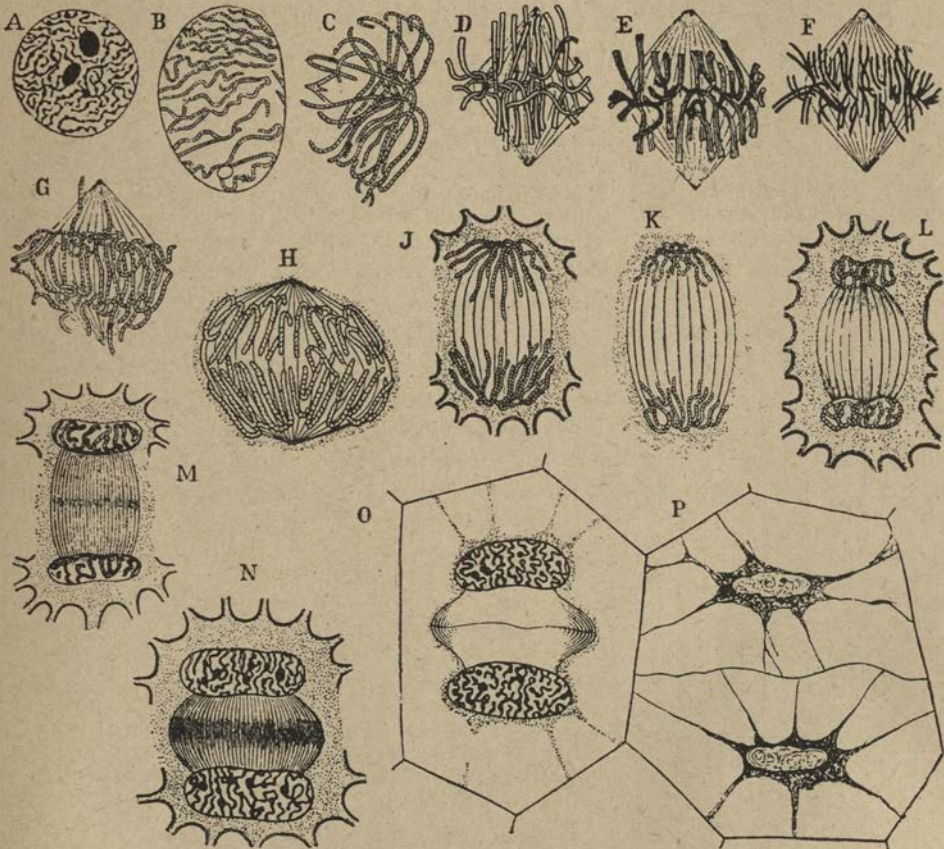


Рис. 16. Последовательные стадии деления ядра, а затем и всей клетки; А — покоящееся ядро, стадии В—D — профаза деления по Страсбургеру, стадии Е—К — метафаза, начинающиеся с продольного расщепления хроматозом (Е), J—O — анафаза, ведущие к построению дочерних ядер у полюсов материнского. В М и N видна клеточная пластинка, дающая в О и Р молодую перегородку.

На стадии образования хромозом ядрышко обыкновенно исчезает, и что с ним происходит потом хорошенько неизвестно.

Во время образования хромозом хроматин принимает вид зернышек, которые располагаются в нить, при чем каждая хромозома принимает вид как бы двойной нити, склеенной слабо красящимся веществом. На стадии образования хромозом начинается заложение ядерного

веретена, которое сводится к тому, что на двух полюсах ядра образуются пучки тонких волокон, расходящихся конусообразно от полюсов к экватору.

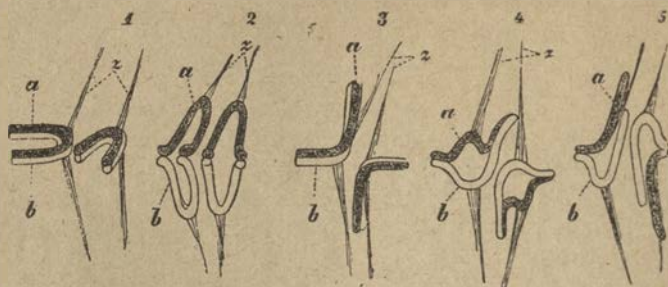


Рис. 17. Схематичное изображение различного положения хромосом в веретене и их расщепления; *a* и *b* — дочерние хромосомы одной и той же материнской хромосомы, *z* — натяжные волокна веретена.

По мере того, как веретено принимает все более и более правильную форму, хромосомы начинают ориентироваться в экваториальной плоскости ядра, образуя так называемую ядерную или экваториальную пластинку. На этой стадии хромосомы принимают уже окончательную форму и петлеобразно изгибаются, при чем каждая хромосома имеет вид как бы двойной петли. Обычно хромосомы одного и того же ядра имеют и одинаковую величину и форму. Из этого общего правила в

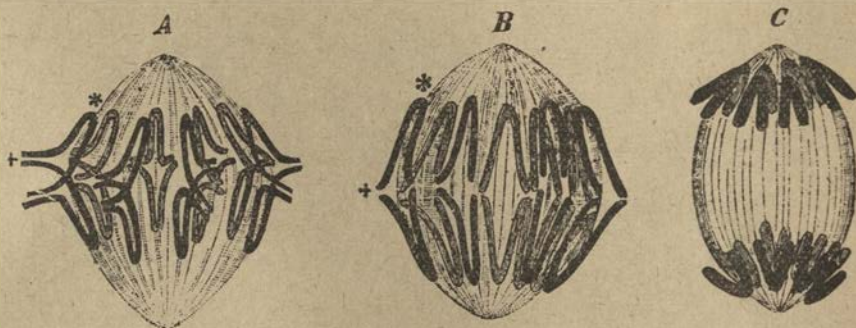


Рис. 18. Схема деления ядра. Расхождение половинок расщепленных хромосом к полюсам.

настоящее время известно несколько исключений, при чем разница в величине крупных и мелких хромосом может быть очень значительной.

Далее, начинается расщепление и расхождение половинок каждой хромосомы, при чем получается впечатление, что нити веретена своим сокращением как бы притягивают половинки хромосом к полюсам. Действительно ли при этом происходит притягивание или же напротив, половинки хромосом скользят по нитям веретена, как по рельсам, — это еще не вполне решено, хотя есть положительные указания в пользу активного сокращения нитей веретена и притягивания хромосом.

По достижении хромосомами полюсов веретена начинается формирование дочерних ядер. С момента окончательного продольного расщепления хромосом на стадии ядерной пластинки и расхождения дочерних хромосом процессы принимают обратное течение: хромосомы у полюсов соединяются друг с другом, образуя общий остов, вокруг дочерних ядер формируется новая оболочка, и, наконец, появляются ядрышки (рис. 16, 17 и 18).

Дочерние ядра некоторое время остаются связанными друг с другом дугообразными нитями, образующими вместе бочкообразную фигуру. Некоторые наблюдатели считают это вторичное веретено окрепшим ядерным веретеном, другие же полагают, что оно образуется вновь. Для нас важно лишь отметить, что на месте прежней ядерной пластинки в этом веретене происходит заложение клеточной оболочки сначала в виде зернышек, а затем в виде сплошной перегородки, разделяющей плазму на две равные части.

Иногда образование оболочки задерживается, и полученные путем повторных делений ядра оказываются погруженными в общую массу протоплазмы; затем, сразу возникает сеть оболочек и сразу же образуется большое число молодых клеток. Этот способ деления клетки называют свободным образованием клеток (рис. 19).

Совокупность всех фаз деления ядра, которые постепенно и незаметно переходят одна в другую и которые, поэтому, нельзя резко разграничить, обычно делят на три группы: первую группу образуют *профазы*, от изменений структуры покоящегося ядра до образования хромосом и заложения ядерного веретена; следующую группу, от начала образования ядерной пластинки до момента расхождения дочерних хромосом составляют *метафазы*; наконец, остальные стадии изменения структуры до окончательного формирования дочерних

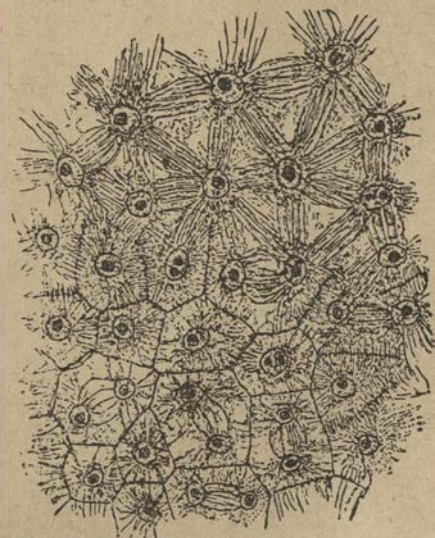


Рис. 19. Часть протоплазматического стенкоположного слоя из зародышевого мешка *Reseda odorata* при начинающемся многообразии клеток. Процесс совершается поступательно снизу вверх. По фиксированному и окрашенному препарату. Увел. 240.

ядер называют *анафазами*.

Таков последовательный ход изменений структуры ядра во время его вегетативного деления.

Что касается *редукционного* деления, то общий порядок изменений структуры сходен с таковым во время деления вегетативного. Принципиальное отличие редукционного деления сводится к тому, что в ядре образуются парные хромосомы вместо обыкновенных, вследствие чего

и общее число хромосом при редукционном делении вдвое меньше, чем при вегетативном для каждого вида. К полюсам расходятся, следовательно, не половинки хромосом, а цельные хромосомы. Кроме того, для редукционного деления чрезвычайно характерной оказывается в группе

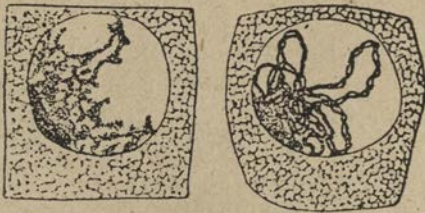


Рис. 20. Стадия синapsиса во время редукционных делений ядра при развитии пыльца у лилии.

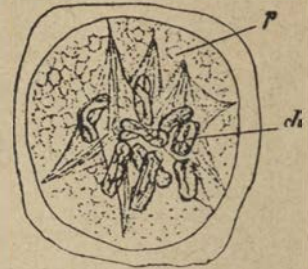


Рис. 21. Многополярное ядро материнской клетки пыльца лилии; *p* — полюс, *ch* — хромосомы.

профаз стадия синapsиса, который внешним образом характеризуется тем, что образовавшиеся нити хроматина вместе с ядрышком сдвигаются к одной стороне полости ядра, тогда как большая часть полости остается заполненной неокрашающимся ядерным соком. Наконец, при редукционном делении гораздо сложнее протекают фазы образования хромосом, следующие за синapsисом и спиреомом (рис. 20, 21 и 22).

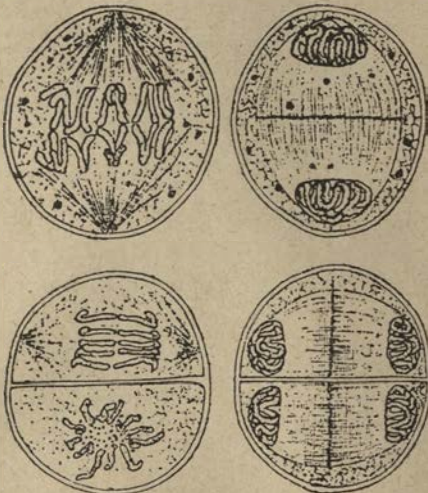


Рис. 22. Второе деление ядер в дочерних клетках пыльца лилии (вторая стадия редукционных делений).

Мы не будем здесь подробно останавливаться на изменениях структуры ядра во время деления, также на разных отклонениях от описанного выше типа. Литература, относящаяся к этому вопросу, чрезвычайно обширна, и самый сжатый обзор ее занял бы слишком много места.

Заметим только, что оба описанные типа деления ядра у растений в существенных чертах совершенно сродны с такими же типами деления ядер у животных.

Если принять во внимание, что все описанные изменения структуры ядра не могут быть наблюдаемы при жизни его и различные подробности структуры приходится выяснять на ядрах фиксированных, т. е. убитых подходящим химическим агентом, то естественно возникает вопрос, действительно ли все описанное на фиксированных ядрах происходит при жизни их? Не есть ли совокупность всех так тщательно зарегистрирован-

ных изменений структуры лишь результат химического воздействия реактивов на ядерное вещество?

Подобное сомнение вполне уместно, так как мы знаем, что как входящие в состав ядра белковые вещества, так и их коллоидальное состояние, дают достаточно основания для предположения, что получаемые действием фиксаторов структуры могут быть вторичного происхождения, а именно результатом осаждения белков.

Весьма возможно, что подобное предположение отчасти оправдывается на деле и именно в том смысле, что далеко не все подробности структуры фиксированного ядра отвечают таким же чертам в ядре живом. Но в главном, именно в том, что структура ядра во время деления изменяется, что это изменение совершается одним и тем же порядком, наконец, что сущность этого изменения сводится к равномерному распределению хроматина между обоими дочерними ядрами, — в этом никакого сомнения быть не может, тем более, что образование хромозом наблюдалось и в ядрах живых.

Далее, если бы те структуры, которые мы наблюдаем в ядрах фиксированных во время деления, были лишь результатом случайного осаждения белков, то в них не могла бы проявляться такая удивительная правильность построения вместе с проявлением отдельных черт, характерных для каждого вида. Если же принять еще во внимание, что общие черты структур и порядок их смены оказываются совершенно сходными у растений и животных, то нельзя не прийти к выводу, что в основных чертах в живом ядре должно происходить такое же изменение строения, которое мы наблюдаем в ядре, убитом фиксацией.

Истинный смысл явлений, развертывающихся в ядре во время его деления, очевидно, сводится к равномерному распределению хроматина между двумя дочерними ядрами, при чем, повидимому, первенствующую роль играет в данном случае не только количество, но также и качество распределяемого материала.

В настоящее время биологи склоняются к тому, что сложные процессы деления ядра имеют прямое отношение к наследственности; предполагают, что именно в ядре находятся те материальные элементы, которые обуславливают развитие внешней организации вида, и что сущность деления ядра сводится к равномерному распределению между дочерними ядрами этих наследственных элементов.

Позже, при рассмотрении процесса размножения у растений, мы более подробно рассмотрим роль ядра в наследственности. Теперь же заметим, что у всех тех растений, у которых ядро является вполне дифференцированным органоидом клетки, оно как бы концентрирует в себе жизненные свойства. Если ядро удалить, то обыкновенно протоплазма довольно быстро отмирает. У водорослей с многоядерными клетками протоплазма отличается особенной живучестью и не умирает, если ее раздробить на куски.

По имеющимся наблюдениям, однако, эти куски способны к дальнейшей жизни и развитию лишь в том случае, если в них имеются ядра.

Нашему русскому ботанику *Герасимову* удалось получить искусственно безъядерные клетки у спирогиры, действием пониженной температуры или анестезирующих веществ.

Подобные клетки, хотя и обнаруживают функции питания и слабый рост, но скоро хиреют и умирают.

Далее, по наблюдениям *Клебса*, если плазмолизованное содержимое одной ядерной удлинённой клетки разделяется на два отдела, из которых один остается без ядра, то новую оболочку образует лишь участок протоплазмы с ядром; безъядерная же часть хотя и остается довольно долго живой, однако, оболочки не выделяет. Этот факт вполне согласуется с показаниями *Габерландта*, что при одностороннем утолщении оболочки ядро покидает свое центральное положение в клетке и приближается к тому месту, где происходит усиленное нарастание оболочки.

Если прибавить к этому наблюдения *Герасимова*, согласно которым нормальный рост клетки происходит только в присутствии ядра, то нельзя не прийти к выводу, что последнее является как бы центром физиологических процессов клетки.

Наконец, целый ряд наблюдений ботаников и зоологов говорят за то, что между массой ядра и массой протоплазмы в клетке существует некоторое определенное количественное соотношение. Если искусственно увеличить ядерную массу в клетке, как это делал *Герасимов*, то увеличивается в известной пропорции и объем клетки. Далее, у видов близких друг другу, но обладающих ядрами разной величины, клетки крупнее у того вида, который обладает более крупными ядрами.

Физиология клетки не настолько еще далеко подвинулась вперед, чтобы мы могли нарисовать полную картину физиологической деятельности ядра, но что эта деятельность чрезвычайно важна, в этом не может быть никакого сомнения.

Обыкновенно в клетке присутствует одно ядро; это, по выражению *Сакса*, моноэнергидное направление в построении клетки является безусловно господствующим. У неклеточных растений в одном протопласте имеется много ядер. Связующим звеном между клеточными и неклеточными растениями по типу построения протопласта служат растения, у которых тело расчленено на клетки с многими ядрами. Примером такого полиэнергидного направления, по терминологии *Сакса*, могут служить водоросли из рода *Cladophora*.

ГЛАВА V.

Пластиды и хондриозомы. Различные формы пластид, их строение и происхождение. Движения пластид.

У огромного большинства растений в протоплазме клетки помимо ядра, встречаются еще особые органиты, которые известны под именем пластид или хроматофор (носителей окраски). Накопление пигментов в пластидах является их характерной особенностью и потому

зеленая окраска листьев, а также желтая и красная окраски многих цветов и плодов обязаны присутствию в клетках пластид.

Анатомы растений долгое время были убеждены, что пластиды непосредственно формируются из клеточной плазмы. Лишь в конце XIX века, благодаря работам Шмица и Шимпера, было доказано, что пластиды, подобно ядрам, размножаются делением и, следовательно, возникают только из ранее существовавших пластид. В последнее время вопрос о возникновении пластид приобрел большой интерес, благодаря опытам с наследственностью окраски у зеленых растений и открытию так наз. хондриозом. Последние, подобно пластидам, также представляют протоплазменные образования в виде зерен или палочек чрезвычайно малой величины. Они были открыты зоологами в клетках животных; а затем ботаники их нашли также и у растений. Судя по имеющимся данным, хондриозомы являются столь же распространенным элементом клетки, как и пластиды. Однако, вопрос о том, как возникают хондриозомы и как они размножаются до настоящего времени еще не решен. Некоторые ученые, и в том числе наш известный ботаник Навашин, полагают, что хондриозомы прямо образуются из протоплазмы, при чем в этом образовании принимают участие также особые вещества, выделяемые ядром. Другие ученые, напротив, склоняются к мысли, что хондриозомы, подобно ядру и пластидам, размножаются делением, и что, следовательно, возникают из хондриозом, ранее существовавших.

Наконец, некоторые думают, что хондриозомы, действительно, образуются прямо из протоплазмы, при чем некоторые из них путем разращения превращаются в пластиды.

Нужно заметить, что абсолютная величина хондриозом чрезвычайно мала; это мельчайшие органиты клеток, доступные прямому наблюдению под микроскопом. Неудивительно поэтому, что и вопрос о способе их возникновения и размножения представляет большие трудности для окончательного решения. Во всяком случае, на некоторых особенно благоприятных для наблюдения объектах (напр., у мха *Anthoceros*), удалось проследить судьбу хондриозом и пластид на всех стадиях развития растения; при этом оказалось, что хондриозомы и пластиды размножаются независимо друг от друга.

В виду того, что вопрос о хондриозомах, как особых органитах клетки, а также об отношении их к пластидам, еще не решен окончательно, мы не будем на нем далее останавливаться и перейдем к характеристике пластид.

У низших растительных форм, например, у некоторых одноклеточных зеленых водорослей, пластиды сохраняют свой нормальный зеленый цвет из поколения в поколение. У высших растений, напротив, наблюдаются три главных типа пластид: зеленые пластиды или хлоропласты, или хлорофильные зерна; желтые и красные пластиды, называемые хромопластами, и, наконец, пластиды бесцветные или лейкопласты.

Шимперу удалось показать, что эти типы сами по себе не имеют самостоятельного морфологического значения; они характеризуют лишь определенное физиологическое состояние одного общего типа пластид по отношению к накоплению пигментов. Таким образом, можно взять любой тип пластиды и получить из него остальные. Наблюдение, действительно, показывает, что у высших растений лейкопласты легко переходят в хлоро- или хромопласты, а из этих двух форм могут получиться снова бесцветные пластиды.

Отсюда понятно, что разные красящие вещества, накапливающиеся в пластидах, следует рассматривать как продукты их жизнедеятельности, хотя и характерные сами по себе, однако, не составляющие необходимого материального фактора организации.

Действительно, любую окрашенную пластиду легко обесцветить путем растворения пигментов в подходящем растворителе. Достаточно, например, положить зеленую ткань растения в спирт, чтобы по прошествии некоторого времени пигменты перешли в раствор, и пластиды обесцветились.

Наблюдая такую ткань под микроскопом, мы легко заметим, что пластиды в ней остались в виде бесцветных зерен. От действия иода зерна эти принимают бурый цвет, а от обработки реактивами на белки дают характерные для белков окрашивания. Отсюда мы в праве заключить, что бесцветный остов хлоропласта или, как говорят, строма его, состоит из белковых веществ. Таким образом, удаленный растворителем пигмент только пропитывал белковую строму пластиды.

Как уже замечено выше, у одноклеточных зеленых водорослей при подходящих условиях хлоропласты сохраняют свою окраску из поколения в поколение. Поэтому, хлоропласты следует считать основным типом, из которого возникают лейко- и хромопласты.

У низших зеленых растений, а именно у водорослей, внешняя форма хлоропластов сильно варьирует; иногда это мелкие зерна или скорее диски, иногда спирально завитая, зубчатая по краям лента, иногда пластинки с различными выростами и т. п. (рис. 23). Наблюдая все эти столь разнообразные формы, нельзя не прийти к мысли, что в группе водорослей природа как бы испытывала разные формы хлоропластов, чтобы в конце концов остановиться на дискообразной, которая, начиная со мхов, является постоянной у всех высших растений. Как бы то ни было, внешняя форма хлоропластов, по крайней мере в группе водорослей, оказывается настолько постоянной, что систематики охотно пользуются ею для характеристики видов.

Как уже замечено раньше, пластиды способны размножаться делением, которое сводится к простому перетягиванию удлинившегося в одном направлении тела. У дискообразных хлоропластов при этом наблюдается перехват, который придает им форму бисквита (рис. 24).

В некоторых случаях, однако, наблюдается образование особого поперечного бесцветного пояса, обнаруживающего как бы нитчатое строение;

при этом разделение тела хлоропласта происходит в самом поясе, как бы давая отдаленный намек на кариокинез у ядра.

Хлоропласты обладают способностью к активному передвижению и изменению формы. В случаях быстрого движения протоплазмы в клетке хлоропласты, если они лежат не в гиалиновом слое, нередко увлекаются токами протоплазмы и двигаются вместе с ними; но это движение пассивное.



Рис. 23. Хлорофилловые ленты *Spirogyra*.



Рис. 24. А—часть листа мха *Funaria*. В плазму погружены хлоропласты, заключающие крахмальные крупинки. В—отдельные хлоропласты, *b b''*—деление хлоропласта.

Активное движение хлоропластов совершается значительно медленнее и сводится к определенному размещению их в клетке. Особенно характерны перемещения, совершающиеся под влиянием света в клетках листовых органов. Перемещения эти обуславливаются способностью хлоропластов реагировать на напряженность света. Если мы возьмем, например, листик мха и будем освещать его не очень ярким светом, то, наблюдая под микроскопом, увидим, что хлоропласты занимают передние и задние стенки клеток, именно те, которые граничат с воздухом. При этом каждый хлоропласт поворачивается к свету своей широкой стороной. Если теперь усилить яркость света, например, повернуть листик так,

чтобы на него падали прямые лучи солнца, то хлоропласты начинают перемещаться на боковые стенки клеток, именно те, которые граничат со стенками других клеток листа. Вместе с тем, каждый хлоропласт поворачивается к свету своей узкой стороной. Само собой разумеется, что при таком положении на каждый хлоропласт будет падать меньше света, чем при прежней ориентировке (рис. 25).

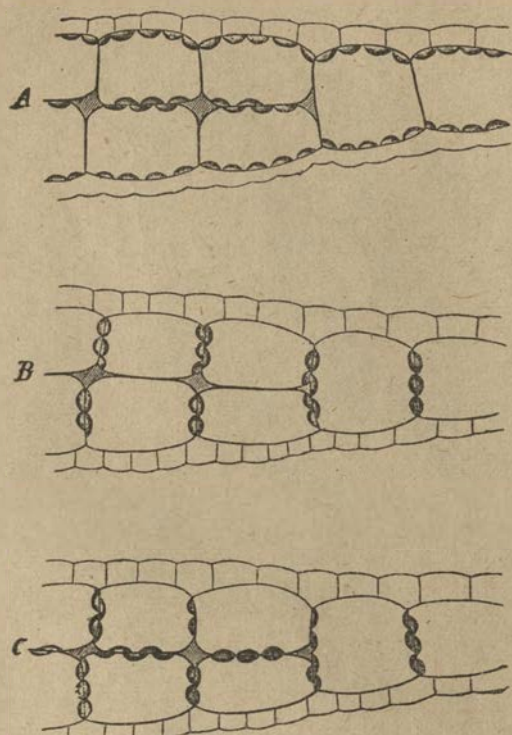


Рис. 25. Поперечный разрез через лист *Lemna trisulca*; *A* — дневное положение хлорофилловых зерен, *B* — на очень сильном свете, *C* — ночное положение.

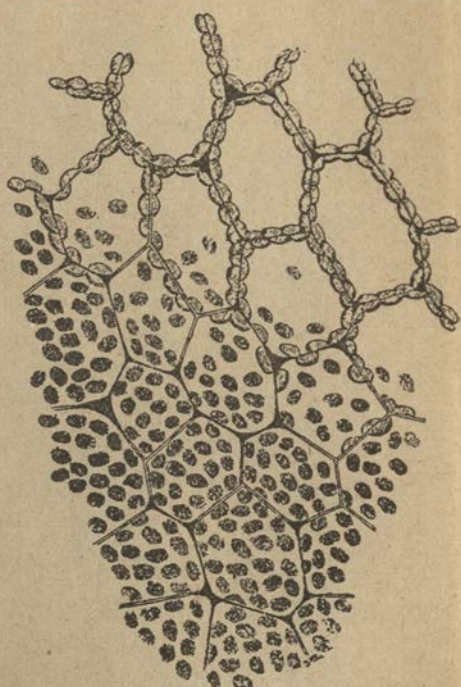


Рис. 26. *Lemna trisulca* (ряска). Хлорофиллоносная ткань пластинки: нижняя часть находилась на рассеянном свете, а верхняя в темноте.

Таким образом, мы могли бы сказать, что в своих активных передвижениях под влиянием света, хлоропласты отыскивают в клетке такие места, на которые падает умеренное количество света.

Передвижение хлоропластов на боковые стенки под влиянием яркого света наблюдается у многих растений и вызывает характерное побледнение ярко освещенных листьев. Если некоторые части листа затенить, например, станиолю, то можно получить определенный рисунок, соответствующий контурам незатененных частей, которые будут значительно бледнее затененных. Вырезавши в пластинке станиоли ряд букв, составляющих слово «солнце» и прикрывши такой пластинкой лист, можно на нем получить надпись «солнце», изображенную светлыми буквами на темно-зеленом фоне.

Если бы истинная причина перемещений хлоропластов сводилась только к тому, чтобы отыскать умеренно освещенные места в клетке, то естественно было бы ожидать, что в отсутствии света подобных перемещений не происходит. Наблюдение показывает, однако, что перенесение листа со слабого рассеянного света в темноту также вызывает перемещение хлоропластов на боковые стенки клеток (рис. 25 и 26); на первый взгляд кажется даже, что темнота и яркий свет вызывают однородное перемещение на боковые стенки. Правда, группировка хлоропластов в ярко освещенных клетках несколько иная, чем в затемненных; в первых наблюдается скучивание в определенных углах клеток, наименее сильно освещенных, чего не бывает в клетках затемненных (рис. 27). Но во всяком случае, различие здесь невелико и не носит принципиального характера.

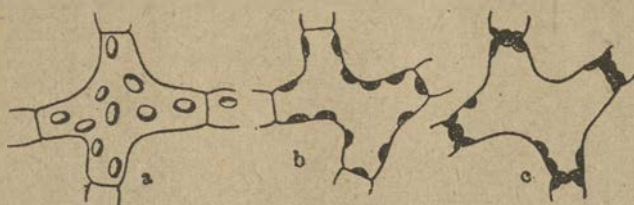


Рис. 27. Расположение хлоропластов в клетке (нижней) мякоти листа *Oxalis Acetosella*; *a* — на рассеянном свете, *b* — после кратковременного, *c* — после продолжительного действия яркого солнца.

Далее, оказывается, что не только темнота, но также и быстрое повышение температуры вызывает перемещение хлоропластов на боковые стенки. Так например, если взять лист мокрицы (*Stellaria media*) и положить его в воду, нагретую до 30° С, то через полчаса хлоропласты окажутся на боковых стенках и примут положение, сходное с положением их на ярком свете или в темноте. При перенесении листа в воду обыкновенной комнатной температуры хлоропласты снова переходят на передние и задние стенки листа.

Наконец, перемещение хлоропластов на боковые стенки происходит также при сотрясении или поранении ткани; в клетках, лежащих рядом с пораненными, хлоропласты передвигаются на боковые стенки.

Таким образом, мы в праве заключить, что передвижения хлоропластов совершаются под влиянием самых разнообразных причин, при чем характер расположения далеко не может служить указанием на характер причины, его вызвавшей.

Ученые, занимавшиеся специально изучением передвижения хлоропластов, приходят к заключению, что движение их можно сравнить с движением простейших организмов. Сени, например, утверждает, что хлоропласты имеют особую тонкую слизистую оболочку вокруг своего тела, так называемый перистромий, и что передвижение совершается по типу передвижения амобы, т. е. при помощи псевдоподий. Он находит также, что всякие передвижения хлоропластов совершаются под влиянием химических воздействий и что истинной причиной движения

является не свет или темнота, или температура, а образующиеся под влиянием их в клетке некоторые пока неизвестные вещества, то притягивающие хлоропласты, то отталкивающие их.

Нужно заметить, однако, что вообще весь вопрос о передвижениях хлоропластов еще не настолько хорошо исследован, чтобы можно было вывести вполне определенные заключения, как о механизме передвижения, так и о ближайших причинах, его вызывающих.

Замечательно, что с потерей зеленого пигмента пластиды теряют также и способность к только-что описанным сложным передвижениям.

Бесцветные пластиды или лейкопласты обыкновенно гораздо мельче хлоропластов; особенно удобно наблюдать их в бесцветной, покрывающей надземные части зеленых растений, коже.

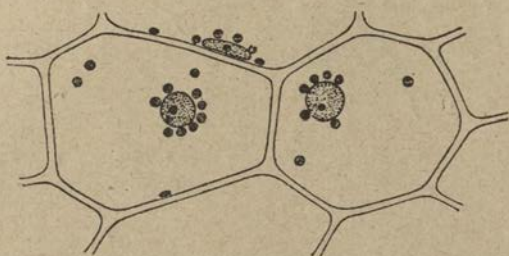


Рис. 28. Клетки кожицы *Tradescantia* с ядрами и лейкопластами.

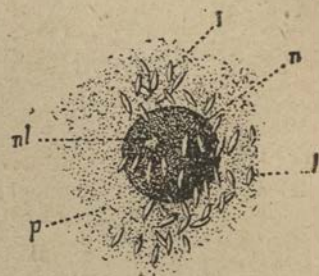


Рис. 29. Веретенообразные лейкопласты из корня *Phajus*; *p* — протоплазма, *n* — ядро, *l* — лейкопласты.

Так например, если взять свежий срез листа *Tradescantia*, параллельный верхней поверхности листа, то в бесцветных клетках кожицы можно наблюдать очень мелкие бесцветные шарики, обыкновенно группирующиеся вокруг ядра. Это и есть лейкопласты (рис. 28). Шаровидная форма является наиболее распространенной у лейкопластов, но встречаются также лейкопласты в виде палочек или веретен (рис. 29). По мнению *Сенна*, группировка лейкопластов вокруг ядра обуславливается тем, что они притягиваются какими-то веществами, выделяемыми ядром. Более сложных передвижений, подобных тем, которые наблюдаются у хлоропластов, лейкопласты не совершают.

В противоположность хлоро- и лейкопластам, форма которых у огромного большинства растений отличается крайним однообразием, хромопласты поражают разнообразием своего внешнего вида (рис. 30). Наряду с дисками или шариками, мы встречаем здесь палочки, волосовидно изогнутые нити, треугольные пластинки и, наконец, более сложные фигуры, не поддающиеся краткому описанию. Хромопласты заключают желтые, оранжевые или красные пигменты и образуются из хлоропластов или лейкопластов. Превращение хлоропластов в хромопласты легко наблюдать, например, в ткани созревающих плодов.

Если исследовать, например, мякоть томатов на разных стадиях созревания, то можно наблюдать, что хлоропласты сначала теряют зеленый пигмент, который заменяется желтыми пигментами, а последние, в свою очередь, замещаются красным пигментом, образующим кристаллы.

Вообще, кристаллическая форма заключенных в хромопласте пигментов представляет очень распространенное явление и нередко является причиной, обуславливающей форму самого хромопласта. В хромопластах созревших томатов или корней моркови на известной стадии можно наблюдать призмы или пластинки выкристаллизовавшегося пигмента. Бесцветная строма пластиды в этом случае облекает кристаллы очень тонким слоем, вследствие чего весь хромопласт принимает форму заключенного в нем кристалла (рис. 30).



Рис. 30. Хромопласты: *B* — в венчике *Tropaeolum*, *C* — в плоде шиповника, *D* — в корнях моркови, *E* — в лепестках тюльпана. Увелич. 800.

У высших растений хромопласты обыкновенно находятся в ткани цветов или плодов, изредка корней, и придают этим частям желтый, оранжевый или красный цвет.

ГЛАВА VI.

Пигменты пластид и их характеристика. Включения пластид. Крахмальные зерна, их морфология, состав и свойства. Алейроновые зерна.

Из всех пигментов, встречающихся в пластидах, безусловно на первом месте следует поставить х л о р о ф и л л, т. е. то зеленое вещество, которое придает зеленую окраску листьям у высших растений. Хлорофилл издавна привлекал внимание, как ботаников, так и химиков, благодаря той огромной по значению роли, которую он играет в синтезе растением органического вещества из минеральных. Несмотря на большую легкость,

с которой он извлекается из зеленых частей растения, химическая структура его до настоящего времени остается далеко не вполне выясненной. Если приготовить спиртовую вытяжку хлорофилла из свежих листьев, то получается изумрудно-зеленый в проходящем свете раствор, обладающий ярко-красной флюоресценцией. Исследование этого раствора при помощи спектрофона показывает, что хлорофилл обладает очень определенным и при том очень характерным спектром поглощения (рис. 31).

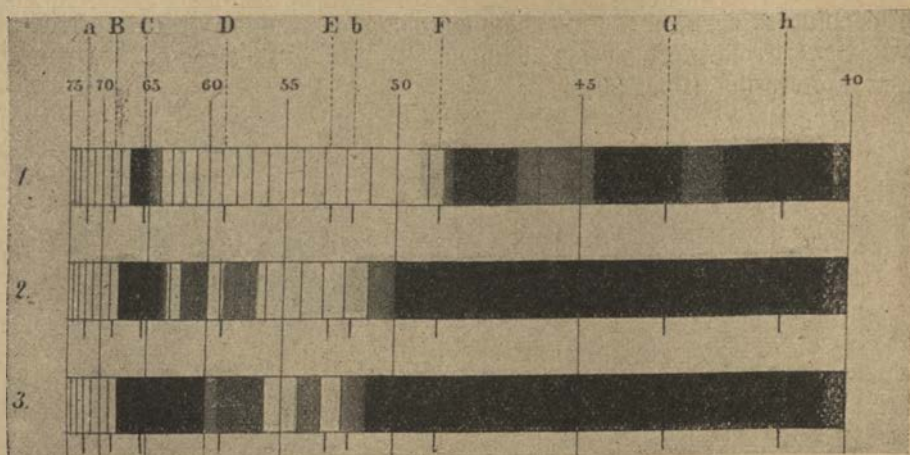


Рис. 31. Спектр поглощения спиртовой вытяжки хлорофилла из листьев *Aspidistra elatior*; 1 — слабая, 2 — средняя, 3 — сильная концентрация. (По Н. Монтеверде).

Как видно из прилагаемого рисунка, из лучей солнечного спектра особенно сильно поглощаются красные и сине-фиолетовые, между тем, как зеленые большей частью проходят. Этим и объясняется, что раствор пигмента в проходящем свете нам кажется зеленым, как и живые листья растения. Далее, явление флюоресценции указывает на то, что часть сине-фиолетовых лучей с короткой волной хлорофилл превращает в лучи красные с более длинной волной.

Все эти замечательные оптические свойства позволяют нам открыть присутствие хлорофилла в любом органе или ткани, не прибегая к химическому анализу, но лишь при помощи чисто оптического исследования. Исследование это показало, что извлеченный из живой ткани хлорофилл не вполне тождествен с пигментом, находящимся в пластидах. Помимо некоторой заметной разницы в спектре поглощения (рис. 32), извлеченный хлорофилл обладает также сильной флюоресценцией, которая отсутствует в живых листьях.

Некоторые ученые указывают на то, что хлорофилл в пластидах находится в состоянии не молекулярного, а коллоидального раствора. Действительно, если к спиртовой вытяжке хлорофилла прибавить большое количество воды, то флюоресценция исчезает, а самый раствор начинает

опалесцировать, проявляя свойства коллоидального раствора и обнаруживая спектр поглощения, весьма сходный в красных лучах со спектром живых листьев. Несмотря на то, что коллоидальное состояние хлорофилла в пластидах весьма вероятно, все же вопрос о том, действительно ли хлорофиллы, извлеченный из пластид после их отмирания, химически тождествен с хлорофиллом, присутствующим в живых пластидах, не может считаться окончательно решенным, пока не будет выяснен характер связи пигмента с белками стромы.

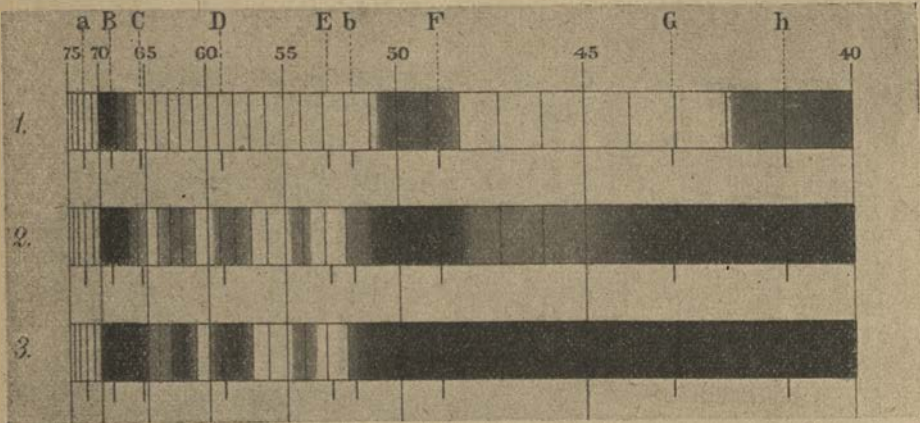
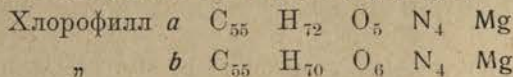


Рис. 32. Спектр поглощения живых листьев *Alianthus glandulosa*; 1 — один лист, 2 — два листа, 3 — три листа наложенных друг на друга.
(По В. Любименко).

Ненцкий, Марзлевский, Вильштеттер вместе со своими сотрудниками и учениками в последнее время в значительной степени выяснили химическую природу хлорофилла. Главное затруднение при химическом анализе этого вещества состоит в том, что эфирная или спиртовая вытяжка этого пигмента из ткани растения содержит очень много всевозможных веществ, которые трудно удалить, не разрушая самого хлорофилла. Как бы то ни было, химический анализ показал, что в пластидах существует не один, а два зеленых пигмента, которые по предложению *Вильштеттера* можно назвать хлорофиллами «а» и «б».

Пигменты эти очень близки по химическому составу, как видно из следующих, данных *Вильштеттером*, формул:



Все отличие формул сводится, следовательно, к тому, что два атома Н в хлорофилле *a* заменяются одним атомом кислорода; таким образом хлорофиллы *b* является, как бы, окислом хлорофилла *a*.

На самом деле, соотношение между обоими пигментами гораздо сложнее, так как попытки получить хлорофилл *b* окислением хлорофилла *a*, а последний восстановлением хлорофилла *b*, не удалось.

Строение молекулы остается еще невыясненным, но во всяком случае оба пигмента приближаются к тому типу соединений, которые в органической химии относятся к классу эфиров, получающихся сочетанием кислот и спиртов.

Вильштеттеру удалось выяснить и природу входящего в состав хлорофиллов спирта, который назван *фитолом* и который имеет формулу $C_{20}H_{39}OH$.

Далее оказалось, что при действии на хлорофилл метилового или этилового спиртов и в присутствии находящегося в растениях особого энзима *хлорофиллазы*, оба компонента теряют фитол и дают кри-

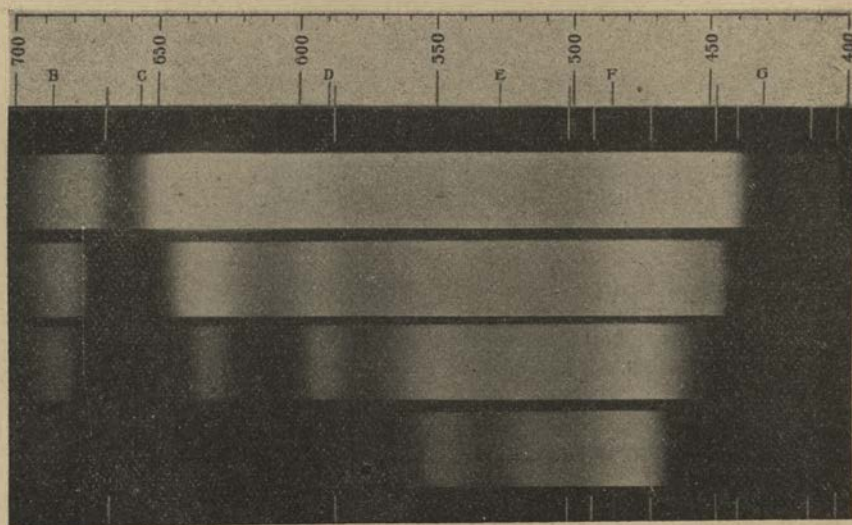


Рис. 33. Спектр поглощения хлорофилла а. (По Вильштеттеру).

сталлические продукты замещения, называемые *этил-* или *метилхлорофиллидами*.

Нужно заметить, что еще значительно ранее так называемый кристаллический хлорофилл был открыт нашим русским ботаником — *Бородиным* и ближе исследован *Монтеверде*. Он получается действием спирта на живую ткань листьев и потому вначале думали, что он тождествен с хлорофиллом живых пластид. В настоящее время вопрос о природе кристаллического хлорофилла может считаться окончательно решенным.

Очищенные от примесей хлорофиллы *a* и *b* при осаждении дают осадки, приближающиеся к кристаллическим. В спиртовом растворе хлорофилл *a* имеет синезеленый, почти синий цвет, тогда как хлорофилл *b* желтовато-зеленого цвета. Оба пигмента хорошо отличаются друг от друга также и по спектрам поглощения (рис. 33 и 34).

Что касается двойственности состава хлорофилла у растений, то этот факт ничего нового в себе не заключает. На эту двойственность уже

давно указывали ботаники, занимавшиеся спектральным анализом хлорофилла. Ботаники же впервые и указали на оптическое различие между хлорофиллами *a* и *b*.

Совершенно неожиданным оказалось, однако, присутствие в частице хлорофилла магния, открытие которого составляет заслугу *Вильштеттера*. Раньше думали, что в хлорофилле заключается железо, так как зеленые растения при выращивании в средах лишенных железа не образуют хлорофилла. Анализы, однако, вскоре показали, что хлорофилл не заключает железа. Исследуя большое количество разнообразных зеленых растений, *Вильштеттер* пришел к выводу, что состав хлоро-

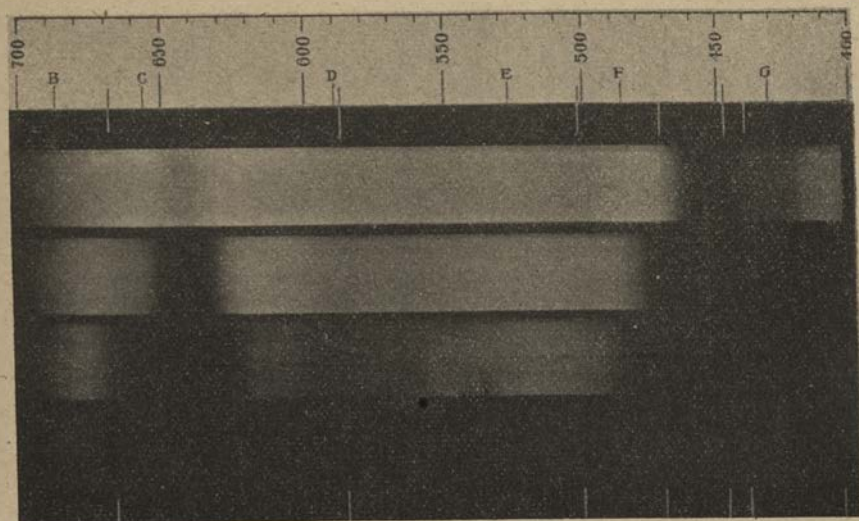


Рис. 34. Спектр поглощения хлорофилла *b*. (По *Вильштеттеру*).

филла у них один и тот же и что приблизительно одинаковым остается и количественное соотношение между хлорофиллами *a* и *b*, а именно $\frac{a}{b} = 2,57$.

Самым значительным фактом общего характера, который был обнаружен химическими исследованиями хлорофилла, является близкое химическое родство его с гемоглобином крови. Оба эти пигмента заключают в своей частице одно и то же ядро, исходя из которого можно получить либо зеленый пигмент растений, либо красный пигмент животных. В этом факте нельзя не видеть осязательного подтверждения мысли о родстве животных и растений друг с другом.

В последнее время ботаниками открыты в пластидах еще два зеленых пигмента, близких к хлорофиллам *a* и *b*. Таким образом, термин хлорофилл приобретает значение родового названия: им обозначают группу близких по химическому составу зеленых пигментов, накаплиющихся в пластидах при некоторых определенных условиях.

Помимо хлорофилла, в хлоропластах присутствуют еще желтые пигменты, наличие которых легко обнаружить при помощи так называемой реакции *Крауса*. Если к спиртовой вытяжке хлорофилла, приготовленной из зеленых листьев какого-нибудь растения, прибавить бензина или петролейного эфира и хорошенько смешать всю жидкость встряхиванием, то по прошествии некоторого времени мы получим два слоя: верхний бензинный зеленого цвета и нижний спиртовый — желтого цвета. Такое распределение пигментов между растворителями обуславливается тем, что хлорофилл лучше растворяется в бензине, а желтый пигмент — в спирте. Нужно заметить, что на самом деле в чистом бензине хлорофилл нерастворим; он легко растворяется в бензине, к которому примешан спирт.

При смешивании чистого бензина с абсолютным спиртом никакого разделения жидкости на два слоя не происходит. Разделение наступает в том случае, когда смешивают бензин с водным спиртом; при этом всплывающий над спиртом бензинный слой содержит также спирт, растворенный в бензине, вследствие чего хлорофилл и переходит в бензинный слой.

Остающийся в спиртовом слое желтый пигмент называется ксантофиллом. Кроме ксантофилла, в хлоропластах имеется еще один оранжевый пигмент, называемый каротином, но присутствие его реакцией *Крауса* обнаружить нельзя, так как он переходит в бензинный слой вместе с хлорофиллом.

Выделить каротин из листьев можно разными способами, напр., растиранием свежих листьев в бензине или петролейном эфире. Наиболее удобный способ сводится к осаждению спиртовой вытяжки свежих листьев едким баритом. Из полученного осадка, по высушивании его, каротин может быть извлечен бензином или петролейным эфиром. Так как каротин совершенно нерастворим в водном спирте, а ксантофилл нерастворим в бензине, то при помощи реакции *Крауса* легко отделить ксантофилл от каротина из смеси обоих этих пигментов. Химический состав каротина уже давно выяснен, так как пигмент этот в большом количестве содержится в хромoplastах корней моркови.

Каротин представляет собой углеводород состава $C_{40}H_{56}$. В недавнее время был определен также и состав ксантофилла; оказалось, что он отвечает формуле $C_{40}H_{56}O_2$, т. е. как бы представляет окисел каротина. Таким образом, желтые пигменты, присутствующие в хлоропластах вместе с хлорофиллом, химически являются телами сравнительно простого строения.

Согласно новейшим исследованиям, кроме каротина и ксантофилла в зеленых пластидах имеется еще целый ряд желтых и оранжевых пигментов, которые являются переходными формами от каротина к ксантофиллу. Из них наиболее характерным является ксантокаротин, который одинаково хорошо растворяется как в спирте, так и в бензине.

Каротин и ксантофилл легко кристаллизуются из растворов в виде табличек или призм; ксантокаротин, напротив, представляет собой тело

аморфное. Желтые пигменты обладают также характерными спектрами поглощения; они особенно сильно поглощают синие и фиолетовые лучи (рис. 35).

Из сказанного ясно, что хлоропласты в сущности заключают сложную систему пигментов, состоящую из двух азотистых зеленого цвета и нескольких безазотистых желтого и оранжевого цвета.

Замечательно, что это сочетание пигментов зеленых и желтых наблюдается с поразительным постоянством у всех зеленых растений.

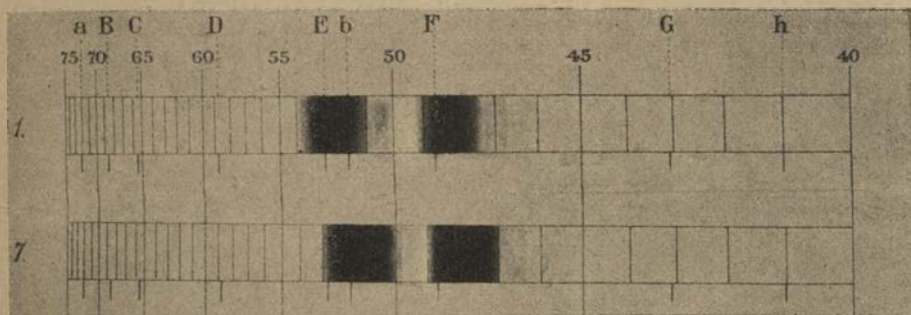


Рис. 35. Спектры поглощения растворов в сероуглероде; 1 — каротина, 7 — ксантофилла. (По В. Любименко).

Что касается хромопластов, то в них встречается большое число желтых, оранжевых и красных пигментов, близко стоящих по составу к двум основным красным пигментам, а именно: к ликопину и родоксантину. По химическому составу ликопин является изомером каротина; он легко кристаллизуется и растворяется в тех же растворителях, как и каротин. Ликопин чрезвычайно распространен и обыкновенно встречается в хромопластах плодов, цветов, корней; так, например, мякоть томатов и арбуза обязана своим цветом ликопину. В хромопластах ликопин часто выкристаллизовывается. Название ликопин произошло от латинского названия томатов *Solanum Lycopersicum*, откуда он впервые был выделен в чистом виде.

Родоксантин, в свою очередь, является изомером ксантофилла и также легко кристаллизуется, хотя в хромопластах никогда в виде кристаллов не выделяется; в большом количестве он содержится в околосемянниках тиса, придавая им розовокрасный цвет.

Ликопин и родоксантин легко растворяются в сероуглероде (CS_2); первый с вишнево-красным, а второй — с розово-фиолетовым цветом. Оба обладают характерными спектрами поглощения (рис. 36).

Лишь в очень редких случаях хромопласты содержат ликопин или родоксантин почти в чистом виде. Обычно пигменты хромопластов состоят из смеси оранжевых и желтых пигментов, более или менее близко стоящих к основным формам. Особенно распространены, так называемые, ликопиноиды, ближайшие производные ликопина.

Все только-что перечисленные здесь пигменты пластид отличаются своей нерастворимостью в воде. У некоторых растений, относимых к группе водорослей, имеются также водорастворимые пигменты, а именно: синий фикоцианин и красный фикоэритрин. Оба эти пигмента связаны с белками, но химический состав их остается неизвестным. Очень вероятно, что указанные названия являются сборными для целой многочисленной группы синих, розовых и красных пигментов, которые еще ждут обстоятельного химического исследования.

Помимо пигментов, очень распространенным продуктом жизнедеятельности пластид является крахмал. Обнаружить мелкие зернышки

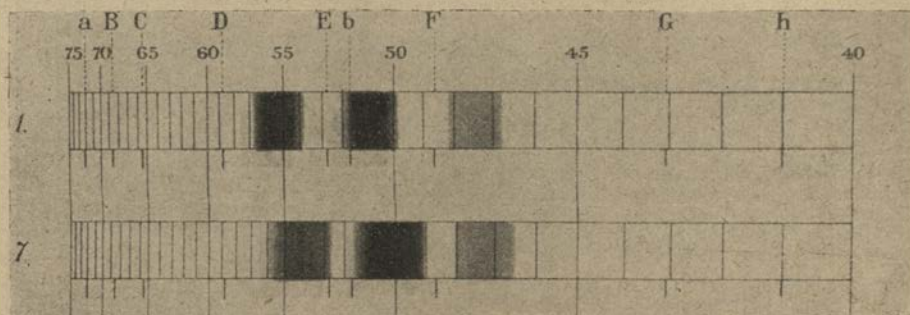


Рис. 36. Спектры поглощения растворов в сероуглероде; 1 — ликопина, 2 — родоспириллина. (По В. Любименко).

крахмала в хлоропластах весьма легко, если взять свежий хорошо освещенный лист, обработать его спиртом для извлечения пигментов и затем погрузить в слабый раствор иода. Крахмал нерастворим в спирту и потому крупишки его останутся в пластидах, окрасятся от иода в синий цвет и будут хорошо различимы под микроскопом (рис. 24).

Образование крахмала в пластидах тесно связано с основной функцией питания растений и потому мы подробнее остановимся на строении и развитии крахмальных зерен.

Как уже замечено ранее, крахмал относится по химическому составу к углеводам и именно к группе полисахаридов, отвечая формуле $C_6H_{10}O_5$. Строение молекулы крахмала, однако, до настоящего времени остается неизвестным. Характерной качественной реакцией на крахмал является посинение от раствора иода. Сущность этой реакции, однако, еще невыяснена; согласно новейшим исследованиям *Гаррисона*, никакого химического соединения в данном случае не происходит: иод растворяется в крахмале и дает коллоидальный раствор.

Поэтому, все те вещества, которые переводят иод в молекулярный раствор, как щелочи, хлоральгидрат, хлороформ, танин и другие растворители иода препятствуют посинению крахмала. Точно также препятствуют посинению и такие вещества, как алкоголь, которые нарушают структуру крахмала, как коллоида; такое же действие обнаруживает и нагревание.

В состав крахмала входят, повидимому, не один, а несколько углеводов, по крайней мере, не менее двух, из коих один более устойчивый, так называемая *фариноза* и другой, менее устойчивый, — *гранулеза*, при чем последняя количественно преобладает.

Крахмал нерастворим в воде при обыкновенной температуре и на этом основано добывание его путем отмывки водой из разных растительных органов и их частей; так как удельный вес крахмала равен от 1,45 до 1,50, то он падает в воде на дно сосуда. При нагревании до 60—70° в воде происходит сильнейшее набухание крахмала, который превращается в клейстер.

Разбухание происходит также при действии щелочей и некоторых солей, особенно азотнокальциевой.

При нагревании сухого крахмала до 200° С он превращается в углевод *декстрин*, представляющий прозрачную, похожую на камедь, массу, легко растворимую в воде, осаждаемую спиртом и не синеющую от иода. Формула декстрина та же, что и крахмала, а именно: $C_6H_{10}O_5$; декстрин сильно вращает плоскость поляризации вправо. При действии минеральных кислот (H_2SO_4 , HCl) крахмал гидролизуеться и превращается в сахар (сначала в *мальтозу*, а потом в *глюкозу*).

Крахмал гидролизуеться также ультрафиолетовыми лучами.

Таковы вкратце свойства крахмала, как химического соединения.

Чрезвычайно большой интерес представляет его морфология. Выше уже было указано, что крахмал является продуктом жизнедеятельности пластид, при чем только пластиды способны вырабатывать крахмал. Явление это имеет настолько общий характер, что при микроскопических исследованиях, когда пластиды очень малы, об их присутствии судят по зернам крахмала, легко синеющим от иода. Ни протоплазма, ни ядро не способны вырабатывать крахмал. Таким образом, усложнение организации клетки, выразившееся в дифференцировке особых протоплазмных образований, названных пластидами, по существу имеет чрезвычайно большое значение и с точки зрения химизма в обмене веществ. Вместе с пластидами у растения развилась и способность образовывать крахмал.

Нельзя не заметить также, что крахмал, как химический индивидуум, является специфической принадлежностью растения. У животных ближайшим к крахмалу углеводом является гликоген, который наблюдается также и у некоторых низших форм растений. Таким образом, здесь обнаруживается между растениями и животными того же порядка родство, как в случае с хлорофиллом и гемоглобином.

Крахмал образуется в пластидях в виде так называемых *крахмальных зерен*, при чем все типы пластид в одинаковой мере способны вырабатывать крахмал. Форма крахмальных зерен довольно разнообразна и настолько характерна для отдельных растений, что по форме крахмальных зерен можно определить растение, которому они принадлежат. На этом, между прочим, основан микроскопический анализ разных сортов муки. В некоторых случаях, например, к пшеничной муке при-

бавляют муку гороха или овса в целях фальсификации: под микроскопом подобная фальсификация весьма легко обнаруживается.

Чаще всего крахмальные зерна имеют овальную эллиптическую, яйцевидную или шаровидную форму, но встречаются также многогранные, чечевицеобразные или палочковидные зерна (рис. 37).

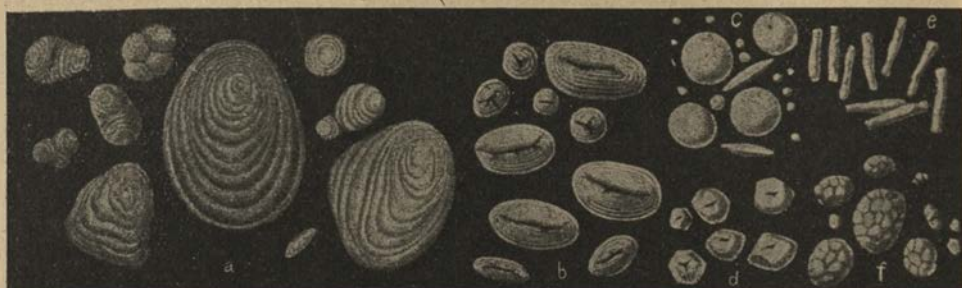


Рис. 37. Зерна крахмала; *a* — из картофеля, *b* — из бобов. *c* — из пшеницы, *d* — из кукурузы, *e* — из сока молочая, *f* — из овса. (Из Негі).

При наблюдении под микроскопом зерна обнаруживают характерную нежную слоистость, при чем в шаровидных и эллиптических зернах слои образуют концентрическую, а в яйцевидных — эксцентрическую систему. Истинная природа этой слоистости, как и вообще строение крахмального зерна до настоящего времени еще не вполне выяснены. Происхождение слоев объясняют постепенным нарастанием зерна в пластиде. В тех случаях, когда зерно возникает внутри пластиды, нарастание происходит равномерно со всех сторон и в результате получается концентрическое расположение слоев, а форма зерна приближается к шаровидной. Если же зерно крахмала залагается в форме поверхностного выроста, то нарастание идет главным образом с одной стороны. вследствие чего получается эксцентрическое расположение слоев и самое зерно принимает яйцевидную или конусообразную форму. Очень показательны такое одностороннее развитие крахмальных зерен в пластидах орхид-

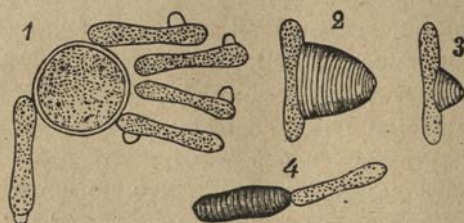


Рис. 38. Рост крахмальных зерен на хлорофилловых зернах в шишках *Phajus maculata*.

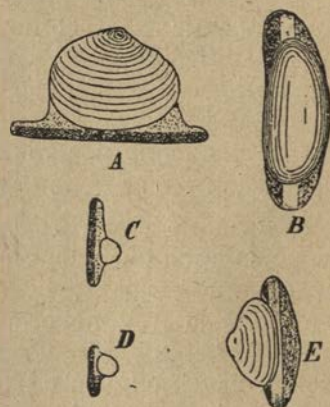


Рис. 39. Лейкопласты из подземного клубня *Phajus grandifolius*; *A*, *C*, *D* и *E* — если смотреть на них сбоку, а *B* — сверху, *E* — уже слегка зеленатый лейкопласт, представляющий переходную форму к хлоропласту. Увелич. 540.

ного растения *Phajus*. В шишках этого растения хлоропласты имеют форму палочек и крахмальные зерна закладываются в виде небольших поверхностных бугорков, которые нарастают со стороны основания и дают конусообразные фигуры (рис. 38, 39 и 40).

Помимо простых зерен, встречаются еще так называемые сложные и полусложные зерна.

Сложные зерна являются как бы комплексом нескольких сросшихся простых зерен; происхождение их можно объяснить заложением и развитием нескольких зачатков в одной и той же пластиде, при чем в резуль-



Рис. 40. А — клетка молодого крахмального клубня с лейкопластами вокруг ядра; В, С — развитие простых и сложных крахмальных зерен на лейкопластах *b*. Увелич. 850.



Рис. 41. Крахмальные зерна овса, *Avena sativa*; А — сложное зерно, В — слагаемые зерна из сложного зерна. Увелич. 540.

тате самостоятельного роста каждого из зачатков получается комплекс тесно прижатых друг к другу простых зерен. Что в данном случае нет настоящего срастания, на это указывает та легкость, с которой сложные зерна рассыпаются на составные части. Сложными крахмальными зернами, между прочим, характеризуются рис и овес (рис. 41); у овса отдельное зерно включает иногда до 300, а у риса до 30 000 простых зерен.

В тех случаях, когда заложенные зачатки зерен находятся в пластиде на очень близком расстоянии друг от друга, они при разрастании сталкиваются и затем начинают облекаться общими слоями; в результате получаются полусложные зерна, в которых наружные слои являются общими, а внутренние имеют несколько центров наслоения. У картофеля можно наблюдать как раз все только-что описанные три типа зерен (рис. 42).

Принимая во внимание, что обычно лейкопласты являются самыми мелкими из всех типов пластид, между тем, как формируемые ими крахмальные зерна достигают громадной величины по сравнению с их собственной величиной, возникает вопрос, каким образом происходит в таком случае нарастание крахмального зерна. Некоторые ученые допускают, что крахмальное зерно всегда облечено тончайшей азотистой оболочкой, принадлежащей пластиде и что, следовательно, как бы ни была эксцентрична его форма, оно все же остается погруженным в строму пластиды. Вопрос этот, однако, не может считаться решенным.

Точно также не решен окончательно вопрос и о физической структуре крахмального зерна. Некоторые ученые, по мысли *Фаминцина*, считают, что крахмальные зерна представляют собой так называемые сферокристаллы, составленные из многочисленных мельчайших игольчатых кристалликов *трихитов*, которые в каждом слое зерна ориентированы



Рис. 42. Крахмальные зерна из картофельного клубня; *A* — простое зерно, *B* — полусложное, *C* и *D* — сложные зерна, *a*, *b*, *c* — очень мелкие зерна.

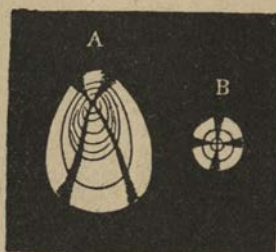


Рис. 43. Крахмальное зерно картофеля (*A*) и пшеницы (*B*) в поляризованном свете.

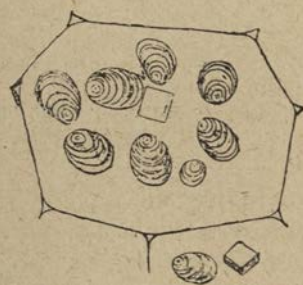


Рис. 44. Клетка из картофельного клубня с крахмальными зёрнами и одним белковым кристаллом.

по радиусам и тесно примыкают друг к другу. Взгляд этот имеет за собой некоторые основания, так как, действительно, при кристаллизации в слизистой среде клетки, различные органические и даже неорганические вещества принимают форму сферокристаллов. В таких несомненных сферокристаллах нередко лучистость, свидетельствующая о присутствии трихитов, вовсе незаметна, как она, например, незаметна в крахмальном зерне; но зато ясно видна слоистость, указывающая на наложение слоев кристаллического вещества. Некоторыми учеными были получены искусственные крахмальные зерна; однако, операции, которым при этом приготовлении зерен был подвергнут крахмал, дают основание думать, что в данном случае было получено вещество не тождественное с природным крахмалом. Весьма возможно, что крахмальное зерно по своему строению занимает среднее положение между настоящим сферокристаллом и аморфной массой, являясь как бы результатом неполной кристаллизации.

Растет крахмальное зерно подобно настоящему сферокристаллу наложением одного слоя на другой, при чем слои могут указывать на периодичность отложения крахмала. Крахмальные зерна обладают двойным лучепреломлением; в поляризованном свете они дают черный крест, концы которого сходятся в центре наслоения (рис. 43).

Кроме крахмала, в пластидах наблюдаются иногда капли масла, кристаллы мертвого белка и особые образования белкового характера, называемые пиреноидами; последние свойственны только пластидам водорослей и некоторых печеночных мхов (*Anthoceros*). Пиреноиды иногда имеют угловатые очертания, вследствие присутствия в них белковых кристаллов. Они способны делиться, но, повидимому, также могут свободно возникать из стромы хлоропласта. Часто пиреноиды бывают окружены венцом из крахмальных зерен. Роль и значение пиреноидов до настоящего времени остаются загадочными. От пластид иногда отличают так называемые элайпласты, которые представляют собой протоплазменные образования, заключающие масло. Морфология их и история развития до сих пор еще не изучены; встречаются они у некоторых однодольных растений (лилейные, орхидные).

Протоплазма, ядро, пластиды и хондриозомы являются живыми морфологическими составными частями клетки. В своей совокупности они составляют то, что некоторые ученые называют протопластом или живым белком, предполагая, что белковые вещества являются наиболее характерными соединениями для живого организма. Но наряду с живым белком в клетке встречается также мертвый белок, который нередко принимает определенную морфологическую структуру, вследствие чего является возможность открыть его присутствие микроскопическим наблюдением.

Мертвый белок принимает часто форму кристаллов, и его можно рассматривать, как азотистый продукт жизнедеятельности протопласта.

Белковые кристаллы удалось получить искусственно в условиях обычных для всякой кристаллизации и потому кристаллическая природа белковых кристаллов, встречающихся в живых клетках, не подлежит сомнению.

Образуя настоящие кристаллы, мертвый белок в то же время сохраняет характерные свойства белков вообще, а именно способность к разбуханию и к поглощению красок; по этим двум признакам белковые кристаллы легко отличить от всяких других кристаллов при микроскопическом наблюдении, не прибегая даже к качественным реакциям на белки.

Белковые кристаллы бывают двух систем: правильной (обыкновенно кубы) и гексагональной (ромбоэдри). Они встречаются: в плазме или клеточном соке (рис. 44) (например, у картофеля), в ядре (у папоротников, однодольных и двудольных растений), в пластидах и особенно часто в хромопластах и, наконец, в так называемых протеиновых или алейроновых зернах.

Протеиновые зерна особенно хорошо развиты в маслянистых семенах многих растений. Наблюдение показывает, что зерна эти представляют

собой вакуоли с раствором белка, отвердевшим во время созревания семени и при нормальном его высыхании. При этом часть белкового вещества обыкновенно выкристаллизовывается в форме ромбоэдра или другой фигуры.

Классическим объектом для наблюдения алейроновых зерен обыкновенно служат семена клебсвины, где эти образования особенно типично развиты. Чаще всего в зерне имеется всего один белковый кристалл, но иногда их бывает несколько. Помимо белковых кристаллов, в алейроновых зернах встречаются также и включения неорганических веществ, например, кристаллы щавелевокислой извести; но особенно часто наблюдаются особые шарики, называемые г л о б о и д а м и, которые представляют собой сочетание органического вещества с кальцием, магнием и фосфорной, а иногда яблочной кислотой (рис. 45 и 46).

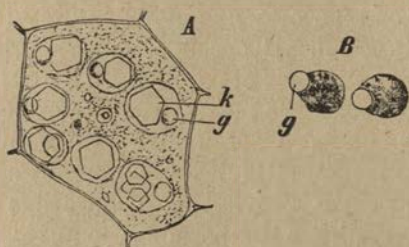


Рис. 45. А — клетка из семени *Ricinus communis*, положенная в воду, В — отдельные зерна алейрона в прованском масле, k — белковые кристаллы, g — глобид. Увелич. 540.

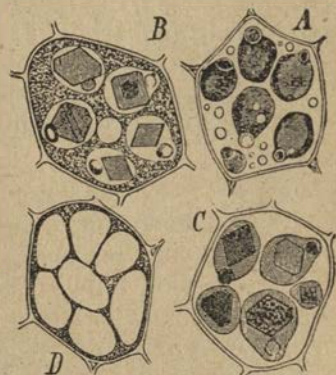


Рис. 46. Алейроновые зерна в клетках семени *Ricinus communis*; А — в густом глицерине, В — в разбавленном глицерине, С — в глицерине нагретом, D — после обработки иодистым спиртом алейроновые зерна были разрушены серной кислотой. Осталась сеть протоплазмы. Увеличено в 800 раз.

Присутствие мертвого белка не является необходимым условием для живой клетки и потому у растений (например, у *Rhinanthus*), которые особенно богаты белковыми кристаллами, легко получить, при соответствующем изменении внешних условий, клетки лишённые таких кристаллов.

ГЛАВА VII.

Клеточная оболочка, ее химический состав и строение. Рост оболочки. Теория внедрения и наложения. Клеточный сок. Вещества растворенные в клеточном соке. Межклетное вещество. Образование клеток.

Оболочка. Протоплазма растительной клетки лишь в относительно редких случаях остается голою, т. е. лишённой оболочки. Таковы например, плазмодии миксомицетов, своеобразных организмов, относимых

к группе грибов. Кроме того, голые клетки образуются у всех растений на стадии размножения и существуют таким образом как временный элемент. В огромном же большинстве случаев растительная клетка характеризуется присутствием твердой оболочки, окружающей протоплазму снаружи.

Оболочка является продуктом жизнедеятельности протоплазмы и при том по химическому составу обыкновенно резко отличным от состава протоплазмы, так как она строится из веществ безазотистых.

Оболочка является как бы панцырем для живого содержимого клетки и присутствие такого панцыря у каждой клетки налагает на растительный организм совершенно особый отпечаток, определенным образом отличающий растение от животного.

Молодая оболочка растительной клетки обыкновенно состоит из вещества, называемого целлюлозой или клетчаткой, которая относится к углеводам и отвечает эмпирической формуле $C_6H_{10}O_5$. Искусственно клетчатка до сих пор еще не получена и ее приходится добывать из растительных тканей. Образчиком довольно чистой целлюлозы может служить вата, а также шведская фильтровальная бумага.

Целлюлоза растворяется без разложения в так называемом *Швейцеровом* реактиве или купраммонии (раствор окиси меди в аммиаке); кислоты и щелочи осаждают из такого раствора клетчатку в виде аморфного белого порошка. Но при осторожном осаждении аммиаком клетчатка выделяется в виде настоящих кристаллов в форме игольчатых шаров или дендритов. Для этого ткань, обработанную швейцеровым реактивом, осторожно промывают аммиаком и водой.

Характерной качественной реакцией на клетчатку является синее или фиолетовое окрашивание ее от иода и серной кислоты и от хлорцианида; последний служит обычным реактивом на клетчатку при микрохимических исследованиях клеток и тканей растений.

По химическим свойствам целлюлоза является веществом индифферентным, не обнаруживающим ни кислотных, ни щелочных свойств. Атомы водорода в ней, однако, довольно легко заменяются нитрогруппой NO_2 , в результате чего получают так называемые нитропродукты клетчатки, из которых пироксилин имеет большое значение, как взрывчатое вещество. В зависимости от степени нитрования клетчатки, получают очень разнообразные продукты, от сильно взрывчатых и нерастворимых в спирте и эфире, до мало взрывчатых и растворимых в названных растворителях; последние известны в общепитии под именем коллодима.

Под влиянием кислот клетчатка, смотря по продолжительности действия, дает амилоид, декстрин, или сахар декстрозу ($C_6H_{12}O_6$).

Амилоид напоминает крахмальный клейстер и способен синеть от иода; он получается действием серной кислоты на клетчатку, на чем, между прочим, основано приготовление пергаментной бу-

маги, которая представляет собой обыкновенную бумагу, пропитанную амилоидом.

Одно время думали, что клетчатка свойственна только растениям; оказалось, однако, что животные из группы оболочников (*Tunicata*) также способны отлагать клетчатку в своих панцирях.

Несмотря на то, что клетчатка является наиболее характерным веществом для оболочек растительных клеток, ею далеко не исчерпывается химический состав оболочки. Оболочки из чистой клетчатки представляют такую редкость, что вообще говоря едва ли они даже существуют. Помимо клетчатки, в построении оболочек принимает участие также ряд других веществ. Между ними на первом плане следует поставить чрезвычайно распространенные пектиновые вещества, относимые к группе углеводов. У некоторых одноклеточных растений (например, у диатомовых водорослей), оболочка нацело состоит из пектиновых веществ и вовсе не содержит целлюлозы. Из этих же веществ состоит и очень молодая только-что возникшая из плазмы оболочка. Если обработать оболочку, дающую характерное окрашивание с хлорцинкиодом, швейцеровым реактивом и таким образом растворить клетчатку, то оболочка не исчезает; на ее месте остается стенка из пектиновых веществ, которые легко определить по их способности поглощать краски (наприм., метиленовую синьку) и растворяться в щелочах, после предварительной обработки кислотами.

Пектиновые вещества химически еще весьма мало изучены. Нужно заметить, что сложная система углеводов, входящих в состав клеточной оболочки, далеко еще не исследована в полном объеме. Так например, остается невыясненным отношение пектиновых веществ к так называемым полуклетчаткам. По предложению *Шульце* полуклетчатками называются углеводы клеточной оболочки, которые извлекаются слабой (1%) соляной или серной кислотой при нагревании и дают в качестве продуктов разложения не глюкозу, как настоящая целлюлоза, а другие сахара, например, галактозу, маннозу, арабинозу, ксилозу.

Полуклетчатки в некоторых случаях накапливаются в особенно большом количестве (наприм. в семенах фиников).

Весьма замечательно, что у растений, относимых к группе грибов, оболочка вовсе не содержит клетчатки, а состоит из азотистого вещества, называемого хитином, который отлагается животными, особенно из отдела насекомых. Азотистую оболочку имеют также бактерии. Таким образом, родство растительного и животного организмов сказывается здесь.

Лишь в редких случаях оболочка сохраняет свое первоначальное строение и химический состав. Обычно с возрастом клетки она претерпевает существенное изменение вследствие пропитывания разнообразными веществами. Морфологически можно различить: ослизнение, одревенение и кутинизацию оболочек.

Так как все эти процессы являются процессами вторичного характера и обычно связаны с явлениями усложнения организации растения, то мы

рассмотрим их позднее, а теперь обратимся к росту клеточной оболочки. Оболочка растет, как в поверхности, так и в толщину, при чем в ней обнаруживается определенное правильное строение, выражающееся внешним образом в слоистости и полосатости, что легко обнаруживается при окраске хлорцинкиодом.

Рост клеточной оболочки в поверхности является естественным последствием увеличения объема клетки; при этом толщина оболочки может оставаться неизменной. Что же касается утолщения, то оно может происходить двояким путем: либо снаружи клетки, это будет наружное утолщение; либо внутри клетки, это — внутреннее утолщение.

Наружное утолщение также ведет к увеличению объема клетки, как и рост в поверхности; но в этом случае внутренняя полость клетки не увеличивается, так как весь прирост объема обуславливается только отложением нового запаса веществ оболочки. Наружное утолщение в общем встречается редко; оно происходит, напр., при образовании пыльцы, при чем отложение веществ оболочки совершается на счет окружающих пыльцу питающих клеток, которые постепенно разрушаются (рис. 47).



Рис. 47. Зрелая пылинка цивория. Оболочка ее покрыта снаружи зубчатыми гребешками. Наружное утолщение оболочки.

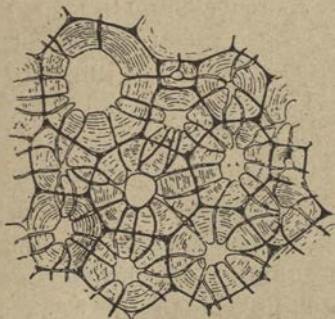


Рис. 48. Группа голостенных паренхимных клеток с поровыми каналами из мякоти груши. Внутреннее утолщение оболочки.

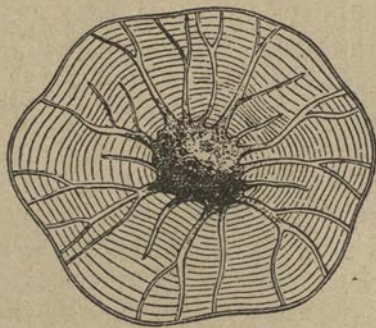


Рис. 49. Клетка с ветвистыми поровыми каналами из скорлупы кокосового ореха. Внутреннее утолщение оболочки.

Внутреннее утолщение ведет обычно к уменьшению внутренней полости клетки, так как оно в большинстве случаев опережает рост в поверхности или происходит тогда, когда этот рост прекратился (рис. 48 и 49).

Рост оболочки в поверхности может происходить либо равномерно повсюду, вследствие чего первоначальная форма клетки остается неизменной, либо разные участки оболочки начинают расти неодинаково быстро, отчего изменяется и самая форма клетки, которая может принять

чрезвычайно сложные очертания, как это мы наблюдаем, например, у покрывающих наружные части растений волосков.

Мы не будем здесь останавливаться на различных формах наружного и внутреннего утолщения оболочки, так как они тесно связаны с усложнением организации, о чем будет речь ниже. Теперь же рассмотрим самый механизм роста оболочки.

Нельзя не признать, что самый факт роста указывает на известную степень гибкости того панцыря, в который заключено живое содержимое клетки. Гибкость эта могла бы быть достигнута иным путем, а именно постройкой оболочки из таких веществ, которые, как например, каучук, обладают высокой эластичностью и способностью к растяжению. Нетрудно видеть, однако, что таким образом увеличение объема клетки было бы поставлено в определенные границы, а именно, оно определялось бы растяжимостью оболочки. Кроме того, подобная оболочка в состоянии большого растяжения не обладала бы достаточной крепостью.

Таким образом, чтобы соединить крепость вместе с возможностью к неограниченному увеличению объема клетки наиболее целесообразен именно тот путь, который избрало растение и который сводится к увеличению массы оболочки без нарушения ее крепости.

Нужно заметить также, что и сам по себе тот главный материал, из которого растение строит оболочки клетки, обладает в высокой степени прочностью и крепостью. По данным *Швенденера* полоска так называемой механической ткани, составленной из клеток с толстыми целлюлезными оболочками, на 1 кв. мм. поперечного сечения выдерживает, не разрываясь, груз от 15 до 20 килогр., т. е. более пуда; такое сопротивление разрыву почти не уступает сопротивлению стали или ковкого железа, но растяжимость клетчатки в 10—15 раз более растяжимости железа.

Каким же образом растение достигает того, что оболочка может увеличиваться в поверхности и в толщину, не изменяя своей крепости?

Нельзя не сознаться, что механизм роста оболочки до сих пор еще не вполне выяснен. Для объяснения этого механизма обычно пользуются данными наблюдения над структурой оболочки. Молодая, только-что возникшая из плазмы, оболочка имеет вид тонкой совершенно бесструктурной пленки, но уже сравнительно рано в ней начинает обозначаться характерная структура, выражающаяся, как уже было замечено ранее, в полосатости и слоистости. Слоистость клеточной оболочки вполне походит на слоистость крахмальных зерен. Для объяснения происхождения этой слоистости, естественно, напрашивается мысль, что утолщение оболочки происходит путем наложения одного слоя на другой. Такое объяснение было дано *Модем* и известно в ботанике под именем *теории наложения*; согласно этой теории, видимая слоистость получается оттого, что отложение клетчатки происходит периодически, вследствие чего между слоями получаются промежутки, которые отделяют один слой от другого.

Теория наложения, однако, не в состоянии объяснить роста клеточной оболочки в поверхности. Рост в этом направлении без нарушения первоначальной структуры можно объяснить только вставкой бесконечно малых частиц. С чисто механической точки зрения процесс этот трудно объяснить; его представляли себе таким образом, что под влиянием тургора клеточная оболочка растягивается, частицы ее расходятся и в образовавшиеся промежутки из протоплазмы выделяются и вставляются новые частички. Такое объяснение роста клеточной оболочки было дано *Нэгели* и оно известно под именем теории интусусцепции или внедрения.

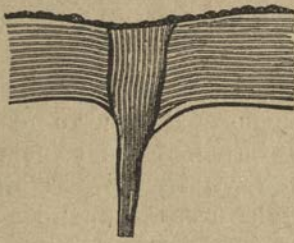


Рис. 50. Наслоение оболочки и перекладки *Caulerpa*. (По *Нэгели*).

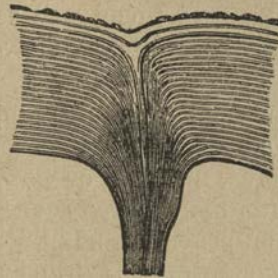


Рис. 51. Наслоение оболочки и перекладки *Caulerpa* в действительности.

Теория внедрения была применена также и для объяснения утолщения оболочки; *Нэгели* предполагал, что и при утолщении происходит вставка новых частиц оболочки между старыми. Происхождение же видимых слоев он объяснял неравномерным распределением организационной воды в толще оболочки; вода эта, играющая для оболочки приблизительно такую же роль, как кристаллизационная вода в кристаллах, распределяется слоями, вследствие чего изменяется послойно плотность оболочки и ее лучепреломление. Таким образом, по теории внедрения между слоями оболочки вовсе нет никаких промежутков; границы же между слоями видны потому, что к слою более плотному, содержащему мало воды, непосредственно прилегает слой менее плотный, более водянистый.

Наблюдение и опыты показали, однако, что такое объяснение слоистости не вполне отвечает действительным фактам. Очень наглядным примером несоответствия теории внедрения с фактами служит, между прочим, утолщение перекладин в полости тела водоросли *Caulerpa*.

Как уже было замечено выше, у этого оригинального растения внутри тела нет сплошных перегородок, а есть лишь перекладки, напоминающие балки и соединяющие противоположные части одной общей наружной оболочки. Перекладки эти утолщаются вместе с утолщением наружной оболочки и обнаруживают такую же слоистость, как и оболочка. Если бы происхождение слоистости обуславливалось неравномерным распределением воды, как думал *Нэгели*, то слои перекладин пере-

секали бы слои оболочки стенки под прямым углом, как видно на рис. 50.

На самом же деле слои перекладин не пересекают слоев оболочки, а загибаются и непосредственно переходят в последние, вполне отвечая схеме постепенного наслаения вещества оболочки (рис. 51).

Кроме того, некоторым ученым (*Нолль, Захариае*) удалось опытным путем проследить наложение новых слоев оболочки на старые. Действительно, если окрасить оболочку молодой клетки так, чтобы клетка осталась живой, то по прошествии некоторого времени можно видеть, что на окрашенный слой отложится новый бесцветный слой оболочки. Затем, если поместить молодую клетку в раствор безвредной краски (например, *Congoroth*), то можно наблюдать отложение молодых красных слоев оболочки на старые белые.

Таким образом, приходится признать, что если теория наложения не в состоянии объяснить роста оболочки в поверхности, то теория внедрения оказывается, в свою очередь несостоятельной в объяснениях слоистости оболочки при ее утолщении. Нужно думать, что в действительности происходит при росте оболочки и внедрение, и наслаение; обе теории, следовательно, приложимы для объяснения сложных явлений увеличения массы оболочки, но не по одиночке, а вместе.

Что касается полосатости оболочки, которая обнаруживается если рассматривать оболочку с поверхности, то к ней, повидимому, вполне применимо объяснение *Нэгели*, именно, что полосы представляют собой параллельные слои с разным содержанием воды.

Если, как это делал ученик *Нэгели Корренс*, пропитать оболочку в растворах солей, которые поглощаются ею равномерно и оставляют легко наблюдаемый под микроскопом осадок (например, при последовательной обработке железосинеродистым калием и хлористым железом, дающим осадок берлинской лазури, или Ag NO_3 и $\text{Na Cl} + \text{свет}$, дающим осадок металлического серебра), то можно заметить, что такой осадок распределяется полосами более густо и менее густо в зависимости от содержания воды в разных полосах оболочки.

Иногда наблюдаются две системы взаимноперекрещивающихся полос; это происходит оттого, что каждая система принадлежит одному слою, при наложении которых и получается скрещивание, если направление полос в отдельных слоях различно.

По мнению некоторых ученых слоистостью и полосатостью не исчерпывается структура оболочки. При обработке оболочки подходящими реактивами (слабая HCl , хромовая кислота, хлорная вода) удается получить тончайшие волокна или даже едва видимые в микроскоп мельчайшие шарики. *Визнер* называет эти шарики дерматозомами и думает, что они являются анатомическими элементами, из которых строится оболочка.

Дерматозомы образуются непосредственно из микрозом плазмы и в оболочке связаны недоступными прямому наблюдению нитями плазмы.

Таким образом, оболочка заключает в себе не только мертвые, но также и живые элементы.

Такое представление о строении оболочек, быть может, и оправдывается некоторыми фактами, но во всяком случае оно пока носит гипотетический характер.

Подобно крахмальным зернам, оболочка обладает двойным лучепреломлением и потому светится в поляризованном свете при скрещивании Николевых призм (рис. 52). Это свойство можно толковать в пользу кристаллического сложения оболочки, которое присуще частичкам клетчатки. Принимая, однако, во внимание, что и аморфные вещества при известных условиях делаются двоякопреломляющими, вопрос о физическом строении оболочки остается пока открытым.

Клеточный сок. Наряду с оболочкой продуктом жизнедеятельности протоплазмы в растительной клетке является клеточный сок, который нередко занимает большую часть внутренней полости клетки.

Клеточный сок можно, следовательно, рассматривать, как жидкое выделение протоплазмы, так как он представляет обыкновенно сравнительно слабый раствор минеральных и органических веществ.

Обычно клеточный сок возникает в плазме в виде отдельных мелких вакуолей, которые затем сливаются в одну общую вакуолю. Как показал *Пфедфер*, образование вакуолей с соком можно вызвать искусственно; если, например, пласмодий миксомицетов поглощает твердые частички растворимых веществ, то по мере растворения этих частичек в плазме образуются вакуоли, ничем не отличающиеся от вакуолей, возникающих в клетках нормально (рис. 53).

Что касается веществ, растворенных в клеточном соке, то они весьма разнообразны. Выше уже было указано, что в вакуолях клеточного сока нередко присутствуют белковые вещества, составляющие так наз. мертвый белок. Затем, чрезвычайно распространены углеводы, именно сахара, особенно дисахариды, моносахариды, а также полисахариды. Из дисахаридов особенно широким распространением пользуется тростниковый сахар ($C_{12}H_{22}O_{11}$), который обычно и добывается соответствующей обработкой растительных тканей.

Из моносахаридов чаще всего встречаются декстроза и левулеза ($C_6H_{12}O_6$), отличающиеся друг от друга, между прочим, тем, что первая вращает плоскость поляризации вправо, а вторая — влево.

Из полисахаридов у растений некоторых групп встречаются инулин (рис. 54), а у других гликоген; последний очень близок к крахмалу и как бы заменяет крахмал у животных.

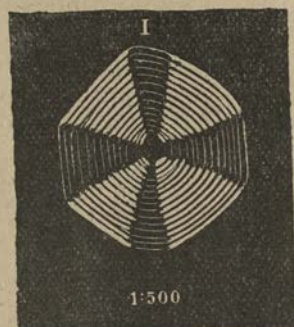


Рис. 52. Поперечный разрез лубяного волокна бегонии в поляризованном свете.

Из группы спиртов в растворах клеточного сока встречаются маннит, дульцит, мелампирит и друг. Очень многочисленны и разнообразны также вещества из группы глюкозидов и дубильных веществ, присутствующие в клеточном соке любой клетки. Большим распространением пользуются также щавелевая, яблочная, виннокаменная и лимонная кислоты, разные аминокислоты и амиды кислот. Кислоты находятся либо в свободном виде, либо в форме кислых солей, вследствие чего клеточный сок обыкновенно имеет слабо кислую, тогда как протоплазма имеет щелочную или нейтральную реакцию.

Из пигментов клеточному соку свойственны синие, красные и фиолетовые, принадлежащие к группе антоциана или антоцианина. Согласно новейшим исследованиям, хромофорная, т. е. несущая окраску группа атомов



Рис. 53. Часть плазмодия *Chondriodermis difforme* с искусственными вакуолями. Увелич. в 200 раз.

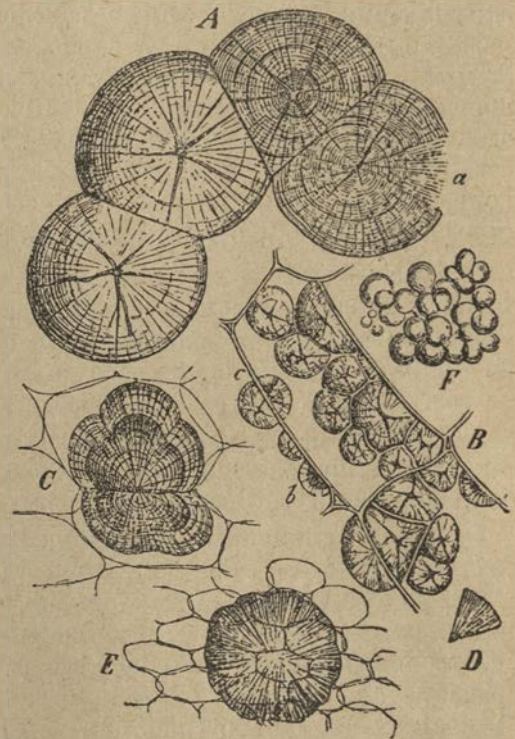


Рис. 54. Сферокристаллы инулина; А—при медленном осаждении из водного раствора, В—в клетках клубня георгины после сурового действия крепкого спирта, С и Е—в кусках, долго лежавших в спирте.

у этих пигментов связана с веществами из группы глюкозидов. Кроме того, в клеточном соке встречаются также разнообразные желтые пигменты, известные под сборным морфологическим названием антохлора.

Наряду с органическими веществами, в клеточном соке присутствуют также и неорганические; из них особенно распространены нитраты, хлориды и фосфаты.

Перечислить все вещества, встречающиеся в клеточном соке, нет возможности, столь велико их число и разнообразие. Можно сказать, что в

клеточном соке представлены все те продукты жизнедеятельности протоплазмы, которые растворимы в воде или в слабых растворах кислот и солей.

Вакуоля с клеточным соком как бы служит складом, откуда протоплазма непосредственно берет необходимые вещества и куда складывает вещества в данный момент ненужные. Кроме того, вещества клеточного сока играют большую роль в тургоре и потому сок имеет первостепенное значение в механизме поступления разных веществ в клетку из окружающей среды.

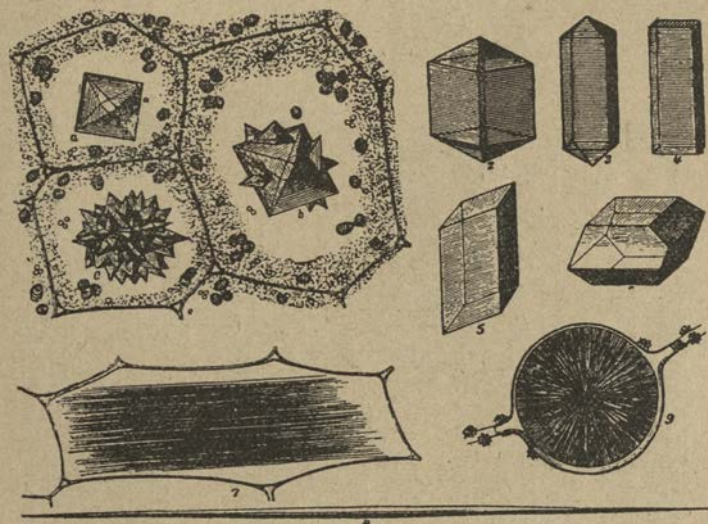


Рис. 55. Кристаллы щавелевокальциевой соли; 1 — три клетки из черешка бегонии (с — друза), 2—6 — разные формы одиночных кристаллов, 7 — клетка с рафидами из ряски, 9 — сферокристалл из гриба Phallus.

За исключением пигментов, вещества клеточного сока, будучи растворенными, недоступны прямому наблюдению под микроскопом. Обнаружить присутствие и природу вещества в соке можно лишь при помощи так называемых микрохимических реакций. Название микрохимическая реакция вовсе не указывает, что здесь дело идет о каких-либо особых реакциях, оно подчеркивает только, что результаты реакции доступны микроскопическому наблюдению. Поэтому, всякая качественная реакция, основанная на получении определенного осадка или появлении определенного окрашивания, может служить и микрохимической реакцией, если только реактивы проникают внутрь клетки и если характер осадка или окраски легко различимы под микроскопом.

Некоторые вещества клеточного сока принимают при известных условиях кристаллическую форму, по которой легко констатировать их присутствие в клетке. Выше уже была речь о кристаллах белка; кроме того, в клетках встречаются также кристаллы некоторых солей. Особенно распространены кристаллы щавелевой кислоты, растворимые в соляной и нерастворимые в уксусной кислоте. По форме отличают: одиноч-

ные кристаллы, чаще в виде ромбоэдров; затем рафиды — игольчатые кристаллы, собранные пучком; друзы, представляющие сrostки одиночных кристаллов; сферокристаллы, составленные из очень тонких игольчатых кристаллов, образующих шарообразные или овальные массы; наконец, кристаллический песок, состоящий из очень мелких зернышек, заполняющих полость клетки (рис. 55).

Изредка, например, у некоторых водорослей (*Closterium*) встречаются кристаллы гипса.

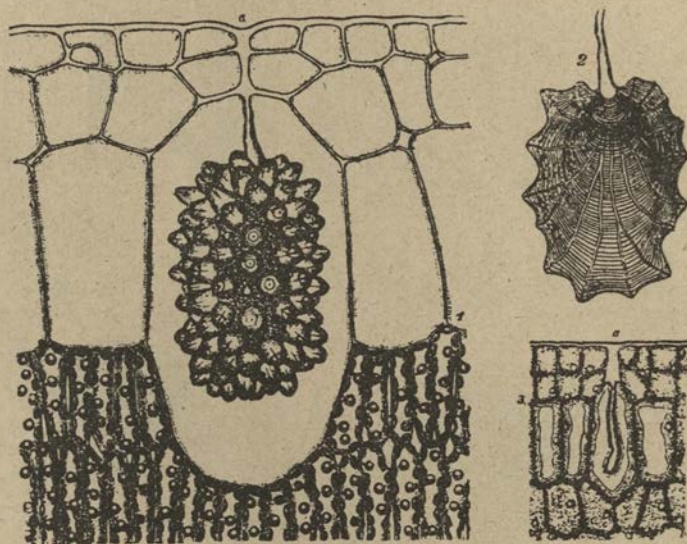


Рис. 56. 1 — Цистолит на разрезе листа *Ficus elastica*, 2 — он же в оптическом разрезе по удаленной извести, 3 — ранняя стадия развития.

У некоторых растений щавелевокислая известь отлагается не внутри, а снаружи клеток, например, у грибов. Углекислая известь иногда пропитывает особые выросты клеточной оболочки, заключающие у некоторых растений всю полость клетки и известные под названием цистолитов. Цистолит представляет собой бугристое тело, заполняющее полость клетки и соединенное ножкой с оболочкой клетки. Если растворить кислотой углекислую известь, то в цистолите обнаруживается клетчатковый остов со свойственной оболочке слоистостью и полосатостью (рис. 56).

Межклеточное вещество. Выше уже было отмечено, что тело растения может быть построено из одной клетки и в природе существует довольно обширная группа одноклеточных растений. Огромное большинство растений построено, однако, из многих клеток и потому их можно назвать многоклеточными.

У многоклеточных растений клетки сцементированы друг с другом при помощи отличного по химическому составу от целлюлозы межклеточного вещества. Достигаемое таким цементированием соединение клеток настолько прочно, что механически нет возможности их разеди-

нить. Но это удается, как уже было упомянуто, путем растворения межклеточного вещества, напр., в смеси азотной кислоты и бертолетовой соли или в хромовой кислоте. Операция раз'единения клеток растворением межклеточного вещества называется *м а ц е р и р о в а н и е м*.

Микроскопически межклеточное вещество можно наблюдать в древесине, особенно у хвойных, где ясно выступает сетка срединных пластинок, разделяющих утолщенные оболочки клеток. Пластинки эти состоят из трех слоев: двух светящихся в поляризованном свете и представляющих первичную оболочку клеток и среднего несветящегося; этот средний слой и является межклеточным веществом (рис. 57).

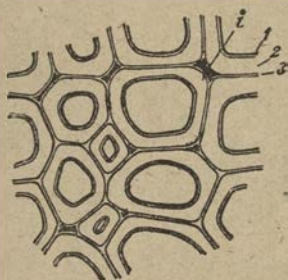


Рис. 57. Поперечный разрез через древесину сосны; 1 — третичный слой стенки, 2 — вторичные слои, 3 — система первичных оболочек, *i* — межклеточное вещество, заметное лишь кое-где по углам клеток. Увелич. 400. (По Ротерту).



Рис. 58. Свободное образование клеток в оплодотворенном яйце у *Ephedra altissima*. Увелич. 100.

В молодой только-что возникшей стенке, раз'единяющей две соседние клетки межклеточное вещество незаметно при прямом наблюдении, и стенка кажется однородной. При дальнейшем развитии клеток, однако, стенка в углах расщепляется на две и в результате возникают *межклетники* или *межклетные пространства* там, где несколько клеток сталкиваются своими углами.

Понятно, что чем сильнее развиты межклетники, тем рыхлее соединены клетки и наоборот. Межклетники, имеющие форму каналов, называются *межклетными ходами*; особенно сильного развития они достигают у водных растений.

Образование клеток. У одноклеточных растений новые клетки возникают путем деления материнской клетки на две дочерних. Если в клетке имеется дифференцированное ядро, то делению клетки предшествует деление ядра. После сформирования дочерних ядер протоплазма разделяется на две части возникающей перегородкой, которая образуется на месте так называемой *клеточной пластинки* (рис. 16).

Последняя состоит из мелких зернышек, возникающих по экватору веретена, нити которого связывают дочерние ядра. Это веретено представляет собой окрепшее и развившееся ядерное веретено; если оно занимает всю полость клетки, то молодая оболочка формируется сразу; в противном случае нарастание оболочки происходит с одной стороны клетки и затем продолжается в протоплазме за пределами веретена.

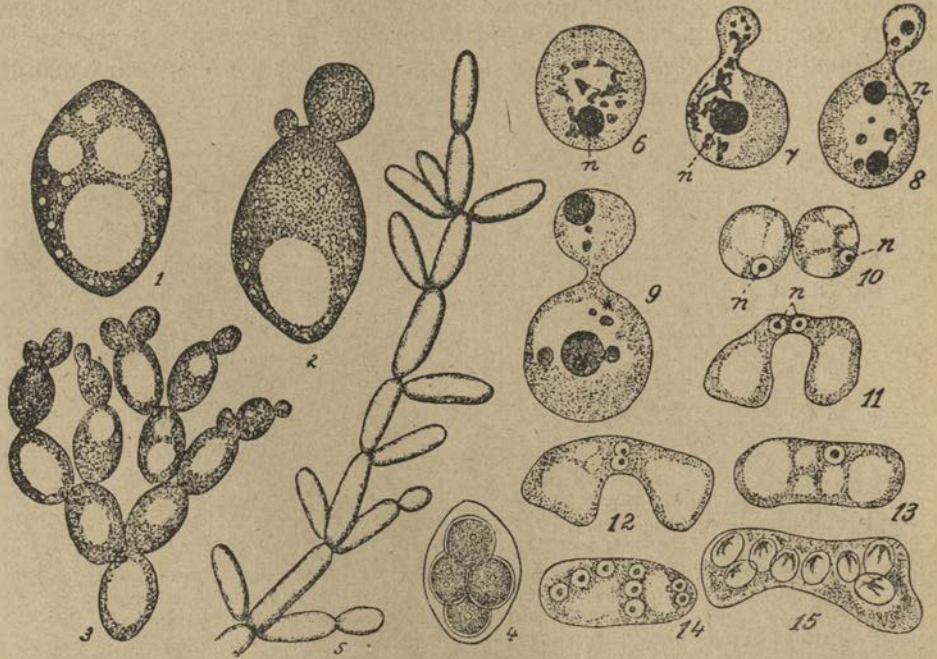


Рис. 59. Saccharomycetes, Дрожжи; 1—4—*Saccharomyces cerevisiae*, 1—отдельная клетка, 2—клетка, начинающая почковаться, увел. в 1500 раз, 3—колония, возникшая путем почкования, увел. в 1000 раз, 4—клетка со спорами, увел. в 1200 раз, 5—*S. ellipsoideus*, подобие мицелия, в 1000 раз увел., 6—9—покоящиеся и почкующиеся клетки *S. cerevisiae* по окрашенным препаратам, *n*—ядра, 10—15—*Schizosaccharomyces octosporus*, 10—две особи перед копуляцией, 11—13—стадии копуляции, 14 и 15—образование спор, *n*—ядра. (1—4 по Luerissen'y и Rees'y, 5 по Hansen'y, 6—15 по Guillermond'y).²

От только-что описанного типичного деления отличается так называемое свободное образование клеток. При свободном образовании ядро материнской клетки делится повторно несколько раз и когда получится таким образом группа дочерних ядер, то между ними сразу возникает сеть перегородок (рис. 19). При этом на образование новых клеток идет не вся протоплазма материнской клетки, а только часть ее, что и составляет принципиальное отличие свободного образования от типичного деления.

Свободное образование наблюдается при развитии спор у сумчатых грибов, формировании половых клеток и зародышей у высших растений и проч., но в общем оно мало распространено (рис. 58).

Разновидностью типичного деления является *почкование*, наблюдаемое у дрожжей (рис. 59). При этом клетка образует округлый вырост, который постепенно увеличивается и в конце концов отделяется от материнской клетки. Подобный же способ образования клеток наблюдается у многих грибов при формировании спор, называемых конидиями (рис. 60).

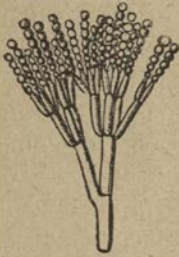


Рис. 60. Конидиеносец *Penicillium crustaceum*, отпочковывающий конидии, которые нарастают одна за другой на подобие чешок.



Рис. 61. А — бесполое зооспора *Ulothrix zonata*, В 1 — гамета, 2 и 3 — копулирующие гаметы, 4 — зигота, возникшая вследствие копуляции. Увелич. 500.

Существенное отличие от деления представляет образование новых клеток путем слияния двух клеток в одну, что наблюдается при половом размножении всех растений. Сливающиеся клетки носят название *гамет*, а возникающая из них клетка называется *зиготой* (рис. 59 и 61).

Многоядерные клетки образуются также путем деления, которому предшествует размножение ядер материнской клетки. В делящейся материнской клетке при этом образуется новая оболочка, нарастающая слоем от периферических стенок внутрь и делящая клетку на две. Так происходит, например, деление многоядерных клеток водоросли *Cladophora* (рис. 62).

Нередки случаи, когда клетка сбрасывает старую оболочку и облекается новой; этот процесс носит название *обновления клетки*: его можно наблюдать, например, при образовании зооспор у водорослей в тех случаях, когда клетка дает одну зооспору.

Каждое многоклеточное растение начинает свою жизнь с одной клетки и построение тела при дальнейшем развитии основано на умножении числа клеток путем деления.

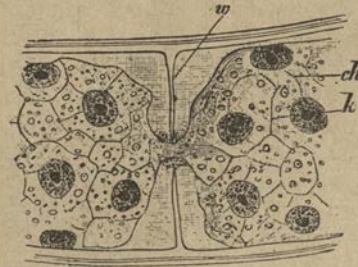


Рис. 62. Часть делящейся клетки *Cladophora fracta*; *w* — нарастающая поперечная перегородка, *ch* — отщепляемые внутрь хромофоры, *k* — ядра. Увелич. 600.

Этими краткими сведениями мы и ограничимся при рассмотрении морфологии клетки и ее составных частей. Не подлежит сомнению, что многие стороны морфологии клетки остаются неясными и что в этой области предстоит еще очень большая работа. Тем не менее, уже теперь можно сказать, что клетка, некогда представлявшаяся в качестве простейшей биологической единицы, на самом деле обладает чрезвычайно сложным строением. Открытие в новейшее время мельчайших органоидов, названных хондриосомами, невольно наводит на мысль, что клетка, как биологическая единица, слишком сложна и слишком крупна. Подобно тому, как систематики в настоящее время приходят к заключению, что установленные *Линнеем* виды не отвечают элементарным биологическим единицам, так и анатомы вынуждены все более и более уделять внимания отдельным частям клетки в предвидении, что может быть и сама клетка есть лишь совокупность истинных элементарных единиц, более простых и более мелких. Но, как уже замечено выше, в настоящее время мы не располагаем достаточным количеством данных, чтобы клеточную теорию заменить новой; сознавая ее несовершенство, мы все же будем придерживаться ее в качестве удобной схемы для обзора жизнедеятельности организма.

Литература.

1. О клетке вообще, о протоплазме и ядре.

- Altmann, R. Die Elementarorganismen. Leipzig. 1890.
 Behrens, Kossel und Schifferdecker. Das Mikroskop und die Methoden der mikroskopischen Untersuchung. 1889.
 Berthold, J. B. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. 1886.
 Brücke, E. Die Elementarorganismen. (Sitzber. Wiener Akad. 44. 1861.)
 Bütschli, O. Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig. 1892.
 Czapek, F. Ueber eine Methode zur Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut. Jena. 1911.
 Dippel. Grundzüge der allgemeinen Mikroskopie. 1885.
 Ewart. On the physics and physiology of protoplasmic streamings in plants. Oxford. 1903.
 Fischer, Alfred. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena. 1902.
 Freundlich, H. Kapillarchemie. Leipzig. 1909.
 Gaidukov, N. Dunkelbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und der Medizin. Jena. 1910.
 Гартвиг, О. Клетка и ткани. Перев. с нем. И. Бородина и Н. Холодковского. т. I. СПбург. 1894.
 Grew, N. The anatomy of vegetables. London. 1672.
 Haberlandt, G. Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena. 1887.
 Hanstein, J. v. Das Protoplasma. 1880.

- Höber, R. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig. 1906.
3. Aufl. 1911.
- Hooke, R. Micrographia etc. London. 1667.
- Lee, A. B. und Mayer, Paul. Grundzüge der mikroskopischen Technik.
II. Aufl. 1901.
- Loew und Bokorny. Die chemische Kraftquelle im Protoplasma. München. 1882.
- Malpighi, M. Anatomia Plantarum etc. Londini. 1672 u. Klassiker der
exacten Wissenschaften. No. 120. Leipzig. 1901.
- Mohl, H. Vermischte Schriften. Tübingen. 1845.
- Ostwald. Grundriß der Kolloidchemie. 2. Aufl. Dresden. 1911.
- Reinke, J. Einleitung in die theoretische Biologie. II. Aufl. 1911.
- Schwann, Th. Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in
der Struktur der Thiere und Pflanzen. Berlin. 1839.
- Schwarz, Fr. Diemorphologische und chemische Zusammensetzung des Proto-
plasmas. (Cohn's Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. Bd. V. 1887.)
- Strassburger, Ed. Die Ontogenie der Zelle seit 1875. (Progressus rei
botanicae. 1907.)
- Strassburger, E. Das botanische Practicum, IV. Aufl.. Jena. 1902.
- Wiesner, J. Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz.
Wien. 1892.
- Zacharias, E. Sammelbericht über chemische Beschaffenheit von Protoplasma
und Zellkern. (Progressus rei Botanicae, 1909.)
- Zimmermann, A. Das Mikroskop. 1895.
- Zimmermann, A. Sammelreferat. (Beihefte zum Botan. Centralbl. 3. 1893.)
- Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie etc. периодич. издание, по-
священное технике микроскопа и микрокопирования. (С 1884 г.).
- Zsigmondy, R. Kolloidchemie. Leipzig. 1912.

2. О пластидах и хлорозомах.

- Belzung, E. Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les
grains de chlorophylle. (Ann. Sc. nat. Botanique. VII série. VI. 1887.)
- Anatomie et physiologie végétale. 1900.
- Courchet. Recherches sur les chromoleucites. (Ann. Sc. nat. VII Série.
Botanique, t. VII. 1888.)
- Fritsch, P. Ueber farbige körnige Stoffe des Zellinhalts. Diss. Königsberg. 1882.
- Guilliermond, A. Recherches cytologiques sur le mode de formation de
l'amidon et sur les plastes des végétaux. (Archives d'anatomie microscopique.
XIV. 1912.)
- Нofmeister. Pflanzenzelle. 1867.
- Любименко, В. К вопросу о физиологической самостоятельности пластид
(Журнал Русск. Ботан. Об-ва. т. II. 1917).
- Meyer, A. Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer
Beziehung. Leipzig. 1883.
- Ueber Krystalloide der Prophoplasten und über die Chromoplasten der Angios-
permen. (Botan. Zeitung. 1883.)
- Mohl, H. v. Vegetabilische Zelle. 1851.
- Ueber den Bau des Chlorophytes. (Botan. Zeitung. 1855.)
- Навашин, С. Принцип преэмптенности и новые методы в учении о клетке
высших растений. (Журнал Русск. Ботан. Об-ва. т. I. 1916.)

- Rotherert, W. Ueber Chromoplasten in vegetativen Organen. (Bullet. de l'Académie des sciences de Cracovie. Série B. Mars. 1911.)
 — Neue Untersuchungen über Chromoplasten. (Ibid. Janvier. 1914.)
- Scherrer, A. Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros. (Flora. CVII. 1914. Inagr. Diss. Zürich. 1914.)
- Schimper, A. F. W. Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. (Botan. Zeitung. 1883.)
 — Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. (Pringsheim's Jahrbüch. f. wiss. Botanik. Bd. XVI. 1885.)
- Schmidt, E. W. Pflanzliche Mitochondrien. (Progressus rei botanicae. IV. 1912 u. Zeitschrift für Botanik. 1912.)
- Schmitz, Fr. Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. (Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botanik. Bd. XV. 1884.)
 — Die Chromatophoren der Algen. Bonn. 1882.
- Senn, G. Die Gestalts- und Lagerveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig. 1908.
 — Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lagerveränderung der Chromatophoren. (Ber. deutsch. botan. Ges. Bd. XXVII. 1909.)
- Сапегин, А. А. Исследование индивидуальности пластиды. Дисс. Одесса. 1913.

3. О пигментах пластид.

- Escher, H. Zur Kenntnis des Carotins und des Lycopins. Zürich. 1909.
- Ивановский, Д. О физическом состоянии хлорофилла в живых листьях. Варшава. 1913.
- Kraus, G. Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten. Stuttgart. 1872.
- Kylin, H. Ueber die roten und blauen Farbstoffe der Algen. (Zeitschr. f. physiolog. Chemie. LXXVI. 1912.)
- Любименко, В. О превращении пигментов пластид в живой ткани растения. (Записки Имп. Академии Наук. VIII серия. т. XXXIII. 1916.)
- Marchlewski, L. Die Chemie des Chlorophylls und ihre Beziehung zur Chemie des Blutfarbstoffs. Braunschweig. 1909.
- Molisch, H. Das Phycoerythrin, seine Kristallisierbarkeit und chemische Natur. (Botan. Zeitung. 1894.)
 — Das Phycocyan, ein krystallisierbarer Eiweisskörper. (Botan. Zeitung. 1895.)
- Monteverde, N. A. Das Absorptionsspectrum des Chlorophylls. (Acta Horti Petrop. XIII. 1893.)
- Монтеверде, Н. А. и Любименко, В. Н. О зеленом пигменте внутренней оболочки семян некоторых *Cucurbitaceae* и его отношении к хлорофиллу. (Изв. Имп. СПб. Ботан. Сада. 1909.)
- Монтеверде, Н. А. и Перфильев, Б. В. О пигменте из группы хлорофилла у зеленой бактерии *Pelodictyon*. (Журн. Микробиологии, т. I.)
- Тимирязев, К. Спектральный анализ хлорофилла. СПб. 1871.
- Willstätter, R. und Stoll, A. Untersuchungen über Chlorophyll. Methoden und Ergebnisse. Berlin. 1913.
- Цвет, М. С. Физико-химическое строение хлорофилльного зерна. Казань. 1901.
 — Хромофиллы в растительном и животном мире. Варшава. 1910.

4. О крахмальных зернах.

- Czaprek, Fr. Biochemie der Pflanzen. Bd. I. 2. Aufl. Jena. 1913. Стр. 397—417. Довольно полный список литературы по морфологии и химии крахмальных зерен.
- Meуer, A. Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena. 1895. Полный свод литературы.
- Nägeli. Die Stärkekörner. Zürich. 1858.
- Rodewald und Katten. (Zeitschr. physik. Chemie. XXXIII. 1900.)

5. О белковых кристаллах и алейроновых зернах.

- Beauverie. (Ann. Sc. nat. 9-e Série. VIII. 1908.)
- Czaprek, Fr. Biochemie der Pflanzen. II Bd. Jena. 1905.
- Griessmayer, v. Die Proteide der Getreidearten, Hülsenfrüchte und Oelsamen. Heidelberg. 1897.
- Radlkofer. Ueber Krystalle proteinartiger Körper. Leipzig. 1859.
- Schimper. Untersuchungen über die Protein-Krystalloide. Strassburg. 1878.
- Tschirich. Angewandte Pflanzenanatomie. 1889.
- Zimmermann, A. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. II. 1892 u. III. 1893.

6. О клеточной оболочке.

- Czaprek, Fr. Biochemie der Pflanzen. Bd. I. 2. Aufl. Jena. 1913. Стр. 629—708.
- Палладин, В. О внутреннем строении и способе утолщения клеточной оболочки и крахмального зерна. Москва. 1882.
- Strassburger, E. Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena. 1882.

7. Ботаническую и химическую литературу о растительных маслах, углеводах, глюкозидах и других органических веществах, являющихся продуктами жизнедеятельности протоплазмы, можно найти в сочинении:

- Czaprek, Fr. Biochemie der Pflanzen. Jena. I. Aufl. 1905. два тома. I-й том вышел вторым изданием в 1913.
- О маслах см. также Иванов, Сергей. — Образование и превращение масла в растений. Москва. 1913.

8. Об антоцианине, дубильных веществах.

- Buscalioni, L. et Pollacci, G. (Atti Ist. Botan. Pavia. VIII. 1903.)
- Combes, Raoul. Formation de pigments antocyaniques etc. (Ann. Sc. natur. IX Série. Botanique. 1912.)
- Les échanges gazeux des feuilles pendant la formation et la destruction des pigments anthocyaniques. (Rev. Gén. botan. XXII. 1910.)
- v. Gertz, O. Studien öfwer Anthocyan. Lund, 1906.
- Wheldale, M. On the formation of Anthocyanin. (Journal of Genetics. I. 1911.)
- Willstätter, R. Ueber die Farbstoffe der Blüten und Früchte. (Sitzber. Königl. Preussisch. Akad. d. Wiss. X u. XI, XII. 1914. Ann. Chem. 408. 1915.)

9. *О кристаллах щавелевокислой извести.*

Kohl. Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. 1889.

Монтеверде, Н. А. Об отложении щавелевокислых солей кальция и магния в растении. 1889.

Solereder. Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Erg. Bd. 1908.

10. *Литература и общий очерк морфологии клетки:*

Бородин, И. П. Курс Анатомии растений. 4-е изд. СПб. 1910. Из периодических изданий, посвященных специально животной и растительной клетке, можно указать:

Archiv für Zellforschung. München. С 1908.

La Cellule. Издается в Бельгии с 1885.

ОТДЕЛ II.

Общие условия поступления веществ в клетку.

ГЛАВА VIII.

Поступление воды в живую клетку. Явления набухания. Проницаемость клеточной оболочки и протоплазмы. Живая клетка, как осмотическая система. Тургорное и осмотическое давление.

Всякое проявление жизнедеятельности организма построено на обмене вещества и энергии с окружающей его мертвой средой. Жизнь растения с физико-химической точки зрения выражается в построении некоторого запаса органических веществ насчет минеральных и потому понятно, что изучение условий поступления веществ в живую клетку составляет основную задачу физиологии растений. Опыт и наблюдение показывают, что вода является абсолютно необходимым веществом для поддержания жизнедеятельности протоплазмы. Значение воды определяется не только химическим составом, но также и ее физическими свойствами. Правда, водород и кислород, входящие в состав воды, входят также и в состав органических соединений живого организма; поэтому, воду, без сомнения, можно считать питательным веществом, т. е. веществом, на счет которого организм строит свое тело.

Но водород и кислород живая клетка может черпать также и из других соединений; первенствующая же роль воды заключается в создании той чисто физической среды, в которой только и возможна жизнедеятельность протоплазмы. Из повседневного опыта известно, что зрелые семена растений, заключающие все необходимые питательные вещества для растения, в сухом состоянии не прорастают, хотя и остаются живыми. Подобное дремлющее или, как говорят, латентное состояние жизни в природных условиях достигается отнятием воды и играет большую биологическую роль у растений. Высушенные на воздухе растения обычно заключают еще от 8 до 14% воды; высушиванием в эксикаторе удается понизить содержание ее до 3 и даже до 1%. Окончательное же удаление воды без нагревания до 100—110° С не удается.

Таким образом, в основе всякого проявления жизнедеятельности клетки лежит поступление воды в протоплазму. Поступление чрезвычай-

но облегчается тем, что клеточная оболочка и протоплазма весьма легко пропускают через себя воду и, кроме того, обладают способностью набухать в воде. Способность набухания вовсе не является исключительной принадлежностью живой протоплазмы или вообще живой клетки; она присуща также и различным мертвым телам, вследствие чего ее следует рассматривать, как определенное физическое свойство некоторых тел. Явление набухания определяется как природой жидкости, так и природой твердого тела, так как, например, клеточная оболочка набухает в воде, но не набухает в алкоголе.

Набухание, подобно капиллярности и адсорпции, является результатом поверхностного притяжения между частицами твердого тела и жидкости. Величина этого молекулярного притяжения определяет и величину энергии набухания. Явление набухания, например, оболочки клетки мы должны себе представить таким образом, что, вследствие сильного молекулярного притяжения, частицы воды проникают между частицами оболочки, как бы вклиниваются между ними и увеличивают разделяющее их расстояние. Как велико может быть количество впитанной воды, об этом можно судить хотя бы уже потому, что живая протоплазма содержит по весу от 60 до 90% воды, а по данным *Нэгели* в слизистых оболочках некоторых водорослей на 200 частей воды содержится всего 1 часть сухого вещества.

Величина молекулярного притяжения к воде способных к набуханию составных частей клетки чрезвычайно велика; так, по определению *Родевальда*, необходимо давление в 2523 атмосферы, чтобы воспрепятствовать набуханию крахмальных зерен в воде. Известно также, какие огромные давления развивают сухие семена при набухании; медики, например, чтобы раз'единить кости черепа, насыпают в него сухих семян гороха и затем поливают их водой. По опытам *Гэльза* семена гороха, помещенные в железном сосуде, при набухании поднимают крышку его с грузом более 5 пудов.

Энергия набухания, как всякая энергия молекулярного притяжения, действует, однако, на чрезвычайно малых расстояниях и потому она быстро падает вместе с увеличением количества воды в набухающем теле; когда же тело набухло до возможного предела, энергия набухания падает до нуля и, таким образом, перестает быть источником силы, которую живая клетка могла бы употребить в дело.

Проникновение воды в живую клетку не ограничивается, однако, только набуханием соответствующих частей клетки. Вода проникает также внутрь полости клетки в свободном виде и это проникновение ясно демонстрируется присутствием вакуоли с клеточным соком. Вместе с водой в клетку могут проникнуть также вещества в ней растворенные; спрашивается, каковы же условия проникновения растворов внутрь клетки, облеченной оболочкой?

Если мы возьмем взаимно смешивающиеся жидкости, например, воду и водный раствор медного купороса или водный раствор какой-либо краски и нальем их поочередно в один и тот же сосуд, так, чтобы, скажем, вода

занимала верхний, а раствор краски нижний слой, то при некоторой осторожности при наливании мы получим, действительно, два отдельных слоя, цветной и бесцветный. Оставляя сосуд в покое, мы заметим, что через некоторое время граница между слоями исчезнет и обе жидкости, равномерно смешавшись, образуют однородный раствор взятой нами краски.

Такое явление смешивания двух жидкостей называется диффузией.

Иначе происходит смешивание таких жидкостей, когда их разделяет какая-либо пористая перегородка, например, из обожженной глины, растительного пергаменты или животного пузыря и т. п. В этом случае раствор соли или краски будет медленнее проходить через разделяющую перегородку и в результате то отделение сосуда, где находится краска, покажет прибывль, а то, где вода — убыль жидкости.

Такое неравномерное смешивание жидкостей, вследствие неодинаково быстрого прохождения их через пористую перегородку, называется осмосом.

В конце концов, несмотря на неравномерное смешивание вначале, обе жидкости, если только они проходят через перегородку, смешиваются совершенно также, как в случае с простой диффузией, т. е. результат будет такой, как будто бы перегородки вовсе не было.

Исследование показывает далее, что скорость прохождения жидкостей через разбухающую перегородку зависит от природы жидкости. Если мы возьмем, например, перегородку из животного пузыря и отделим ею соляной раствор от воды, то заметим, что вода будет проходить скорее, чем соляной раствор; происходит это от того, что животный пузырь лучше разбухает в чистой воде, чем в соляном растворе.

Оболочка растительной клетки в смысле проницаемости весьма близка к животному пузырю или растительному пергаменту. Вода через нее проходит скорее, чем растворы солей. Очень слабо проходят через нее или почти не проходят вещества с огромными частицами, как камеди или белки.

Из опытов с плазмолизом мы знаем также, что вещества, чтобы попасть внутрь клетки, должны, кроме оболочки, пройти еще слой протоплазмы. Осмотические свойства последней уже существенно отличаются от свойств клеточной оболочки и приближаются к свойствам так называемой полупроницаемой перепонки. Этим термином обозначают такие перепонки, которые, легко пропуская воду, не пропускают или почти не пропускают такие растворяющиеся в ней вещества, как соли, сахар и проч., вследствие чего равномерного смешения жидкости не происходит вовсе или только через очень долгое время. Подобные перепонки *Пфедфер*, которому мы обязаны блестящими исследованиями в области осмотических явлений, получал осаждением в стенках пористого глиняного сосуда железосинеродистой меди (желтая соль + медный купорос) или дубильнокислой желатины (та-

нин + желатин); поэтому, перепонки, о которых идет речь, называются также осадочными.

Если сосуд, в стенках которого отложена полупроницаемая перепонка, наполнить раствором сахара и вставить в другой сосуд с чистой водой, то вода довольно быстро начнет переходить из внешнего сосуда во внутренний. Соединив внутренний сосуд с манометром, мы заметим, что поступление воды развивает определенное давление на стенки сосуда с осадочной перепонкой; давление это называется осмотическим давлением.

Сущность явления сводится к тому, что осадочная перепонка внутреннего сосуда не пропускает через себя сахар и потому последний притягивает воду из внешнего сосуда, вследствие чего объем жидкости во внутреннем сосуде стремится увеличиться, вызывая таким образом давление на стенки его.

Приборы, при помощи которых определяется осмотическое давление и изучаются вообще явления осмоса, называются осмометрами (рис. 63).

Исследование, произведенное *Пфеффером* с осадочными перепонками, показало, что осмотическое давление, при прочих равных условиях, прямо пропорционально концентрации растворенного вещества. Так например, если взять тростниковый сахар, то получаются следующие осмотические давления в зависимости от концентрации:

Концентрация в % ^о / _о весовых	Осмотическое давление в сантиметрах столбика ртути
1	53,8
2	101,6
4	208,2
6	307,5
1	53,5

Эти цифры показывают, что величина осмотического давления, действительно, прямо пропорциональна концентрации раствора. Если, пользуясь этими цифрами, вычислить давление для 34,2 % раствора сахара (т. е. так наз. мольного раствора, заключающего в литре раствора грамм-молекулу растворенного вещества), то оказывается, что оно равно 22,7 атмосфер при 0° и 760 мм. давления.

Эта цифра настолько близка к цифре газового давления (22,4 атмосферы), что *Вант-Гофф* построил особую теорию осмотического давления, приравняв его к газовому. На основании закона *Бойля-Мариотта*, как известно, произведение из объема, занимаемого газом, на его давление есть величина постоянная для газов.

Таким образом, при 0° и атмосферном давлении 760 мм. грамм-молекулы кислорода, вес которого = 32 грамма, или грамм-молекулы углекислого газа с весом в 44 грамма, будут занимать один и тот же объем = 22,4 литра; если эти газы сжать так, чтобы грамм-молекула занимала 1 литр объема, то получится давление = 22,4 атмосферы.

Следовательно, если мольный раствор тростникового сахара производит давление = 22,7 атмосферы, то это показывает, что давление это равно тому, которое тростниковый сахар произвел бы в состоянии газа при 0° и атмосферном давлении в 760 мм.

Позднейшие исследования показали, что цифры *Пфеффера* не вполне правильны и в настоящее время закон *Вант-Гоффа* об осмотическом давлении формулируют таким образом: осмотическое давление раствора равно тому давлению, которое вызывается растворенным веществом, если бы оно занимало в форме газа объем, равный объему одного растворителя. Сущность поправки сводится здесь к тому, что при приготовлении мольного раствора нужно рассчитывать не на 1 литр раствора, а на 1 литр растворителя и брать моль растворимого вещества на 1 литр растворителя.

Проницаемость протоплазмы живой клетки в значительной мере приближается к проницаемости осадочной перепонки, а потому закон *Вант-Гоффа* об осмотическом давлении применим и к живой клетке. Последняя: как бы осуществляет осмометр, так как в ней мы имеем соединение двух перегородок: наружной более проницаемой и внутренней менее проницаемой, соответствующей осадочной перепонке в опытах *Пфеффера*.

Величина осмотического давления находится в прямой зависимости от проницаемости перегородки, именно, она уменьшается вместе с увеличением проницаемости, как показывают нижеследующие цифры:

6% растворы	Осмотическое давление в сантим. столбика ртути		
	Осадочная перепонка	Растит. пергамент	Животный пузырь
Тростниковый сахар	287,7	29,0	14,5
Селитра	700,0	20,4	8,9
Аравийская камедь	25,9	17,7	14,2
Желатина	23,8	21,3	15,4

Если мы представим теперь, что живая клетка находится в чистой воде, то в ней, благодаря присутствию в клеточном соке веществ притягивающих воду, должно обнаружиться осмотическое давление. Давление это, действительно, обнаруживается прежде всего в форме упомянутого выше тургорного давления, которое вызывает растяжение клеточной оболочки и прилегающего к ней слоя протоплазмы. В этом

нетрудно убедиться прямым опытом на крупных клетках: так, например: если длинную клетку водоросли *Nitella* проколоть иглой так, чтобы установить сквозное сообщение клетки с окружающей ее водой или воздухом, то можно заметить сокращение длины клетки.

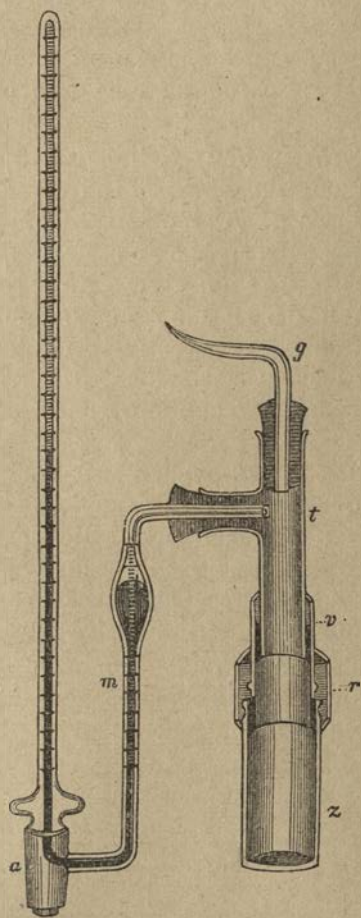


Рис. 63. Осмометр Пфелфера.

Далее, наличие осмотического давления обнаруживается и в описанных раньше опытах плазмолиза. Сущность этих опытов сводится к ослаблению или уничтожению тургорного давления. Для уяснения этого явления представим себе, что клеточный сок живой клетки, скажем, какой-либо водоросли, содержит 5% тростникового сахара в растворе. Благодаря тому, что вакуоля с соком окружена двойной оболочкой из клетчатки и протоплазмы, вся клетка при помещении ее в чистую воду будет действовать, как осмометр; вода будет входить в вакуолю и осмотическое давление внутри клетки делается равным осмотическому давлению 5% раствора сахара в осмометре. Отличие клетки от осмометра сводится, однако, к тому, что оболочки ее растяжимы; под влиянием осмотического давления они будут растягиваться, подобно тому, как поднимается столбик ртути в осмометре с нерастяжимыми стенками. Отсюда понятно, что в чистой воде растяжение клеточных оболочек, одевающих вакуолю с соком, будет прямо пропорционально осмотическому давлению 5% раствора сахара и растяжимости самых оболочек. Тургорное давление, т. е. давление, которое испытывают протоплазма и клеточная оболочка, в этом случае будет равно осмотическому давлению.

Когда оболочки достигнут возможной для них степени растяжения, должно наступить известное равновесие: внутрь клетки будет входить такое же количество воды, какое будет выдавливаться из нее, благодаря сопротивлению оболочек.

Перенесем теперь нашу клетку в 5% раствор сахара. В этом случае осмотическое давление внутри клетки будет уравнено осмотическим давлением снаружи; приход воды из 5% раствора сахара будет уравниваться отдачей из вакуоли, но оболочки останутся в прежнем состоянии растяжения и тургорное давление опять будет прямо пропорционально осмотическому. Усилим теперь концентрацию наружного раствора, возьмем

вместо 5—10% раствор сахара. В этом случае, очевидно, часть воды перейдет от менее концентрированного раствора к более концентрированному, т. е. в нашем опыте из вакуоли с соком в окружающий клетку раствор.

Что же произойдет с оболочками, одевающими вакуолю? Так как объем вакуоли с соком вследствие отдачи воды уменьшится, то понятно, что оболочки начнут сжиматься, каждая сообразно своей способности к растяжению. Менее растяжимая клеточная оболочка сожмется лишь на небольшую величину, а слой протоплазмы подвергнется гораздо более сильному сокращению и отстанет от клеточной оболочки, к которой он был раньше прижат. В конце концов, мы получим типичную картину плазмолиза, которая указывает нам на полное или почти полное уничтожение тургорного давления.

Что же касается осмотического давления внутри вакуоли с соком, то оно при этом не только не уменьшается, но даже увеличивается, так как вследствие отдачи некоторой части воды, концентрация сахара повысится и будет повышаться до тех пор, пока не достигнет 10%, т. е. концентрации наружного раствора.

На первый взгляд здесь наблюдается как бы противоречие. В самом деле, тургорное давление является результатом осмотического давления; между тем, при повышении осмотического давления тургорное давление может уменьшиться и даже упасть до нуля.

На самом деле противоречие здесь только кажущееся, так как тургорное давление в действительности является функцией от величины объема вакуоли. Оно будет пропорционально осмотическому давлению лишь до тех пор, пока объем этот может увеличиваться, т. е. пока снаружи клетки находится чистая вода или раствор более слабый, чем в вакуоле.

Если с внешней стороны находится раствор более концентрированный, объем вакуоли понятно станет уменьшаться, а с ним будет уменьшаться и тургорное давление, которое может не только упасть до нуля, но и принять отрицательную величину, так как на этот раз давление снаружи будет стремиться уменьшить объем клетки.

Окружающий вакуолю слой протоплазмы отличается от обычной осадочной перепонки тем, что он по своей консистенции приближается к жидкости. В действительности это обстоятельство не имеет значения для явлений осмоса, так как свойством полупроницаемости обладают и типичные жидкости. Если, например, пористую перегородку пропитать водой и поместить с одной стороны эфир, а с другой бензол, то мы получим осмотическую систему с перевесом осмотического давления на стороне бензола, так как водяная перепонка для него почти непроницаема.

Точно также для сущности осмотических явлений не имеет значения присутствие в клеточном соке разнообразных веществ. Подобно газовому, осмотическое давление будет пропорционально количеству молекул, заключенных в данном объеме раствора, независимо от того, однородны или разнородны эти молекулы химически.

Отсюда для практики исследования вытекает весьма важный вывод, а именно: мы можем определить осмотическое давление в клетке, не зная природы веществ, растворенных в клеточном соке.

ГЛАВА IX.

Определение осмотического давления в живой клетке. Изосмотический коэффициент. Поступление в клетку растворенных в воде веществ. Эндосмос и экзосмос. Механизм накопления поглощенных веществ. Поступление газов. Избирательная способность живой клетки.

Выше уже было указано, что живую клетку можно рассматривать как осмотическую систему и определять опытным путем осмотическое давление в ней. На первый взгляд задача эта представляется технически весьма трудной, вследствие малых размеров отдельных клеток. Разрешение ее, однако, упрощается, благодаря тургорному давлению, которое поддерживает оболочку и стенный слой протоплазмы в состоянии растяжения.

Мы знаем, что тургорное давление равно осмотическому при помещении клетки в чистую воду. Равенство это сохраняется и в том случае, когда клетка будет помещена в раствор, равный по осмотическому давлению раствору клеточного сока. Но как только осмотическое давление наружного раствора хоть немного будет превосходить таковое клеточного сока, тотчас же уменьшится тургорное давление внутри клетки, и это выразится знакомыми нам явлениями плазмолиза, которые легко контролировать под микроскопом.

Таким образом, фактическое определение осмотического давления внутри клетки сводится к отысканию такой концентрации наружного раствора, который производит осмотическое давление равное давлению клеточного сока и который принято называть *изосмотическим*.

Если, например, 3% раствор сахара не вызывает в клетке никаких признаков плазмолиза, а 3,5% уже обнаруживает в очень слабой степени это явление, то можно уверенно сказать, что осмотическое давление внутри клетки равно или почти равно давлению 3,5% раствора сахара, т. е. при перечислении приблизительно около 3 атмосфер.

Само собой разумеется, что для таких определений можно брать растворы самых различных соединений, но на практике обычно пользуются растворами поваренной соли или селитры, с которой удобно работать.

Для удобства наблюдения явлений плазмолиза под микроскопом обычно пользуются такими клетками, сок которых окрашен пигментом и в которых, поэтому, легко заметить начало отставания протоплазмы от клеточной оболочки.

Путем подобных наблюдений было найдено, что осмотическое давление в нормальных растительных клетках колеблется от 5 до 10 атмосфер; ниже 3 атм. оно, повидимому, не спускается, но нередко оно подни-

мается до 15—20 атмосфер (напр., в клетках корня свекловицы, чешуях огородного лука и проч.). У некоторых солончаковых растений осмотическое давление в клетках достигает 100 атм., а в клетках плесневых грибов, развивающихся в концентрированных растворах сахара или солей, давление доходит до 300 атмосфер.

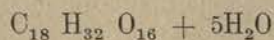
Не следует думать, что таких же громадных размеров может достигать и тургорное давление. Опыт показывает, что при перенесении плесени, развившейся в концентрированном растворе сахара, в чистую воду оболочки клеток ее лопаются, не будучи в состоянии выдержать повышения тургорного давления. Максимальная величина тургорного давления, очевидно, определяется крепостью оболочки, и как только это давление превзойдет сопротивление оболочки, дальнейшее растяжение последней становится невозможным. Оболочка может сохраниться целой при очень высоком осмотическом давлении клеточного сока лишь при условии, что объем клетки не будет увеличиваться дальше известного предела: последнее и достигается помещением клетки в раствор, осмотическое давление которого равно давлению сока.

Когда мы говорим об осмотическом давлении наружного, т. е. просто налитого в сосуд раствора, то на первый взгляд это выражение кажется непонятным, так как налитый в сосуд мольный раствор, напр., тростникового сахара обладает осмотическим давлением почти в 25 атм., каковое давление, однако, внешним образом ни в чем не проявляется. Причина этого явления, по мнению физиков, заключается в уравнивании осмотического давления поверхностным натяжением жидкости, величина которого значительно превосходит величину первого.

Де-Фриз, произведший очень обширные исследования над осмотическим давлением внутри живых клеток растений, пришел к выводу, что неконцентрированные эквимолекулярные или мольные растворы органических веществ, напр., тростникового сахара, инвертированного сахара, кислот яблочной, лимонной, винной и проч., обладают одинаковым осмотическим действием или, как говорят, *изосмотичны*.

Такой результат вполне согласуется с представлением, что осмотическое давление равно газовому по теории *Вант-Гоффа*. Точность показаний живых клеток, выражающихся в явлениях плазмолиза, при этом оказалась настолько высокой, что таким методом удалось даже определить частичный вес одного сахара, а именно *раффинозы*, для которого он раньше не был точно известен. Исследование показало, что 5,97% раствор раффинозы изосмотичен, и, следовательно, и эквимолекуларен 3,42% раствору тростникового сахара, равному $\frac{1}{10}$ мольного раствора его.

Таким образом, 5,97% раствор раффинозы тоже должен равняться $\frac{1}{10}$ мольного раствора ее, откуда вес частицы раффинозы = 597, между тем формула



требует для веса частицы 594, т. е. числа весьма близкого к полученному в опыте.

Нужно заметить, однако, что далеко не всегда эквимолекулярные растворы в то же время и изосмотичны. Так, например, мольный раствор калийной селитры обнаруживает осмотическое давление приблизительно в полтора раза большее, чем мольный раствор тростникового сахара. Причина этого явления заключается в так называемой диссоциации растворов электролитов, которая особенно ясно обнаруживается в слабых растворах солей. Так, напр., если мы возьмем слабый раствор селитры, то в таком растворе часть ее распадается на составные части, называемые ионами, а именно на K и NO_3 . Эти ионы в смысле осмотического давления действуют так же, как целые частицы соли. В растворе калийной селитры, следовательно, будут присутствовать частицы KNO_3 , а также ионы K и NO_3 ; поэтому, число осмотически действующих единиц в растворе калийной селитры на один и тот же объем растворителя будет больше, чем в растворе тростникового сахара, который не принадлежит к электролитам и который не распадается на ионы.

Допустим, для простоты рассуждения, что калийная селитра целиком распадается на ионы в растворе; в таком случае, беря эквимолекулярные растворы селитры и сахара, мы будем иметь в растворе селитры вдвое большее число осмотически действующих частиц по сравнению с раствором сахара; следовательно, и осмотическое давление раствора селитры будет вдвое большее, чем давление раствора сахара.

На самом деле, полного распада электролитов на ионы обычно не происходит; поэтому, осмотическое давление электролита выражается некоторым числом, которое определяется из опыта и которое называется изосмотическим коэффициентом.

Изосмотические коэффициенты имеют очень важное практическое применение при определении внутриклеточного осмотического давления. *Де-Фриз*, например, условно принял за единицу сравнения мольный раствор тростникового сахара, и приравнял его изосмотический коэффициент 2.

Опыт показал, что в таком случае изосмотический коэффициент калийной селитры = 3, а сернокислого калия = 4.

Отсюда ясно, что для получения одинакового осмотического давления с мольным раствором сахара, нужно взять $\frac{2}{3}$ мольного раствора селитры и $\frac{1}{2}$ мольного раствора сернокислого калия (с поправкой вытекающей из формулированного выше закона *Вант-Гоффа*).

Осмотическое давление, будучи причиной тургорного давления, без сомнения, играет капитальную роль в жизни клетки и вообще всякого растения; та упругость и гибкость растительной ткани, которая всякому знакома из повседневного опыта, обуславливается тургором. С этой точки зрения очень малая проницаемость протоплазмы для разнообразных веществ, находящихся в почвенном растворе, а также в воде естественных водоемов, имеет чрезвычайно важное значение, так как только таким путем возможно достижение тургесцентного состояния клетки.

Но, спрашивается, каким же образом вещества из внешней среды могут попасть в живую клетку, если она так хорошо защищена от их проникновения? Опыты плазмолиза показывают, что только чистая вода может сравнительно легко входить внутрь клетки. Но одной водой растение питаться не может; кроме того, в клеточном соке присутствует целый ряд веществ минеральных, которые, чтобы попасть в сок, должны были пройти через плазму.

Исследования показали, что, обладая свойствами полупроницаемой перепонки, протоплазма в действительности проницаема для очень многих веществ органических и минеральных.

В этом убеждают, прежде всего, опыты плазмолиза. Так, например, если плазмолизированную раствором глицерина клетку оставить в растворе, то по прошествии некоторого более или менее длинного промежутка времени явления плазмолиза исчезают и клетка снова обнаруживает тургорное напряжение. Такой возврат или деплазмолиз можно объяснить только тем, что глицерин проникает внутрь клетки и когда концентрация его делается одинаковой с концентрацией наружного раствора, он перестает оказывать влияние на тургор; последний же снова восстанавливается под влиянием других веществ, присутствующих в клеточном соке и отсутствующих в наружном растворе. Подобное же явление деплазмолиза наблюдается в растворах сахара и минеральных солей.

По данным *Овертона* у спирогиры плазмолиз, вызванный глицерином, выравнивается в течение двух часов; для мочевины требуется уже 5, а для эритрита — 20 часов; между тем, как для гликоля — всего несколько минут. *Овертон* нашел также, что есть вещества, которые также быстро проникают через протоплазму, как и вода и потому не вызывают вовсе плазмолиза; таков например, этиловый спирт. Что в данном случае причиной является, действительно, быстрое прохождение спирта, а не его вредное действие, это доказывается, следующим опытом: если к 3% раствору спирта прибавить 5% тростникового сахара, то получается нормальный плазмолиз, как будто бы сахар был растворен в чистой воде.

Очень быстро проходят через протоплазму, между прочим кофеин, антипирин, эфир, хлоральгидрат, сульфронал и другие вещества.

Кофеин и антипирин при проникновении внутрь клетки соединяются с дубильными веществами клеточного сока и дают нерастворимые осадки, по которым и можно судить о проникновении этих веществ внутрь клетки. О проникновении щелочей или щелочных солей, например, углекислого аммония, можно судить по изменению цвета антоцианина, растворенного в клеточном соке; пигмент этот, будучи красным в кислой среде, принимает синий цвет, когда реакция среды делается слабо щелочной.

Пфэфферу в конце XIX века удалось доказать проницаемость протоплазмы для анилиновых красок.

Как уже замечено выше, убитая протоплазма весьма энергично поглощает анилиновые краски; большинство этих красок ядовиты, но, например, метиленблау можно считать сравнительно безвредной при концентрации $\frac{1}{10000}$ и $\frac{1}{100000}$.

Работая с такими концентрациями, *Пфелффер* показал, что спиригира отлично живет и накапливает метиленблау в виде зернистых масс.

Накопление происходит от того, что, соединяясь с дубильными веществами клеточного сока, метиленблау дает нерастворимое соединение — дубильнокислое метиленблау, которое оказывается уже связанным в клетке и не может выйти из нее (рис. 64). Это явление, помимо прямого доказательства в пользу проникновения данного вещества через протоплазму, весьма поучительно в другом отношении; оно раскрывает нам механизм накопления веществ, поступающих в клетку из окружающей ее среды. Накопление, очевидно, возможно только таким путем, что поступившее вещество, по мере поступления, сейчас же связывается и выходит из круга веществ, производящих осмотическое действие. Если бы такого связывания не происходило, то поступление вещества прекратилось бы как только концентрация его в клеточном соке достигла бы концентрации окружающего раствора. В опыте с метиленблау это было бы уже достигнуто при концентрации в $\frac{1}{100\,000}$; между тем, благодаря осаждению, растение может накопить очень значительные количества вещества, несмотря на очень слабую концентрацию наружного раствора.

Вещество, поступившее в клетку путем осмоса, может тем же путем и выйти из клетки; это явление легко иллюстрировать тем же опытом с метиленблау. Если прибавить к раствору краски после того, как клетка уже накопила значительное количество дубильнокислого метиленблау, немного лимонной кислоты, то осадок в клеточном соке начнет быстро исчезать. Лимонная кислота, проникая в клетку, соединяется с дубильнокислым метиленблау и переводит его в новое соединение, способное проходить через протоплазму; оно путем осмоса проникает из клетки наружу, а лимонная кислота, по мере ее потребления, входит в клетку и переводит в растворимое состояние все новые и новые количества дубильнокислого метиленблау. Опыт накопления метиленблау и его выхождения из живой клетки как нельзя лучше иллюстрирует нам явления эндосмоса, т. е. явления поглощения растворенных веществ из окружающей среды и процесс экзосмоса, т. е. явления выделения поглощенных веществ. Мы можем, таким образом, определенно сказать, что механизм обмена веществ между живой клеткой и наружной средой, благодаря специфическим свойствам проницаемости протоплазмы, сводится к явлениям осмоса, в которых живая клетка играет роль осмометра.

Помимо жидких и твердых веществ, растворенных в воде, путем осмоса в живую клетку проникают также и газы. Как известно, в тех случаях, когда разные газы разделены индифферентной пористой перегородкой, они смешиваются путем диффузии, при чем скорость диффузии обратно пропорциональна квадратному корню из плотности газа. Если, например, через перегородку диффундируют Н и О₂, плотности которых относятся как 1:16, то скорость диффузии О₂ будет в четыре раза меньше, чем Н.

Так как, однако, клеточная оболочка обычно пропитана водой, то газы не могут проникать через нее путем диффузии; они могут только диосмировать. Скорость поступления в этом случае зависит уже не от плотности газа, а от растворимости его в воде. Поэтому, например, CO_2 , благодаря своей более легкой растворимости в воде, поступает в клетку быстрее всех остальных газов атмосферы.

Наглядной иллюстрацией для поступления растворенных веществ путем осмоса в клетку может служить опыт с так называемой искусственной клеткой *Траубе*.

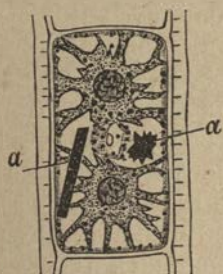


Рис. 64. Клетка водоросли *Zugmeyer* с выкристаллизовавшейся (а) искусственно введенной синей анилиновой краской.

Если взять каплю клея на конец стеклянной палочки и опустить его в 2% раствор танина, то по мере растворения клея, капля его покрывается прозрачной перепонкой из дубильнокислого клея, которая натягивается вследствие осмотического давления

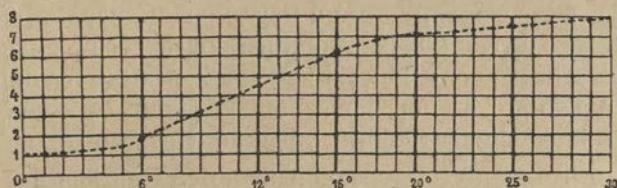


Рис. 65. Скорость прохождения воды через кожный слой протоплазмы при различных температурах.

внутри капли. Для того, чтобы лучше шло увеличение капли, следует прибавить к клею 5—15% сахара, а также немного анилиновой синьки или индиго-кармина для подкраски внутренней части капли. Оболочка из дубильнокислого клея обнаруживает все свойства осадочной перепонки: она пропускает через себя воду из раствора танина и не пропускает клея; кроме того, она демонстрирует также поверхностный рост клеточной оболочки, так как капля увеличивается вследствие проникновения воды.

Было бы ошибочно, однако, думать, что простой осмометр или искусственная клетка *Траубе* могут осуществить все явления осмоса, происходящие в живой клетке. Прежде всего, нужно заметить, что *Пфефферу* удалось доказать первенствующее значение в явлениях осмоса живой клетки кожного слоя протоплазмы; слой прилегающий к клеточной оболочке регулирует поступление веществ из окружающей среды в протоплазму, а слой, облегающий вакуолю с соком, управляет поступлением веществ из протоплазмы в вакуолю. При этом вовсе не обязательно, чтобы проницаемость обоих слоев была одинакова; наружный слой, например, может свободно пропускать какое-либо вещество в плазму, тогда как внутренний будет задерживать его, не пропуская далее в вакуолю с соком. Именно, по этой причине в одной и той же клетке может быть несколько вакуолей с разным содержимым; каждая из таких вакуолей облечена кожным слоем плазмы с особыми свойствами проницаемости.

Далее, проницаемость кожистого слоя протоплазмы не остается постоянной, но изменяется, при чем изменения эти могут находиться в определенном соотношении с внешними условиями. Новейшие исследования с несомненностью установили, например, факт повышения проницаемости плазмы для воды под влиянием температуры, для минеральных солей под влиянием света (рис. 65).

Отсюда ясно, что кожистый слой протоплазмы является такой перепонкой, проницаемость которой живая клетка может удобно регулировать, изменяя ее в ту или другую сторону.

Выше уже было указано, что для накопления определенных веществ живая клетка пользуется химическими реакциями, связывающими накапливаемое вещество и выводящими его из круга веществ, действующих осмотически. Действительно, клетка способна, например, переводить сахар в крахмал. Если мы поместим живую клетку в раствор, содержащий поваренную соль и сахар, то сахар может быть поглощен целиком из раствора, так как, по мере проникновения его внутрь клетки, он будет переводиться в нерастворимое в воде соединение в форме крахмала. Поваренная же соль, как не изменяемая химически, будет проникать в клетку только до тех пор, пока концентрация ее в вакуоле с соком не сделается равной концентрации наружного раствора.

Таким путем легко объясняется, так называемая, избирательная способность живой клетки, т. е. способность из смеси веществ, находящихся в наружном растворе, поглощать в больших количествах только определенные вещества. Если вещество потребляется клеткой и выводится из круга осмотического действия, то оно будет накапливаться в больших количествах даже в том случае, когда процентное содержание его в растворе весьма мало.

Напротив, вещество неизменяемое химически не будет накапливаться в больших количествах, несмотря на высокое процентное содержание его в наружном растворе.

Новейшие исследования показывают, однако, что на самом деле механизм избирательной способности живой клетки гораздо сложнее; в нем не малую роль играет и способность протоплазмы самостоятельно регулировать проницаемость кожистого слоя.

Таким образом, в итоге приходится признать, что хотя поступление веществ в живую клетку и основано на чисто физических явлениях осмоса, однако, на самом деле оно представляет очень сложный жизненный акт, так как регулируется протоплазмой в соответствии с жизненными потребностями организма.

В этом отношении чрезвычайно интересны новейшие исследования из области коллоидов, касающиеся их набухания. Протоплазма как коллоид, может впитывать воду в различной степени в зависимости от того, соприкасается ли она с раствором кислоты, щелочи или соли. Этот процесс набухания оказывает существенное влияние на поглощение клеткой воды и растворенных в ней веществ, независимо от осмотического давления.

За отсутствием исчерпывающих ботанических исследований, мы, однако, не можем входить здесь в более подробное обсуждение этого крайне важного вопроса.

Литература.

- Fischer, M. U. Oedema. A Study of the Physiology and Pathology of Water Absorption by Living Organism. 1910. Русский перевод: М. Фишер. Отек. Москва. 1913.
- Höber, R. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 3. Aufl. Leipzig. 1911.
- Лепешкин, В. В. Исследования над осмотическими свойствами и тургором растительных клеток. (Записки Имп. Академии Наук. VIII-я Серия. Т. XXII. СПб. 1907).
- Livingstone, E. The Rôle of diffusion and osmotic pressure in plants. Chicago. 1903.
- Meurer. Jahrbüch. für wiss. Botanik. XLVI. 1909.
- Nathansohn. Jahrbüch. für wiss. Botanik. XXXVIII; XXXIX; XL.
- Berichte d. deutsch. botan. Ges. 1901.
- Der Stoffwechsel der Pflanzen. 1910.
- Osterhout. Botanical Gazette. LI. 1913; LIX. 1915; LXI. 1916; Journal of biological Chemistry. XIX. 1914.
- Overton. Die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzenzelle. Vierteljahrsschrift d. Naturforsch. Ges. in Zürich. 1895 u. 1899.
- Studien über die Aufnahme der Anilinfarben. Jahrbüch. für wiss. Botanik. XXXIV. 1900.
- Pfeffer, W. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen. 1890.
- Ueber Aufnahme von Anilinfarben etc. Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen. II. 1886—1888.
- Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. 1890.
- Osmotische Untersuchungen. Leipzig. 1877.
- Pflanzenphysiologie. Bd. I. 2 Aufl. Leipzig. 1897.
- Ruhland. Jahrbüch. für wiss. Botanik. XLVI; 1908. LI; 1912. — Biochemische Zeitschrift; LIV. 1913. — Zeitschrift für Botanik. 1909.
- Сегель. Труды Казанск. О-ва Ест. т. XLVII. 1915.
- Steinbrink. Zur Theorie der Flächenquellung. 1881.
- De Vries, H. Die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig. 1877.
- Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrbüch. f. wiss. Botanik. XIV. 1884.
- Botan. Zeitung. 1888.

ОТДЕЛ III.

Общие условия химического обмена веществ в живой клетке.

ГЛАВА X.

Температурные условия для химических реакций в живой клетке. Применение каталитических реакций и общие свойства растительных катализаторов. Ход энзиматической реакции в зависимости от температуры. Чувствительность энзим к воздействию разных агентов. Энзимные яды.

Судьба веществ, поступающих в живую клетку, может быть различной: одни из них могут оставаться в неизменном состоянии в качестве балласта, тогда как другие подвергаются весьма разнообразным химическим превращениям и идут либо на постройку живого органического вещества, либо для добывания необходимой кинетической энергии.

Если для поглощения веществ из окружающей среды клетка использует физические явления осмоса, то спрашивается, как же устроена ее химическая лаборатория, какими средствами физическими и какими реактивами химическими она пользуется для осуществления разнообразных реакций?

Вопрос этот вполне уместен, так как успехи органической химии показали, что синтез органических веществ и разнообразные химические превращения их могут быть достигнуты разными путями. Отвечая на этот вопрос, мы уверенно можем сказать, что лаборатория живой клетки существенно отличается от лаборатории современного химика-органика отсутствием сильно действующих средств, как высокая температура и сильно действующие реактивы. По выражению *Чамичана* «растения осуществляют органические синтезы с ничем невозмутимым спокойствием, которое представляет истинный образчик химической идиллии.»

Возьмем для примера образование лимонной кислоты. Химикам удалось синтезировать ее, исходя из CO_2 , в конце XIX века. Для осуществления этого синтеза химику приходится прибегать к очень высокой температуре, а в качестве реактивов употреблять хлор и сильные минеральные кислоты. Между тем, лимонное дерево синтезирует лимонную кислоту в большом количестве, так же исходя из CO_2 , но производит оно этот синтез, действительно, с идиллическим спокойствием при обыкновенной темпера-

туре и без всякого участия сильных реактивов. Этот способ синтеза называется, кроме того, настолько выгодным, что на практике для добывания лимонной кислоты предпочитают выделять ее из сока лимонов, а не синтезировать из CO_2 .

На самом деле, конечно, химическая идиллия живой клетки является не случайной, но органически необходимой. Главной составной частью протоплазмы, как мы видели выше, являются белковые вещества, которые при $60-70^\circ \text{C}$ уже свертываются. Далее, раньше уже было указано, что жизнедеятельность протоплазмы проявляется лишь в присутствии достаточного количества жидкой воды. Между тем, вода при 0° переходит в твердое состояние и, следовательно, уже в силу этого обстоятельства химические реакции в клетке не могут осуществляться с достаточной скоростью ниже этой температуры. Правда, растворы солей, сахаров и других веществ замерзают при температуре ниже 0° ; но нужно принять во внимание, что понижение это не очень значительно для тех концентраций названных веществ, которые наблюдаются в живых клетках. Поэтому, мы можем сказать, что вообще все химические реакции в живой клетке поставлены в очень узкие температурные рамки; приблизительно в границах между 0° и 60°C .

Не следует думать, что эти узкие температурные рамки исключают для растения возможность пользоваться тепловой энергией; напротив, оно широко использует ее, потому во всех физиологических функциях, которые основаны на химическом превращении веществ, наблюдается усиление деятельности вместе с повышением температуры. Тем не менее, главным рычагом в химической лаборатории клетки является не тепловая энергия, а катализ, т. е. применение так называемых каталитических реакций и сложной системы катализаторов или энзим.

Сущность катализа сводится к ускорению химической реакции, совершающейся при обыкновенных температурных условиях, без приложения энергии. Ускорение это достигается введением в круг реагирующих соединений особых веществ, называемых катализаторами.

Примером типичной каталитической реакции из неорганической природы может служить действие $\text{H}_2 \text{SO}_4$ на Zn .

Если взять очень чистые препараты цинка и серной кислоты, то реакция будет совершаться крайне медленно и выделение водорода очень слабо; если же прибавить одну каплю раствора хлорной платины, то реакция необычайно ускоряется, и выделение H принимает бурный характер. В данном случае хлорная платина служит катализатором, не принимающим прямого участия в химическом превращении и действующим как бы одним своим присутствием.

Некоторые химики сравнивают действие катализаторов в химической реакции с действием смазочного масла в машине. Подобно тому, как смазочное масло, ослабляя физическое трение в машине, способствует ускорению движения ее, так и катализатор ускоряет химическую реакцию путем ослабления химического трения между атомами.

Конечно, сравнение это дает лишь образное представление о деятельности катализаторов, сущность которой, однако, не может считаться вполне выясненной. Так как катализатор не принимает прямого участия в химической реакции и действует только одним своим присутствием, то отсюда вытекает одно очень важное для понимания химизма в обмене веществ в живой клетке следствие, а именно: для осуществления очень большой по количеству продуктов химической работы растение нуждается в очень малых абсолютных количествах катализаторов. Обстоятельство это имеет большое значение в смысле экономии, с которой обставлена лаборатория живой клетки.

Если проводить сравнение катализатора со смазочным маслом далее, то можно ожидать, что растение выработает одно какое-либо вещество, которое могло бы ускорять ход самых разнообразных реакций, подобно тому, как смазочное масло служит для самых разнообразных механизмов. Исследование показывает, однако, что на самом деле для каждой химической реакции в лаборатории живой клетки служит особый катализатор. По образному выражению химиков химическая конструкция катализатора должна подходить к конструкции вступающих в реакцию соединений, как ключ подходит к замку. Отсюда понятно, что в лаборатории живой клетки мы находим целую систему катализаторов, из которых каждый назначен для ускорения определенной реакции, и которые принято в науке называть ферментами или энзимами.

До настоящего времени не удалось выделить ни одного энзима в чистом виде, и потому мы не имеем никакого представления об их химическом составе. О присутствии того или другого энзима в данном растительном объекте приходится судить не по качественным химическим реакциям на вещество самого энзима, а по характеру ускоряемой им реакции.

Очень распространенным и наилучше известным из растительных ферментов является амилаза (из группы диастазов), накапливающаяся в значительных количествах в проростающих крахмалистых семенах.

Выше мы уже говорили о том, что под влиянием сильных минеральных кислот, как соляная, серная, крахмал гидролизуетя.

Гидролиз этот проходит через несколько стадий: сначала получается так называемый растворимый крахмал, затем декстрин, затем мальтоза, наконец, декстроза. Живая клетка совершает такой же гидролиз, но уже без посредства минеральных кислот, а при помощи энзим.

В присутствии амилазы крахмал переходит постепенно в амиллозу (растворимый крахмал), амилодекстрин, декстрин и мальтозу; этот последний дисахарид затем расщепляется на две частицы декстрозы в присутствии второго энзима, а именно мальтазы. Некоторые ученые полагают, что амилаза на самом деле состоит из двух энзимов; но для нас важно лишь отметить в данном случае, каким способом живая клетка заменяет сильнодействующие реактивы и достигает по существу совершенно таких же результатов.

На-ряду с амилазой и мальтазой следует упомянуть из группы гидролизующих энзимов еще инвертин, расщепляющий тростниковый сахар на две частицы гексоз, а также эмульсин, гидролизующий глюкозид амигдалин.

Вообще, число известных теперь гидролизующих энзим или гидролиз довольно велико. Так, особую биологическую группу гидролиз составляют липазы, которые участвуют в расщеплении жиров и находят даже техническое применение. Другую группу образуют протеазы или протеолитические ферменты, участвующие в сложном процессе расщепления белковых соединений.

Но, помимо энзим, участвующих в гидролитических реакциях, в настоящее время известны также энзимы, ускоряющие реакции окисления и известные под собирательным именем оксидаз. Очень вероятно, что существуют и энзимы, принимающие участие в реакциях восстановительных; энзимы эти провизорно называют редуктазами.

В настоящее время еще нет возможности дать стройную классификацию энзим, которыми пользуется живая клетка, но во всяком случае, нет сомнения, что число их очень велико и что по всей вероятности если не все, то огромное большинство химических превращений в клетке совершается при ближайшем участии энзим.

Хотя, как уже замечено выше, еще не удалось получить ни одного энзима в совершенно чистом виде, однако, в настоящее время мы располагаем довольно чистыми препаратами некоторых энзим, которые позволяют определить приблизительно количество энзима, необходимое для превращения данного количества продукта. Сделанные в этом направлении опыты показали, что 1 весовая часть амилазы может осахарить более 2000 частей крахмала, а 1 часть инвертина гидролизует более 200 000 частей тростникового сахара. Если принять в расчет, что эти цифры относятся к препаратам не вполне чистым, то нельзя не признать, что система катализаторов, которую живая клетка с таким успехом применяет в своей лаборатории, в высшей степени экономна в смысле траты вещества.

С биологической точки зрения весьма интересно, что энзимы, подобно другим коллоидам, в водном растворе весьма чувствительны к повышенной температуре: 70° С являются для большинства из них предельной температурой, при которой они еще могут обнаруживать свое действие. Нагревание до 100° С разрушает их весьма быстро; только при тщательном высушивании в эксикаторе они выдерживают температуры выше 100° С, хотя и в ущерб своей активности. Приведем в качестве примера цифровые данные, выражающие гидролитическую силу диастаза солода при разных температурах:

Температуры	18,5°	35°	54°	63°	66,5°	68°	70°
Гидролитическая сила .	17,5	40,5	41,5	42	34	29	18

Из этих цифр видно, что наивысшая активность диастаза проявляется при температуре 63°; затем, она быстро падает вместе с повышением тем-

пературы. Подобная зависимость деятельности энзим от температуры наблюдается во всех случаях, и потому можно принять, что для каталитических процессов в живой клетке существует температурный оптимум приблизительно между $40-70^{\circ}\text{C}$.

Понятие об оптимуме играет чрезвычайно важную роль во всех биологических процессах; с ним приходится встречаться при изучении любой физиологической функции и едва ли можно сомневаться, что явление оптимума тесно связано с внутренним устройством лаборатории живой клетки. Позже мы не раз будем говорить о так называемых оптимальных условиях для развития растительного организма или его отдельных органов. Теперь же для нас важно отметить, что оптимальность эта коренится в самом устройстве химического аппарата живой клетки, так как она обнаруживается уже в деятельности энзим.

Наличность оптимальной температуры для какой-либо химической реакции сама по себе вовсе не связана с энзиматической деятельностью; она может быть обнаружена и, действительно, обнаружена в реакциях с неорганическими веществами, например, при катализе гремучего газа в присутствии тонко измельченной платины, действующей в качестве катализатора. Если мы представим себе, что между двумя соединениями происходит химическая реакция, и что одно из этих соединений разлагается, когда температура поднимается выше некоторого предела, то понятно эта предельная температура и будет оптимальной для нашей реакции.

По установленному *Вант-Гоффом* закону скорость каждой химической реакции увеличивается вдвое или втрое при повышении температуры на 10°C . Допустим теперь, что одно из взятых нами для реакции химических соединений не очень прочно и начинает разлагаться уже при температуре в 50°C . В таком случае скорость реакции будет подчиняться закону *Вант-Гоффа* лишь при температуре не выше 50°C ; начиная с этой температуры, при дальнейшем ее повышении, скорость реакции практически будет уменьшаться, но это уменьшение зависит не от того, что сама реакция между взятыми нами веществами будет замедляться, а от того, что одно из этих веществ не может существовать при такой температуре. Фактическое ослабление реакции является в данном случае просто следствием недостатка материала в форме одного из соединений.

Совершенно такое же явление произойдет и в том случае, когда повышение температуры выше некоторого предела действует разрушающим образом не на реагирующие вещества, а на катализатор. Выше уже было указано, что энзимы растительной клетки очень чувствительны к повышенной температуре и что при 100°C в водном растворе они разрушаются. Разрушение это, на самом деле, начинается уже при температурах ниже 100°C ; действительно, как мы видели, осахаривание крахмала диастазом солода начинает ослабляться уже при температуре несколько выше 63° . Ослабление скорости реакции в данном случае зависит не от того, что самый процесс осахаривания замедляется, но от того что с дальнейшим повышением температуры разрушается самый энзим;

и если бы можно было заменить диастаз более стойким ферментом, то скорость осахаривания крахмала продолжала бы увеличиваться и при температурах выше 63 ° С.

Таким образом, если мы наблюдаем, что в скорости изучаемой нами энзиматической реакции, начиная с определенной температуры, происходит расхождение с законом *Вант-Гоффа*, так как скорость ее начинает уменьшаться, то это только указывает на наличие какого-то тормозящего фактора, препятствующего нормальному ускорению реакции.

По отношению к энзиматическим реакциям подобным тормазом чаще всего может быть разрушение энзима. Разрушение это может быть вызвано не только повышением температуры, но также и разными другими агентами, например, светом. Целый ряд новейших исследований показывает, что сильный свет и особенно ультрафиолетовые лучи действуют разрушительным образом на энзимы. Обстоятельство это имеет очень большое значение для растительного организма, который, как увидим ниже, пользуется в широких размерах световой энергией солнца.

На-ряду с такими чисто физическими агентами, как теплота и свет, на энзимы могут оказывать неблагоприятное влияние различные вещества. Так как растворы энзимов обнаруживают все свойства коллоидальных растворов, то вредное влияние могут оказывать вещества, которые переводят энзимы в твердое состояние, т. е. по-просту осаждают их; таковы, например, кислоты, основания, спирт, разные нейтральные соли. Некоторые энзимы, впрочем, как хлорофиллаза и пероксидаза, очень устойчивы против действия алкоголя и переносят его даже в концентрациях до 70—80%.

Кроме того, известны также вещества, которые действуют даже в минимальных дозах и как бы отравляют энзимы; к этой категории энзимных ядов принадлежат: сулема, сероводород, синильная кислота, формалин, гидросиламин, фенол и проч. Нужно заметить, что эти вещества вовсе нельзя назвать специфическими ядами энзимов; целый ряд энзимных ядов, как оказалось, задерживает или отравляет также неорганические катализаторы, а потому, если мы наблюдаем, например, что синильная кислота задерживает какую-либо каталитическую реакцию, то из этого нельзя еще заключать, что катализатором для реакции служит непременно органический энзим.

Из сказанного ясно, что выработанная живой растительной клеткой сложная система энзим в своей деятельности может испытывать тормозящее действие, как со стороны внешних физических факторов, так и со стороны веществ, вырабатываемых в клетке или проникающих в нее из внешней среды. В результате такого тормозящего действия скорость энзиматической реакции будет замедляться, и графически изображенная кривая скорости будет показывать некоторую точку максимальной скорости; от точки соответствующей этому максимуму кривая затем будет опускаться в обе стороны, показывая уменьшение скорости реакции.

Принимая во внимание все разнообразие влияний на деятельность энзим, не трудно видеть, что положение этой максимальной точки для

одного и того же энзима и для одной и той же реакции не может быть постоянным; оно будет изменяться вместе с изменениями в комбинации всех привходящих условий, так как при этом будет изменяться абсолютная величина максимальной скорости реакции.

ГЛАВА XI.

Регулирующий аппарат живой клетки. Обратимость энзиматических реакций. Понятие о физиологическом оптимуме. Ионные реакции в лаборатории живой клетки.

До сих пор мы рассматривали систему энзим, как вспомогательное средство, которым располагает живая клетка для осуществления разнообразных химических превращений. Мы указывали также на то, что работа этой системы, как работа всякой системы в наших лабораториях, подвержена известным воздействиям, тормозящим ее работу, вследствие чего для каждой отдельной реакции намечаются некоторые строго определенные комбинации условий для достижения максимальной скорости. Условия эти можно назвать оптимальными, при чем понятие об оптимуме в данном случае приложимо одинаково, как для реакций в живой клетке, так и для реакций в неживой природе. Таким образом, оптимумом мы можем назвать такое состояние всех прямо или косвенно участвующих в реакции агентов, при котором она достигает максимальной скорости, возможной при данной комбинации реагирующих веществ.

Исследование показывает, однако, что живая клетка располагает целым рядом вспомогательных средств для воздействия на скорость реакции в ту или другую сторону, независимо от состояния внешних агентов, принимающих участие в реакции.

Оказывается, что наряду с системой катализаторов в лаборатории живой клетки имеется еще система парализаторов или антиэнзим, назначение которых сводится в замедлению скорости каталитических реакций, а также система стимуляторов или коэнзим (киназ), усиливающих действие энзим.

Замечательно, что, как показывают опыты, антиэнзимы гораздо чувствительнее к разным внешним воздействиям, чем энзимы. Что же касается стимуляторов, то ими могут быть не только органические, но часто неорганические вещества, как, например, кислоты, щелочи.

Далее, исследования показали, что многие, если не все, энзиматические реакции принадлежат к типу легко обратимых реакций, т. е. реакций, которые, начиная с известного момента, изменяют направление и идут в обратном порядке. Так, например, если к раствору тростникового сахара прибавить инвертина, то по прошествии некоторого времени 80% сахара будет превращено в глюкозу и левулозу, а 20% останется непревращенным. Если же прибавить инвертина к раствору глюкозы и левулозы, то мы получим как раз 20% тростникового сахара. Чтобы получить полное превращение в одном каком-либо направлении, не-

обходимо удалять получаемый продукт из сферы действия энзима. Таким образом, удаляя глюкозу и леволезу, в первом случае мы можем довести превращение тростникового сахара до конца; во втором случае необходимо удаление тростникового сахара. Особенно ясно сказывается легкая обратимость реакции при действии линаза на жиры.

По образному выражению некоторых ученых энзим напоминает двуликого Януса: он может одинаково ускорять как реакцию разложения, так и реакцию синтеза одних и тех же веществ. Обратимостью энзиматических реакций, по всей вероятности, и объясняется тормозящее действие накопления продуктов на скорость реакции, так часто наблюдаемое в лаборатории живой клетки.

Это обстоятельство дает возможность регулировать ход реакции с чисто количественной стороны. Как только количество продуктов реакции достигнет некоторого предела, необходимого для потребностей клетки в данный момент, реакция приостанавливается сама собой или же принимает обратное направление сообразно с изменением потребности в продуктах.

Наконец, весьма существенной особенностью лаборатории живой клетки по сравнению с нашими лабораториями является то обстоятельство, что в клетке мы не находим набора готовых энзим, подобного набору реактивов. Клетка строит нужные ей энзимы, сообразно с потребностью момента из особых недействительных веществ, называемых ферментами или зимогенами.

Таким образом, является возможность легко регулировать количество нужного в данный момент энзима. Так, например, в крахмалистых семенах перед проростанием мы не находим сколько-нибудь значительного количества энзим из группы диастаза; энзимы эти накапливаются во время проростания, когда необходимо значительные количества крахмала перевести в сахар.

Энзимология не настолько еще ушла вперед, чтобы можно было дать ясную картину всего того сложного механизма, которому подчинены каталитические реакции в живой клетке; но и из того, что уже известно, с несомненной ясностью выступает наличность в живой клетке особого регулирующего начала, которое управляет ходом этих реакций. Совершающиеся в клетке химические превращения вовсе не есть результат случайной игры энзим, как это может показаться с первого взгляда.

Мы можем выделить из клетки целый ряд разнообразных энзим и воспроизвести соответствующие реакции в искусственных условиях. Но от этого весьма далеко до создания той сложной лаборатории, которою располагает живая клетка и в которой поддерживается определенный порядок.

В настоящее время существует целый ряд способов (напр., замораживанием) убить живую клетку так, что находящиеся в ней энзимы сохраняются неповрежденными; убитая клетка в таком случае может служить удобным объектом для изучения энзиматических реакций, особенно в тех случаях, когда изучаемый энзим принадлежит к группе так называемых

эндоэнзим, т. е. таких энзим, которые не могут быть отделены от протоплазмы и изучаемы в обычных условиях раствора.

Изучение убитой клетки тотчас же показало, что работа энзим в ней совершается далеко не так, как она совершается в клетке живой: вместе с жизнью исчезает и то регулирующее начало, которое управляет деятельностью разных энзим, одновременно присутствующих в клетке, и предохраняет их от взаимного вредного влияния. О сущности этого регулирующего начала мы не имеем никакого представления и не будем иметь его до тех пор, пока нам не удастся определить, что именно происходит при умирании живой клетки.

Присутствие такого регулирующего начала в лаборатории живой клетки уже вносит в понятие об оптимуме и оптимальных условиях для химических реакций совершенно другое содержание. Если мы раньше говорили, что наличие оптимума в течении химической реакции указывает на присутствие некоторого тормазы, препятствующего нормальному ходу ускорения ее, как требует закон *Вант-Гоффа*, если оптимум в данном случае есть неизбежное следствие определенного сочетания физико-химических агентов, то такое представление одиноково подходит, как для реакций, совершающихся в живой клетке, так и в неорганизованной природе.

Но если оптимум есть следствие воздействия сложного регулирующего механизма, которым клетка управляет, пока она жива, то понятно, что в этом случае прибавляется один существенный элемент, который отсутствует в указанном выше универсальном определении оптимума.

Регулирующее начало живой клетки можно сравнить с механиком, управляющим, скажем, паровой машиной. Сообразно своей конструкции, паровая машина может дать максимум работы при некоторых оптимальных условиях; однако, по разным соображениям, механик, регулируя ход машины, получает от нее не то предельное максимальное, которое она вообще может дать, но и значительно меньшее количество работы, сообразно с потребностями данного момента.

Совершенно также и живая клетка, утилизируя сложный регулирующий механизм, доводит скорость отдельной энзиматической реакции не до той предельной величины, которая возможна по физико-химическим условиям, а лишь до той, которая необходима в данный момент.

Это существенное различие между физико-химическим оптимумом для каталитических реакций и оптимумом для физиологических функций в живой клетке особенно ясно сказывается в отношении температуры. Выше уже было указано, что по современным сведениям температурный оптимум для деятельности энзим лежит между 40 и 70° С и скорее ближе к 70°, чем к 40°. Между тем, оптимум для развития растения лишь в исключительных случаях поднимается выше 40°; обычно же он лежит между 35° и 40° С. Отсюда ясно, что живая клетка начинает тормазить скорость каталитических реакций задолго до достижения физико-химического оптимума.

Таким образом, мы должны признать, что, благодаря присутствию регулирующего начала в живой клетке, для химических реакций существует физиологический оптимум, отличный от физико-химического не по принципу воздействия на реакцию, а по цели, которая, таким образом, достигается в соответствии с коренными началами организации. Наличие регулирующего начала дает большую независимость живой клетке в смысле управления ходом реакций при разных комбинациях внешних условий. Действительно, мы знаем, например, целый ряд растений, которые отлично развиваются в самых разнообразных климатических условиях; этот факт служит блестящим доказательством присущей живой клетке пластичности организации, которая коренится в механизме регулирующего начала для разнообразных химических превращений.

Кроме каталитических реакций, в живой клетке совершаются также и разнообразные ионные реакции, благодаря поглощению из окружающей среды различных минеральных солей.

Согласно современным воззрениям, химические соединения делятся на две группы: электролиты, т. е. проводящие электрический ток и неэлектролиты — не проводящие тока.

Проводимость тока обуславливается способностью соединения распалиться на атомы или группы атомов в растворе. Так, например, поваренная соль принадлежит к электролитам и потому при растворении ее в воде, помимо частиц NaCl , в растворе будут присутствовать в свободном состоянии атомы Na^+ и Cl^- .

Чем слабее раствор, тем пропорционально больше будет этих диссоциированных атомов или ионов, поэтому можно приготовить раствор такой слабой концентрации, в котором вся соль будет представлена ионами Na^+ и Cl^- .

Проводимость электрического тока прямо-пропорциональна количеству или концентрации ионов; поэтому, измеряя проводимость для электрического тока в данном растворе, мы можем определить количество ионов или степень диссоциации соединения, находящегося в растворе.

Практически для живой клетки особенно важное значение имеют катионы: K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{3+} , Mn^{3+} и Al^{3+} и анионы: SO_4 , NO_3 , KPO_4 , Cl , а также катион H и анион OH .

Прямые опыты измерения электропроводности сока, выжатого из разных растений, показали, что в нем, действительно, присутствуют ионы электролитов. Это обстоятельство указывает, что живая клетка использует ионные реакции, которые имеют значительное преимущество перед молекулярными в том отношении, что протекают чрезвычайно быстро, можно сказать моментально. Образованием комплексных ионов в живой клетке объясняется исчезновение воспринятых извне ионов, которые потом уже нельзя открыть обычными качественными реакциями. Подобная маскировка хорошо известна, например, для железа. Ионы железа, проникнув в клетку, вступают в сочетание с атомами других элементов и образуют комплексные, т. е. состоящие из атомов разных элементов, ионы:

в таком виде обычными реакциями, рассчитанными на присутствие в растворе простых ионов железа, этот элемент открыть не удастся, несмотря на то, что он присутствует в клетке.

В современной физиологии растений при изучении влияния минеральных солей на жизнедеятельность живой клетки судьба ионов и ионные реакции приобрели огромное значение. Если исследуется химическое влияние какой-нибудь нейтральной соли на ту или иную физиологическую функцию растения, то теперь уже не говорят о влиянии всей частицы соли, но говорят о влиянии катионов и анионов, на которые диссоциируется взятая соль в водном растворе.

Резюмируя изложенные выше фактические данные о характере химической лаборатории живой клетки, мы приходим к заключению, что необходимость вести все химические превращения в узких температурных границах, необходимость, вытекающая из физико-химических свойств белковых соединений, повела к широкому применению реакций каталитического характера. Реакции эти, будучи весьма удобными для производства химических превращений без затраты энергии извне, в то же время сами по себе ведут лишь к расходованию энергии, находящейся в разлагаемом веществе. Между тем, синтез органического вещества из неорганических требует приложения энергии извне. Так как приложение тепловой энергии в живой клетке ограничено узкими температурными рамками, то отсюда вытекает необходимость использовать при синтезе органического вещества либо химическую, либо световую энергию. И растение, действительно, воспользовалось этими двумя видами энергии, при чем, как увидим ниже, световая энергия приобрела первенствующее значение не только с точки зрения чисто физической, но и как фактор в процессе эволюции растительных организмов.

Литература.

- Bayliss, W. M. *The Nature of Enzyme Action*. London. 1908.
Bredig, G. *Anorganische Fermente*. Leipzig. 1901.
Буткевич, В. С. *Энзимы и их распространение в растительном царстве*. Москва. 1898.
Czapek, Fr. *Biochemie der Pflanzen*. Bd. I. 2 Aufl. Jena. 1913. Стр. 66.
Duclaux, E. *Traité de Microbiologie*. Paris. 1899.
Errera, E. *Recueil d'oeuvres*. IV. 1910.
Euler, H. *Allgemeine Chemie der Enzyme*. Wiesbaden. 1910.
Grüß, J. *Biologie und Capillaranalyse der Enzyme*. Berlin. 1912.
Henri, V. *Cours de chimie physique*. Paris. 1906.
Herzog, R. O. *Chemische Geschehen im Organismus*. Heidelberg. 1905.
Hofmeister, F. *Die chemische Organisation der Zelle*. 1901.
Michaelis, L. *Abderhaldens Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden*. III. 1910.
Oppenheimer, C. *Die Fermente und ihre Wirkungen*. 3 Aufl. Leipzig. 1910.
Ostwald. *Grundriß der allgemeinen Chemie*. 3 Aufl. 1899.
Woker, G. *Die Katalyse*. Stuttgart. 1910.

ОТДЕЛ IV.

Синтез органического вещества растительным организмом.

ГЛАВА XII.

Понятие о хемосинтезе. Различные формы хемосинтезирующих растений и реакции, служащие для добывания энергии.

Построение органического вещества из минеральных представляет одну из важнейших функций, выполняемых лабораторией живой растительной клетки. Функция эта приобретает особое значение не только своей химической стороной, но также вследствие совершающегося во время синтеза органического вещества накопления энергии в потенциальной, удобной для медленного расходования, форме. Именно по этой причине мы и начинаем обзор физико-химической деятельности клетки с синтеза органического вещества.

Выше уже было указано, что из всех элементов, принимающих участие в построении тела растения, первое место по количеству принадлежит углероду. Элемент этот и по своим химическим свойствам является центральным для всей огромной группы органических соединений, вырабатываемых живыми организмами. Поэтому, когда мы говорим о синтезе органического вещества живой клетки, то на первый план выступают источники углерода и превращение неорганических углеродистых соединений в органические.

Естественными источниками неорганического углерода в природных условиях являются различные углекислые соли или карбонаты и освобождающийся при разложении их углекислый газ, содержащийся в растворенном виде в почвенных и грунтовых водах, а также в атмосфере, приблизительно в количестве 0,03% по объему (3 части на 10 000). Для отщепления углерода от карбонатов или углекислого газа необходимо приложение энергии извне. По изложенным выше причинам растительной клетке пришлось применить либо химическую, либо световую энергию.

Как показало исследование, действительно, существует два типа растений: хемосинтезирующие, т. е. применяющие химическую энергию для работы отщепления неорганического углерода и синтеза ор-

ганического вещества и фотосинтезирующие, т. е. применяющие для той же цели лучистую энергию солнца.

Фотосинтез был открыт значительно ранее хемосинтеза; при этом оказалось, однако, что фотосинтезирующий аппарат растения построен сравнительно сложно, так как для улавливания лучистой энергии необходимо было выработать особые поглощающие эту энергию вещества. Вместе с тем, оказалось, что поглощающие лучистую энергию вещества вовсе не принадлежат к веществам неорганическим, которые могли бы быть поглощены живой клеткой из окружающей минеральной среды. Собираателями солнечной энергии в живой клетке являются вещества органические, т. е. вещества, которые для своего образования требуют приложения энергии извне. Таким образом, при построении фотосинтезирующего аппарата живая клетка уже должна была применить не световую, а другой вид энергии.

Поэтому, весьма вероятным представляется, что протисты, давшие начало всем растениям, отщепляли углерод от неорганических соединений при помощи химической энергии. Как это может быть осуществлено, показали блестящие исследования *Виноградского*, произведенные над нитрифицирующими бактериями в 90-х годах прошлого столетия. Под термином н и т р и ф и к а ц и я ученые разумеют окисление аммиака в азотистую и азотную кислоты, которое уже давно было известно и которое в обширных размерах происходит в почве.

Уже в 80-х годах прошлого столетия *Шлёзингу* и *Мюнцу* удалось доказать, что нитрификация прекращается, если взятый образец почвы подвергнуть нагреванию или действию антисептиков, т. е. если убить организмы, находящиеся в почве. Однако, только *Виноградскому* удалось впервые выделить нитрифицирующих микробов и исследовать условия их питания. Не входя в детальное описание всех последовательных ступеней этой замечательной работы, мы укажем только, что в действительности было найдено два микроба, как бы поделивших между собой работу нитрификации: один нитритный, способный окислять NH_3 в азотистую кислоту, а другой — нитратный, окисляющий азотистую кислоту в азотную.

Трудность в работе *Виноградского* заключалась в том, что нитрифицирующие организмы не только оказались неспособными ассимилировать органические вещества, но проявили к ним ярко отрицательное отношение. До открытия *Виноградского* никому бы не могло прийти в голову, что обыкновенный сахар, легко усваиваемый всевозможными растительными организмами, для нитрифицирующих микробов может быть ядом, по действию приближающимся к карболовой кислоте. Выращивая эти микробы в искусственных условиях, *Виноградский* убедился, что они растут лучше всего при полном отсутствии органических веществ в питательной среде: им необходимы только углекислые неорганические соли, аммонийные, также неорганические соединения и углекислый газ, который отчасти может быть получен из карбонатов, но лучше, если он будет присутствовать в свободном виде в питательной среде.

Виноградский доказал также, что нитрифицирующие микробы способны отщеплять углерод от углекислого газа в полной темноте, без всякого участия солнечной лучистой энергии. Отсюда он сделал вывод, что отщепление углерода происходит на счет химической энергии, освобождающейся при окислении NH_3 .

Измеряя количество окисленного N и усвоенного C, *Виноградский* получил для натуральной смеси нитритных и нитратных микробов следующие соотношения:

Окислено N	Ассимилировано C	Отношение C/N
722,0 mlgr	19,7 mlgr	1/36,6
506,1 "	15,2 "	1/33,3
928,3 "	26,4 "	1/35,2
815,4 "	22,4 "	1/36,4
		Среднее 1/35,4

Таким образом, на 1 mlgr усвоенного C сжигается 35,4 mlgr азота.

Так как источником NH_3 в природе могут быть кроме органических, также различные неорганические аммонийные соединения, освобождающиеся, между прочим, в числе продуктов вулканической деятельности, то мы легко можем себе представить, что исчезнувшие с лица земли родоначальники современных растений были подобны современным нитрифицирующим микробам. Дальнейшие исследования показали, что нитрифицирующие микробы довольно разнообразны, что нитрификация совершается и в морях, а также на совершенно обнаженных от почвы известковых горных породах, где микробы переводят в азотистую кислоту приносимый с атмосферными осадками связанный азот. Во всяком случае, нитрифицирующие микробы дают нам образец простейших растительных организмов, способных синтезировать органическое вещество из неорганических при помощи химической энергии и как бы иллюстрируют нам далекое прошлое современного органического мира.

Нитрифицирующие микробы являются далеко не единственными представителями группы хемосинтезирующих организмов. Сюда принадлежат также серобактерии, окисляющие сероводород (H_2S) и пользующиеся энергией этого окисления для синтеза органического вещества. *Виноградскому* мы обязаны блестящими исследованиями над питанием этих организмов. Одни из них, известные под родовым названием *Beggiatoa*, раньше считались организмами, вызывающими образование сероводорода (H_2S) в субстрате. В конце 80-х годов прошлого века *Гонне-Зейлеру* удалось показать, что это неправильно, что *Beggiatoa*, напротив, разлагает H_2S по формуле $\text{H}_2\text{S} + \text{O} = \text{H}_2\text{O} + \text{S}$ и накапливает серу. *Beggiatoa* представляет собой многоклеточный организм, напоминающий синезеленые водоросли из группы осциллярий; он встречается на илистых грунтах пресных и соленых вод при условии, что там

имеется достаточное количество неорганических сернокислых солей (сульфатов). Если *Beggiatoa* развивается в среде, содержащей сероводород, то в нитях ее накапливается сера в виде капель; при малом содержании сероводорода капли серы исчезают. *Виноградский* показал, что накапливаемая сера в большей своей части вовсе не идет на питание организма; она окисляется далее в серную кислоту, которая, вступая в соединение с углекислыми солями клеточного сока, образует гипс, выходящий из клеток наружу. Окисление сероводорода кислородом совершается и без всякого участия *Beggiatoa*, так что организм лишь пользуется этой реакцией, не ускоряя ее течения.

Дальнейшее же окисление серы также может идти самостоятельно, однако, в клетках *Beggiatoa*, по мнению *Виноградского*, процесс этот ускоряется ферментами организма. Частью самому *Виноградскому*, а частью *Кейлю* (1912) уже недавно удалось с несомненностью доказать, что *Beggiatoa* способна жить исключительно в минеральной среде и отщеплять углерод от CO_2 воздуха и карбонатов, при чем отщепление это происходит на счет энергии, освобождаемой при окислении сероводорода. Помимо *Beggiatoa* существует ряд других уже одноклеточных серобактерий, питание которых, по видимому, основано на хемосинтезе и связано с окислением серы.

Одни из этих организмов, как например, открытые *Натансоном* в Неаполитанском заливе, пользуются для окислительных реакций кислородом воздуха, тогда как другие (например, найденные *Бейеринком* *Thiobacillus thioparus*) являются анаэробами, т. е. организмами, развивающимися только в отсутствии свободного кислорода.

Thiobacillus thioparus, как оказалось, восстанавливает нитраты до свободного азота и отщепляемым таким образом кислородом окисляет сероводород, серу, серноватистый и сернокислый натр. Освобождаемая при этом окислении энергия идет на отщепление С от углекислоты карбонатов.

Далее, существует группа бактерий, известных под названием железобактерий, которые окисляют соли закиси железа в окисные соединения ($2 \text{FeO} + \text{O}_2 = \text{Fe}_2\text{O}_3$) и пользуются энергией этого окисления для синтеза органического вещества на счет углекислого газа. Недавно удалось *Луске* подробно изучить один из этих организмов, наз. *Spirophyllum tenue*.

Наконец, открыты также водородобактерии, окисляющие водород в воду. По данным *Лебдева* организмы эти способны разлагать углекислый газ, пользуясь химической энергией. Существуют также указания относительно бактерий, окисляющих метан ($\text{CH}_4 + \text{O} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) и окись углерода, которые также быть может принадлежат к группе хемосинтезирующих организмов.

Нельзя не заметить, что питание многих бактерий из группы хемосинтезирующих еще не настолько изучено, чтобы теперь можно было установить их физиологическую классификацию. Но во всяком случае, мы видим, что целый ряд простейших растительных организмов использует химическую энергию окислительных реакций для отщепления угле-

рода от неорганических соединений и построения органического вещества. Химическая сторона всех приводящихся сюда процессов остается еще неясной. Интересно, во всяком случае, то обстоятельство, что по данным *Лебедева* у водородобактерий газовый обмен хемосинтеза выражается теми же соотношениями, как и в фотосинтезе; при разложении одного объема углекислого газа освобождается равный ему объем кислорода ($\text{CO}_2/\text{O}_2=1$). Отсюда можно сделать вывод, что в самом процессе построения органического вещества из минеральных нет принципиального отличия между хемосинтезирующими и фотосинтезирующими растениями; отличие сводится лишь к форме применяемой энергии.

Биологическая сущность хемосинтеза сводится, следовательно, к тому, что организм поглощает вступающие в реакцию минеральные вещества, концентрирует освобождающуюся при этой реакции энергию и использует ее для новой реакции, требующей приложения энергии.

Хемосинтезирующие организмы остались на низкой ступени развития; по крайней мере в настоящее время мы не знаем сложно построенных растений, которые пользовались бы этим способом синтеза органического вещества.

ГЛАВА XIII.

Фотосинтез, его внешнее выражение и методы исследования. Фотосинтезирующий аппарат живой клетки. Первые продукты фотосинтеза. Гипотеза Байера.

Не требуя специальных приспособлений для улавливания энергии, хемосинтез, естественно, может осуществляться лишь при наличии легко окисляющихся минеральных веществ. Быть может это и было причиной сравнительно слабого развития флоры хемосинтезирующих организмов. Лучистая энергия солнца, без сомнения, представляет более богатый и более постоянный источник энергии, и потому фотосинтез в растительном мире получил количественное преобладание в процессе синтеза органического вещества вообще. Можно без всякого преувеличения сказать, что те значительные запасы органического вещества, которые накоплены в настоящее время на земле, в конечном итоге получены почти исключительно путем фотосинтеза. Поэтому, понятно, что при рассмотрении синтеза органического вещества растением хемосинтез нередко вовсе не принимается во внимание, как процесс, не играющий большой роли с количественной точки зрения.

Свет, как один из видов лучистой энергии, может превратиться в любую другую форму энергии, например, в тепловую или химическую; но для такого превращения он должен быть поглощен. Отсюда понятно, что для использования световой энергии растению необходимо было, прежде всего, выработать аппарат для поглощения света в достаточном количестве. Как показали исследования, таким аппаратом являются пластыди; в которых, как мы видели выше, накапливаются зеленые и желтые пигменты. Не подлежит сомнению, что и сама протоплазма, несмотря на

свою видимую бесцветность, поглощает световую энергию; опыт показал, однако, что этого поглощения недостаточно для фотосинтеза; клетки, не содержащие пластид или содержащие лейкопласты, не в состоянии отщеплять углерод от углекислого газа атмосферы, который является исключительным источником этого элемента для фотосинтезирующих растений. Такое отщепление могут производить лишь клетки, содержащие хлоропласты.

С внешней стороны, фотосинтез сводится к тому, что поглощаемый клеткой атмосферы углекислый газ разлагается с выделением свободного кислорода. На этом и основаны как демонстративные, так и лабораторные опыты для изучения фотосинтеза. Наглядный демонстративный опыт сводится к следующему: если взять какое-либо водное растение, например, *Elodea canadensis*, отрезать веточку и поместить ее отрезом вверх в стеклянный сосуд с обыкновенной водой, в которой растворено некоторое количество CO_2 , то при достаточно сильном освещении сосуда из отреза будут выделяться пузырьки газа (рис. 66).

Устроив приспособление для собирания этого газа, не трудно убедиться, что выделяется кислород. Что выделение кислорода в данном случае, действительно, основано на поглощении и разложении растением CO_2 , это легко доказать перенесением растения в свежепрокипяченную воду или прибавлением к воде едкой извести ($\text{Ca}(\text{OH})_2$), связывающей CO_2 ; в обоих случаях выделение кислорода прекращается.

Выделением пузырьков газа можно пользоваться также и для сравнительного определения энергии разложения CO_2 при изменении температуры или напряженности света; если, напр., ослабить напряженность света, то число пузырьков, выделяемых в единицу времени, будет уменьшаться. Повышая или понижая температуру и сосчитывая число пузырьков газа, выделяемых в минуту одной и той же веточкой *Elodea*, можно установить сравнительные количественные изменения в энергии разложения CO_2 .

Гораздо более точный метод и при том такой, который позволяет определить абсолютную энергию разложения CO_2 , основан на количественном анализе газа. Сущность его сводится к тому, что объект, скажем, лист какого-либо зеленого растения, помещается в замкнутое пространство, наполненное воздухом с заранее определенным содержанием CO_2 . После освещения объекта в течение определенного времени затем анализируют газовую смесь, в которой объект находился, и устанавливают, какое количество CO_2 разложено и какое количество кислорода прибыло (рис. 67). В практике физиологических исследований для этой цели употребляют приборы, позволяющие производить анализ весьма малых объемов газа, что значительно облегчает работу по сравнению с обычным эвдиометрическим определением. CO_2 обыкновенно определяют в газовой смеси поглощением едким кали или натром, а кислород — поглощением пирогаллатом калия. Энергию разложения CO_2 обычно относят к единице поверхности листа, если работают с одним и тем же растением, или к единице живого веса, если сравнивают разные растения. Допустим,

например, что было взято 20 сс. газовой смеси, содержащей 10% CO_2 . Объектом служил лист, поверхность которого = 10 кв. сант. Допустим далее, что по прошествии часа, в течение которого лист освещался, в газовой смеси обнаружено всего 5% CO_2 и соответствующая прибыль кис-

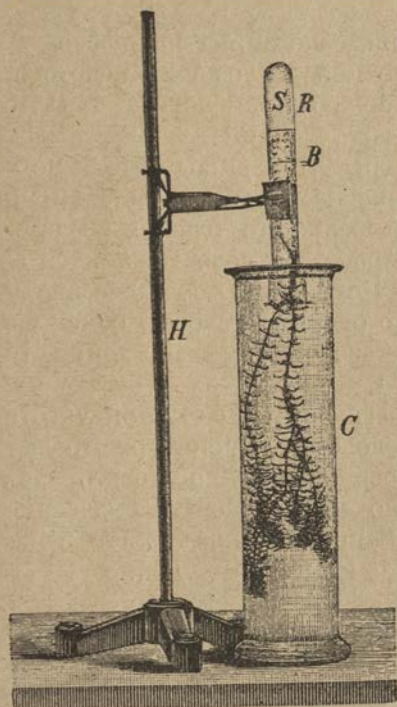


Рис. 66. Выделение кислорода ассимилирующими частями растения. В стеклянном цилиндре *C* помещено в воде свежесрезанное водное растение (*Elodea canadensis*). Поверхности срезов введены в пробирку *R*, также наполненную водой. Выделяемые пузырьки кислорода *B* поднимаются по ней и собираются наверху у *S*.



Рис. 67. Эвдиометрическая трубка с введенным в нее листом и газовой смесью из воздуха и CO_2 . Разложение CO_2 листом после экспозиции на свету определяется анализом замкнутого в трубке газа.

лорода. Не трудно вычислить, каково абсолютное количество разложившейся CO_2

В 20 сс. смеси было	2 сс. CO_2
Осталось	1 сс. CO_2
	Разложено 1 сс. CO_2

Вводя необходимые поправки на температуру и давление, при которых были произведены опыты, не трудно определить абсолютный вес CO_2 , разложившего 10 кв. сант. поверхности листа, а также вес выделенного кислорода.

Некоторые ученые предпочитают, вместо помещения объекта в замкнутое пространство, пропускать через сосуд с объектом ток газовой смеси с определенным содержанием CO_2 ; потеря CO_2 , вследствие разложения, затем определяется титрованием при помощи пертенкофферовских трубок.

Путем многочисленных определений, основанных на газовом анализе, было в конце концов установлено, что при разложении некоторого данного объема CO_2 выделяется равный ему объем кислорода, так что отношение $\text{O}_2/\text{CO}_2 = 1$.

Боннье и Манжен, правда, нашли, что вывод этот не совсем правилен, что на самом деле отношение несколько больше 1 (напр., для плюща 1,08, для сирени — 1,06); превышение это, однако, незначительно и может быть отнесено на счет других процессов, совершающихся в живой ткани и независимых от фотосинтеза. Впрочем, в последнее время снова было подтверждено, что если тщательно отделить газовый обмен фотосинтеза от совершающегося одновременно газового обмена дыхания, то отношение O_2/CO_2 , действительно, равно 1.

Так как характерным признаком разложения CO_2 при участии световой энергии является выделение кислорода, то понятно, что для качественного определения наличности фотосинтеза можно употреблять любой индикатор, при помощи которого можно констатировать выделение этого газа из живой клетки. Бейеринк, например, предложил в качестве индикатора восстановленный индигокармин, Гоппе — гнилую кровь.

Это индикаторы химического порядка; но существуют и индикаторы, которые можно назвать физиологическими. Такими физиологическими индикаторами служат бактерии, которые обладают способностью в присутствии свободного кислорода светиться или двигаться.

Особенно изящен способ Энгельманна, названный бактериальным методом. Он основан на том, что некоторые бактерии, например, *Bacterium photometricum*, *Bacillus fluorescens liquaefaciens*, обнаруживают оживленное движение лишь до тех пор, пока в жидкости имеется запас свободного O_2 ; в отсутствии же O_2 движение их прекращается. Например, если взять каплю жидкости, в которой находится *Bacterium photometricum*, положить ее на предметное стекло, покрыть покровным стеклом и обвести последнее вазелином, чтобы прекратить доступ O_2 в каплю, то наблюдая под микроскопом, легко обнаружить, что бактерии постепенно замедляют свое движение и, наконец, вовсе прекращают его; но стоит только установить сообщение капли с воздухом, как движение снова проявляется с прежней силой.

Движение бактерий в данном случае не зависит от света, но лишь от присутствия свободного O_2 в жидкости.

Если мы введем под покровное стекло какую-нибудь зеленую одноклеточную водоросль и выдержим некоторое время препарат в темноте, чтобы бактерии поглотили весь кислород, находящийся в капле, и пришли в неподвижное состояние, и затем осветим препарат достаточно ярким

светом, то тотчас заметим оживленное движение у тех бактерий, которые были по близости от клетки водоросли. Вокруг клетки образуется плотная толпа оживленно двигающихся бактерий, между тем, как бактерии, удаленные от водоросли на значительное расстояние остаются неподвижными. Происходит это оттого, что выделяемый водорослью кислород перехватывается ближайшими бактериями и не доходит до удаленных. Нужно заметить, однако, что индикаторы на кислород могут обнаружить процесс фотосинтеза только тогда, когда выделение O_2 количественно превосходит поглощение его вследствие дыхания.

Бактериальный метод чрезвычайно удобен для того, чтобы определить, какая именно морфологическая часть клетки способна разлагать CO_2 . Если, например, взять нить спирогиры, приготовить препарат с *Bacterium photometricum* и освещать его таким образом, чтобы свет падал сначала на хлоропласт, а затем на те места клетки, где находится бесцветная протоплазма, то легко убедиться, что выделение кислорода происходит лишь при освещении хлоропласта. Отсюда мы вправе заключить, что фотосинтетическим аппаратом в клетке служит пластида.

Опыт показывает вместе с тем, что разлагать CO_2 могут только те пластиды, которые, наряду с другими пигментами, содержат хлорофилл.

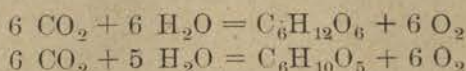
Те части растения или те клетки, которые содержат лейко- и хромопласты, совершенно неспособны разлагать CO_2 . В этом можно убедиться как методом газового анализа, так и методом бактериальным. Таким образом, для осуществления фотосинтеза необходимо не только присутствие в клетке пластид, но также и присутствие в пластидах хлорофилла; желтые и красные накопляющиеся в пластидах пигменты заменить его не могут.

Посмотрим теперь, какова роль стромы пластиды и зеленого пигмента в процессе разложения CO_2 . Учеными не раз высказывалась мысль, что хлорофилл выделенный из пластид и находящийся в растворе, способен в присутствии света разлагать CO_2 . Точные опыты, однако, не подтверждают этого мнения. *Кни*, например, растворял хлорофилл в масле и капельки такого раствора исследовал бактериальным методом, как это делается для одноклеточных зеленых водорослей; никакого выделения кислорода окрашенные хлорофиллом капли масла не обнаружили. *Чапек* пробовал включить в живую бесцветную плазму капли масла, содержащие растворенный хлорофилл; но и в этом случае никакого разложения CO_2 не происходило. Отсюда мы должны сделать вывод, что в разложении CO_2 принимает участие строма пластиды и что, следовательно, она также необходима, как, необходим хлорофилл.

Следует, впрочем, оговориться, что вывод этот нельзя считать окончательным; он был бы таковым, если бы нам в точности были известны все химические реакции разложения CO_2 и то участие в них, которое принимают хлорофилл и вещества стромы пластид. Но на самом деле подобных точных сведений о реакциях у нас еще нет.

В виду того, что при разложении CO_2 выделяется равный объем O_2 , можно было бы думать, что в данном случае происходит прямое разло-

жение CO_2 на C и O_2 . Но углерод в свободном виде никогда не накапливается в живой клетке и не может накапливаться, так как клетка уже по устройству своей лаборатории не может утилизировать его для дальнейших химических превращений. Точно также не может быть первым продуктом разложения CO_2 какой-либо углеводород. Для получения углеводорода необходимо было бы одновременно с CO_2 разложить и H_2O , чтобы отнять необходимый H . Но в таком случае объем выделенного кислорода был бы значительно больше, чем объем разложенной CO_2 , чего на самом деле нет. Соотношение равенства объемов разложенной CO_2 и выделенного O_2 , однако, хорошо подходит, если мы примем, что в растении образуются из CO_2 и H_2O углеводы по следующей схеме:



В обоих случаях отношение $\text{O}_2/\text{CO}_2 = 1$.

Предположение это вполне оправдывается фактами.

Саксу удалось доказать, что при выдерживании зеленых частей растения в темноте хлоропласты теряют заключенные в них зерна крахмала.



Рис. 68. Лист, подвергнутый иодной пробе. Во время процесса ассимиляции при действии света он был частью затемнен поперечной полоской листового олова. В этой затемненной части листа не образовалось крахмала, а потому при иодной пробе она осталась белой. Направо лист, пластинка которого была затемнена листовым оловом с вырезанными в нем буквами слова крахмал. После освещения крахмал образовался только на освещенных местах пластинки и иодная проба обнаружила их в виде надписи „крахмал“.

Крахмал претерпевает при посредстве энзим превращение в сахар и переходит в раствор. Такое обескрахмаливание хлоропластов является одним из распространенных физиологических приемов. Если мы теперь наложим на обескрахмаленный в темноте лист станиоль или черную бумагу с вырезанными просветами, например, буквами изображающими слово крахмал, а затем осветим лист с той стороны, на которой находится станиоль, то по прошествии некоторого времени в хлоропластах освещенных частей листа снова накопится крахмал. Удалив пигменты кипячением в спирте, и, после промывки водой, погрузив лист в иодную настойку, мы получим на общем светлокоричневом фоне листа написанное синими или черными буквами крахмал. Наблюдая под

микроскопом затененные и освещенные части листа, не трудно убедиться, что зерна крахмала появились только в хлоропластах освещенных частей (рис. 68).

Принимая во внимание такую прямую зависимость появления крахмальных зерен от освещения листа, естественно было сделать вывод, что крахмал и есть первый продукт разложения CO_2 . Такой вывод, действительно, был сделан, но он уже вскоре стал оспариваться. Опыт показал, во-первых, что разложение CO_2 пластидами начинается тотчас же вместе с освещением; это нетрудно было установить при помощи бактериального метода, а также и при помощи метода счета пузырьков газа, выделяемых водяными растениями. Между тем, крахмал появляется только спустя несколько минут после освещения.

Далее, исследование показало, что наряду с растениями обильно накапливающими крахмал в хлоропластах, есть не мало и таких, которые вовсе не образуют крахмала.

Примером таких растений, между прочим, может служить обыкновенный лук (*Allium Cepa*).

Эти растения, однако, при разложении CO_2 также обильно выделяют кислород, как и крахмалистые, при чем отношение $\text{O}_2/\text{CO}_2 = 1$.

Наконец, целый ряд ученых, начиная с Бёма, показали, что хлоропласты могут накапливать крахмал и без всякого участия света. Если обескрахмаленный лист положить на раствор сахара и оставить его в темноте, то по прошествии некоторого времени в хлоропластах можно наблюдать обильное отложение крахмала.

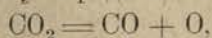
Отсюда ясно, что крахмал образуется на счет растворимых углеводов и что, следовательно, первым продуктом разложения CO_2 является углевод, по составу подходящий к сахару. Опыт показал также, что если определить количество крахмала, а также количество разложенной CO_2 крахмалистым растением, то оказывается, что на образование крахмала идет лишь часть отщепленного C; другая и иногда более значительная часть приходится на сахар.

Наконец, даже с чисто химической точки зрения более вероятно образование крахмала на счет сахара, а не непосредственно в виде первого продукта разложения CO_2 .

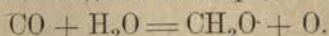
На основании всех этих соображений можно считать установленным, что первым продуктом разложения CO_2 является растворимый в воде углевод, на счет которого пластиды крахмалистых растений образуют крахмал.

С химической точки зрения и это положение представляется мало вероятным, так как углеводы по составу являются очень сложными телами. Поэтому предполагают, что действительным первым продуктом разложения CO_2 является муравьиный альдегид, который затем полимеризуется в сахар. Предположение это известно в науке под названием гипотезы Байера. Этот ученый исходя из химического сходства хлорофилла и красящего вещества крови, предположил, что хлорофилл также

обладает способностью связывать окись углерода (CO), как и гемоглобин крови. В таком случае, CO₂ под влиянием лучистой энергии мог бы разлагаться пластидой на окись углерода и кислород по формуле:



Окись углерода затем могла бы соединяться с водой и образовать муравьиный альдегид и освобождать кислород по формуле:



До настоящего времени, однако, мы не располагаем бесспорными доказательствами в пользу этой гипотезы. Опыт показывает во всяком случае, что окись углерода не может заменить углекислый газ. Но если бы муравьиный альдегид образовался в растении каким-либо путем, то дальнейшее уплотнение его до образования сахара могло бы легко осуществиться. В самое последнее время получен целый ряд данных, говорящих в пользу образования муравьиного альдегида в растении и потому мысль о нем как о первичном продукте фотосинтеза получила некоторые подтверждающие данные косвенного характера.

Во всяком случае, сахара из группы моносахаридов можно считать если не первыми, то ближайшими продуктами фотосинтеза, на счет которых растение образует, с одной стороны крахмал, а с другой, дисахариды (тростниковой сахар).

ГЛАВА XIV.

Фотосинтез. Влияние внешних условий на энергию фотосинтеза. Содержание CO₂ во внешней среде. Вода. Замена CO₂ другим соединением. Температура. Свет.

Фотосинтез с чисто химической точки зрения можно рассматривать как цепь определенных реакций, приводящих к образованию органического вещества. Вся совокупность этих реакций представляет вместе с тем физиологическую функцию живой клетки, подлежащую наравне с другими функциями влиянию внешних и внутренних условий.

К рассмотрению влияния этих условий мы теперь и перейдем.

Содержание CO₂ в среде, окружающей фотосинтезирующую клетку. Опыт показывает, что разложение CO₂ усиливается при прочих равных условиях, вместе с увеличением содержания этого газа в среде, окружающей фотосинтезирующую клетку. В атмосфере, например, содержится в среднем до 0,03% CO₂ и, как показали измерения, уже этого парциального давления CO₂ достаточно, чтобы фотосинтез совершался весьма энергично; энергия его, однако, сильно возрастает, когда содержание CO₂ повышается до 10 и даже 15%. Поэтому, в лабораторной практике при изучении явления фотосинтеза обычно работают с воздухом обогащенным CO₂, что дает возможность сократить продолжительность каждого отдельного опыта. При дальнейшем повышении содержания CO₂ энергия фотосинтеза начинает падать. До настоящего времени еще не установлено точно какое именно содержание CO₂ оказывает вредное влияние, и очень возможно, что для разных ра-

стений и в разных условиях оно окажется различным. Опыты Юарта, однако, показывают, что в атмосфере из чистой CO_2 хлоропласты выпадают в некоторое состояние оцепенения и теряют способность разлагать этот газ. Состояние оцепенения ничем не выражается в смысле изменения структуры хлоропластов или состава находящихся в них зеленых пигментов; если объект будет перенесен затем в среду с малым содержанием CO_2 , то оцепенение проходит и хлоропласты снова начинают разлагать CO_2 .

Основываясь на этих данных, мы должны, следовательно, прийти к выводу, что разложение CO_2 хлоропластом, будучи в основе своей фотохимическим процессом, в то же время находится в полной зависимости от жизненного состояния пластиды. Если бы все дело сводилось к чисто фотохимической переработке CO_2 , то увеличение концентрации этого газа отнюдь не могло бы отразиться понижением энергии разложения его. По видимому сильные концентрации CO_2 действуют отравляющим образом на строму пластид, при чем первая степень отравления выражается в форме некоторого состояния оцепенения.

Подобное состояние оцепенения, как показал Юарт, может быть вызвано самыми разнообразными внешними воздействиями: повышенной температурой, ярким светом, действием антисептиков (эфир) и проч.

До настоящего времени остается еще не вполне выясненным вопрос, необходимо или нет присутствие свободного O_2 для нормального хода разложения CO_2 живой клеткой. Дело в том, что кислород является одним из продуктов разложения CO_2 ; он может поглощаться клеткой уже в момент своего освобождения из CO_2 , что и делает невозможным установление фотосинтеза при помощи индикаторов на кислород, когда выделения его слабее поглощения. По данным Юарта некоторые растения (*Chara*, *Elodea*), при более или менее продолжительном пребывании в среде, содержащей H_2 и CO_2 и лишенной свободного O_2 , теряют способность разлагать CO_2 . Применение бактериального метода ясно показывает во всяком случае, что клетка может начать разложение CO_2 в бескислородной среде; можно думать, следовательно, что химические реакции фотосинтеза не связаны с присутствием O_2 во внешней среде.

Вода. В приведенной выше схеме разложения CO_2 входит, как мы видели, в качестве одного из членов — вода. Присутствие воды, без сомнения, необходимо и высушенные растения совершенно неспособны разлагать углекислый газ. Есть показания, что у водорослей разложение CO_2 происходит в клетках плазмолизованных; у высших растений, однако, энергия разложения CO_2 падает при понижении тургора задолго до наступления явлений плазмолиза. Нужно заметить, однако, что значение воды в данном случае двойственное; помимо ее участия в самом процессе образования органического вещества, содержание ее в клетке может оказывать сильное влияние, как увидим ниже, на ход и энергию газообмена. Поэтому, уменьшение содержания воды в клетке может тормозить разложение CO_2 уже нарушением нормального хода газообмена. К сожалению, в нашем распоряжении нет подробных исследований, которые осветили бы нам этот вопрос с надлежащей полнотой.

Возможность замены CO_2 другим соединением. Не мало было сделано попыток заменить CO_2 другим подходящим соединением углерода. Особенно много было сделано опытов с CO . Опыты дали, однако, совершенно ясные отрицательные результаты. Поэтому, CO_2 следует считать единственным соединением, которое растение может использовать для построения органического вещества путем фотосинтеза.

Температура. Мы уже знаем, что лучистая энергия служит главной формой энергии в процессе фотосинтеза. Из фотохимии известно, что чистые фотохимические реакции совершенно не подчиняются закону *Вант-Гоффа*, так как скорость их увеличивается в весьма слабой степени при повышении температуры. В этом отношении фотохимические реакции сходны с реакциями, протекающими при очень высоких температурах.

Иначе обстоит дело с разложением CO_2 зеленой клеткой; температура здесь оказывает весьма существенное влияние на скорость реакции.

По данным *Жюмелля* разложение CO_2 может происходить при -30° и даже -40°C , т. е. когда клетка находится в замерзшем состоянии.

Показание это, однако, мало вероятно; у альпийских и арктических растений, зимующих в замерзшем состоянии, по данным *Юарта* разложение CO_2 прекращается вместе с замерзанием живого содержимого клетки; у субтропических растений оно прекращается уже при 0° и 2°C , а у тропических даже при $+4^\circ$ и $+8^\circ$, т. е. еще до замерзания плазмы.

Начиная от этого низшего предела, разложение CO_2 усиливается вместе с повышением температуры и достигает максимума при $35-38^\circ \text{C}$; затем оно быстро падает при дальнейшем повышении температуры и достигает нуля при 45°C (рис. 69).

Таким образом, в указанных пределах, т. е. между 0° и 45°C , мы имеем для каждой температуры некоторую вполне определенную энергию разложения CO_2 . Если мы изобразим эту зависимость энергии разложения CO_2 от температуры графически, то получим весьма характерную кривую, для которой можно по примеру *Сакса* различать три точки: минимум, оптимум и максимум.

Минимум и максимум указывают на предельные температуры, при которых еще возможно разложение CO_2 ; оптимум же соответствует той температуре, при которой энергия этого процесса достигает наибольшей величины.

Таким образом, кривая энергии разложения CO_2 в зависимости от температуры ничем существенно не отличается от соответствующих кривых для энзиматических реакций. В отличие от чисто фотохимических реакций, разложение CO_2 подчиняется закону *Вант-Гоффа* и скорость разложения увеличивается в 2—3 раза при повышении температуры на 10° .

Как показали исследования *Каница*, также *Блэкмена* и *Маттеи*, такое ускорение наблюдается лишь до температуры $20-25^\circ$, редко, до 30° ; при температурах же выше 30° обычно уже замечается от-

клонение от закона *Вант-Гоффа*, в сторону понижения. Чем же объяснить это отклонение? В случае энзиматических реакций мы объясняли подобное явление постепенным разрушением энзима. Такое же объяснение можно было бы применить и здесь; под влиянием повышения темпера-

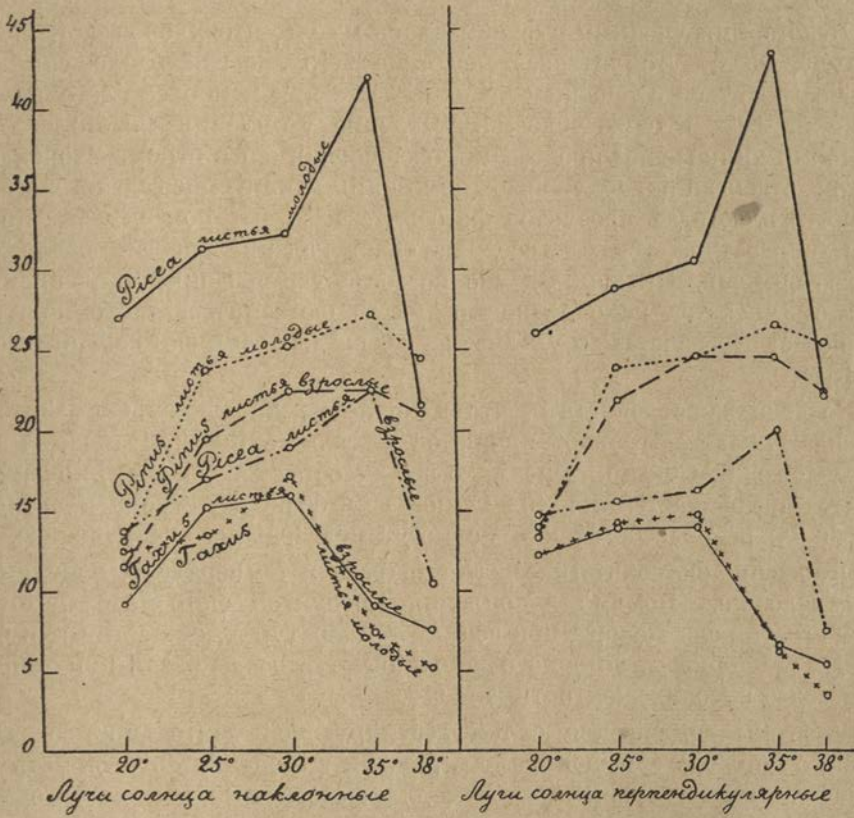


Рис. 69. Энергия разложения CO_2 у сосны, ели и тисса, вычисленная на 100 единиц хлорофилла. На оси абсцисс отмечены температуры, на оси ординат объемы CO_2 , разложенного в течение 1 часа. (По Любименко).

туры что-то в фотосинтетическом аппарате разрушается, вследствие чего замедляется и ход фотосинтетической реакции. Действительно, опыт показывает, например, что при действии повышенной температуры хлоропласты впадают в состояние оцепенения, которое проходит, если их переместить в среду менее сильно нагретую. Весьма вероятно, что оцепенение вызывается частичным или полным разрушением какого-либо вещества, которое восстанавливается при относительно невысокой температуре. Трудно допустить однако, чтобы уже при 25° С, т. е. задолго до достижения оптимальной температуры, происходило болезненное изменение в пластидах. По данным *Блэкмена* и *Маттеи* даже при температурах ниже

20⁰ энергия разложения не остается постоянной во времени, но по истечении некоторого промежутка обнаруживает ясное падение.

Таким образом, если объяснять отклонение от закона *Вант - Гоффа* и в этом случае разрушением какого-либо важного агента, то пришлось бы допустить, что оно происходит при всякой температуре.

Некоторыми учеными высказывалась мысль, что хлоропласт, подобно мускулу, может утомляться, вследствие чего энергия разложения CO_2 будет ослабляться с течением времени даже при наиболее благоприятном сочетании всех прочих условий. Явление утомления можно свести к некоторым химическим процессам, совершающимся в строме хлоропласта. В этом отношении заслуживает внимания тормозящее действие накопления в пластидах продуктов фотосинтеза. Опыт показывает, что чем выше температура, тем быстрее, наступает падение энергии разложения CO_2 во времени. Эти данные вполне согласуются с представлением, что тормазом является накопление продуктов фотосинтеза, которые клетка не успевает переработать и удалить из сферы действия фотосинтетического аппарата.

Но если даже допустить, что накопление продуктов фотосинтеза в пластидах является главной причиной их утомления и ослабления энергии разложения CO_2 во времени, то всё же остается неясным, почему фотосинтез прекращается при 45⁰ С, когда ни белковая строма пластид, ни хлорофилл, не подвергаются и не могут подвергаться разрушению.

Отношение фотосинтетического аппарата к температуре, повидимому, весьма сложно. Помимо накопления продуктов фотосинтеза, которое может играть роль тормазы при всяких температурах, существуют вероятно и другие тормазы, которые обнаруживают свое действие при температурах более высоких, чем оптимальная.

Здесь мы встречаемся с той регулирующей деятельностью живой клетки, о которой уже упоминалось ранее и выяснение которой есть дело будущего. Температурный оптимум для фотосинтеза в этом отношении может служить хорошим примером физиологического оптимума, положение которого определяется не внешними агентами, а присутствующими в живой клетке регуляторами. В пользу этой мысли говорит между прочим и тот факт, что абсолютная величина оптимальной температуры различна для разных видов растений.

Свет. Лучистая энергия, испускаемая солнцем, состоит из отдельных видов лучей, различающихся друг от друга качественно по длине волны. Опыт показал, что лучи с длиной волны, превышающей 0,76 μ , не могут служить источником энергии при разложении CO_2 зелеными пластидами. Очень слабое действие как видно из данных *Боннье* и *Манжена*, проявляют также лучи с длиной волны, менее 0,40 μ . Мы можем, поэтому, сказать, что главнейшим источником энергии в процессе фотосинтеза служат лучи с длиной волны от 0,76 μ до 0,40 μ , т. е. именно те, которые производят на сетчатку глаза определенное впечатление и известны под именем лучей света.

Рассмотрим сначала, как действует изменение в напряженности этого сложного потока лучей. Во-первых, существует ли некоторая минимальная напряженность света, при которой начинается разложение CO_2 или же такого минимума нет? Исходя из чисто теоретических соображений, известный наш ботаник *Тимирязев* полагал, что такого минимума не существует, что разложение CO_2 начинается тотчас же, как только напряженность света приобретает некоторую положительную величину.

Далее, на основании своих опытов, он пришел к заключению, что энергия разложения CO_2 повышается вместе с усилением напряженности света и, достигнув некоторой максимальной величины, затем остается постоянной при дальнейшем увеличении напряженности света. Если изобразить графически энергию разложения CO_2 в зависимости от напряженности света по *Тимирязеву*, то получается поднимающаяся до некоторой точки кривая, которая затем переходит в прямую, параллельную оси абсцисс. Явление это настолько поразило *Тимирязева*, что он особенно подчеркивал существенное отличие физиологической кривой для разложения CO_2 , именно отсутствие у ней оптимальной точки, и полагал, что это составляет характерную черту самого процесса.

Позднейшие исследования, однако, внесли весьма существенные поправки в это воззрение.

Во-первых, оказалось, что разложение CO_2 начинается лишь при некоторой минимальной и при том строго определенной напряженности света. Если сила света не достигает необходимого минимума, то разложение CO_2 вовсе не происходит. Фактически, напр., самый яркий свет луны еще недостаточно силен для работы хлоропласта. Отсюда вытекает первый и весьма важный с биологической точки зрения вывод, а именно: растение только тогда может пустить свой фотосинтетический аппарат в действие, когда сила света достигает некоторой значительной величины. Опыт показал также, что для разных растений абсолютная величина минимума различна: это обстоятельство также имеет большое биологическое значение, о чем еще будет речь ниже.

Далее, целый ряд ученых на основании точных опытов пришли к выводу, что и по отношению к напряженности света существует такой же оптимум, как по отношению к температуре, что на самом деле кривая энергии разложения CO_2 , достигнув оптимальной точки, затем спускается при дальнейшем усилении света.

Таким образом, и по отношению к напряженности света мы встречаемся с некоторым тормазом, задерживающим скорость синтетических реакций в живой клетке. Спрашивается теперь, какого же рода этот тормаз? Есть ли замедление разложения CO_2 при ярком свете следствие каких-либо физикохимических процессов, не управляемых живой плазмой клетки, или, наоборот, замедление это является результатом активного проявления регулирующего начала?

Если мы припомним замечательные движения пластид и именно перемещение их на боковые стенки клетки, то ясно, что ослабление раз-

ложения CO_2 может быть уже следствием такого перемещения. Когда пластиды ориентируются узким своим сечением к источнику света, то понятно, что общее количество получаемых ими лучей будет значительно уменьшено и в результате произойдет и понижение энергии разложения CO_2 .

Так как в данном случае дело идет об активных перемещениях пластид, то наличие активной же регуляции становится очевидной.

Но, помимо перемещения пластид, живая клетка способна тормозить энергию разложения CO_2 без сомнения и другими способами. Опыт показывает, что падение энергии разложения CO_2 при очень ярком свете наступает весьма быстро, раньше, чем пластиды могли бы занять соответствующее положение в клетке. По данным *Пантелли* ослабление энергии разложения CO_2 наступает тем скорее, чем ярче свет.

Здесь вполне приложимы представления об оцепенении пластид и их утомляемости. Но возможно также, что клетка обладает особыми регуляторами, задерживающими реакцию разложения CO_2 при усилении света. Во всяком случае, падение энергии фотосинтеза наблюдается задолго до видимого разрушения хлорофилла или видимого повреждения пластид лучами света. Таким образом, и по отношению к напряженности света существует физиологический оптимум, подобный температурному.

Помимо количества или напряженности света, большое влияние на разложение CO_2 оказывает также и качество его, т. е. состав из лучей разной длины волны. Исследования показали, что из той группы лучей, которая вообще утилизируется в фотосинтезе, далеко не все имеют одинаковое значение. Если разложить поток белого света при помощи призмы или другим способом на лучи его составляющие и отличающиеся друг от друга длиной волны, то максимальный эффект в разложении CO_2 придется на лучи красные, имеющие длину волны от 0,700 μ до 0,640 μ , затем по мере уменьшения длины волны уменьшается и эффект их действия, достигая минимума в лучах зеленых приблизительно между 0,550 μ и 0,500 μ . При переходе к синим и фиолетовым лучам эффект действия снова повышается, достигая второго максимума приблизительно в лучах 0,480 μ , а затем опять постепенно падает до нуля в области ультрафиолетовых лучей.

Чем же объяснить такое различие между лучами различного цвета? Прежде всего, оно может заключаться в неодинаковом поглощении лучей разной длины волны пластидами. По общему физическому закону только та часть лучистой энергии может превратиться в другие виды энергии и совершить известную работу, которая поглощается телом. Лучи, отражаемые и пропускаемые телом, в работе не участвуют и как бы не существуют. Мы знаем, что бесцветные пластиды, а также и цветные, но не содержащие хлорофилла, не способны разлагать CO_2 . Отсюда мы в праве заключить, что в фотосинтезе могут принимать участие именно те лучи, которые поглощаются зелеными, содержащими хлорофилл пластидами.

Между тем, мы знаем, что хлорофилл обнаруживает ясное избирательное поглощение; он особенно сильно задерживает красные лучи, с одной стороны, и синие и фиолетовые, с другой, пропуская зеленые лучи.

Таким образом, слабую деятельность зеленых лучей в фотосинтезе мы можем легко объяснить слабым поглощением этих лучей хлоропластами. Действительно, *Энгельманну*, при помощи своей оригинальной бактериальной методы, удалось доказать, что энергия разложения CO_2 в лучах разной длины волны в общем совпадает с поглощением их хлоропластами (рис. 70).

Но еще ранее *Энгельманна* *Тимирязев* рядом опытов доказал, что максимальное действие красных лучей обусловливается сильным поглощением этих лучей хлорофиллом и что вообще эффект действия цветных лучей в разложении CO_2 зависит от степени поглощения их хлорофиллом: наибольшая энергия разложения CO_2 должна обнаруживаться для тех лучей, которые сильнее всего поглощаются, наименьшая — для лучей наименее поглощаемых. С физико-химической точки зрения такой вывод вполне правилен. Для того, чтобы совершить некоторую определенную работу, необходимо затратить определенное же количество энергии; совершенно безразлично, какие именно лучи, красные или синие дадут необходимое количество энергии, необходимо только чтобы они поглощались.

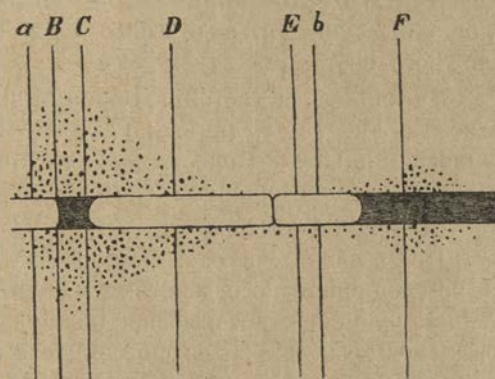


Рис. 70. Движение бактерий около полос поглощения хлорофилла в цветном свете полученном разложением белого и отброшенном на зеленую клетку. В зеленом свете около *E b* бактерии неподвижны.

Если бы вместо хлорофилла был другой поглотитель света, например, пигмент особенно сильно задерживающий зеленые лучи, то максимальное действие наблюдалось бы именно при освещении этими лучами, а не красными, как это имеет место на самом деле.

На основании всех имеющихся в настоящее время фактических данных мы можем высказать общий вывод таким образом: энергия разложения CO_2 зелеными пластидами при освещении их лучами разной длины волны прямо пропорциональна поглощению этих лучей зелеными пигментами, заключенными в пластидах.

Вывод этот будет правилен, однако, при условии, что в пучке падающего на пластиду света все цветные лучи имеют одинаковую напряженность. Если же напряженность цветных лучей в падающем свете будет неодинакова, то разложение CO_2 будет пропорционально не степени поглощения, а количеству энергии в лучах поглощенных. Так, например, при

освещении солнечным светом энергия разложения CO_2 в лучах синих и фиолетовых слабее, чем в красных не потому, что эти лучи слабее поглощаются хлорофиллом, а потому, что их напряженность слабее напряженности красных лучей.

Если же вместо солнечного света взять другой источник более богатый синими и фиолетовыми лучами, то максимальное действие может перейти к этим лучам.

Отсюда ясно, что при сравнении специфического действия цветных лучей необходимо принимать во внимание, с одной стороны, степень поглощения лучей, а, с другой, — их напряженность в пучке падающего сложного света.

Имеющиеся в настоящее время данные позволяют сделать вывод, что качество луча, т. е. длина волны его не играет никакой роли в процессе разложения CO_2 ; скорость разложения обуславливается исключительно количеством поглощенной световой энергии, независимо от того, каким лучам она принадлежит.

Этот вывод, однако, нельзя считать окончательным, так как исследование специфического действия цветных лучей встречает большие технические трудности, которые вполне будут преодолены, быть может, только тогда, когда весь процесс фотосинтеза удастся осуществить в более простой искусственной обстановке. Не лишена вероятия мысль, что на фотохимические процессы, совершающиеся в живой клетке, существенное влияние может оказывать качество луча, независимо от количества приносимой им энергии. С этой точки зрения интересны некоторые работы, появившиеся в последнее время.

Так, например, согласно данным недавно появившегося исследователя *Урипруга*, при продолжительных опытах крахмала образуется больше в синем свете, чем в красном. Не невозможно, поэтому, что максимальное действие свойственно красным лучам только при кратковременном действии их; при более продолжительном максимум фотосинтеза передвигается к синим лучам.

ГЛАВА XV.

Фотосинтез. Влияние внутренних условий на энергию фотосинтеза. Значение хлорофилла. Влияние количества хлорофилла в пластидах на энергию фотосинтеза. Влияние накопления продуктов фотосинтеза. Энергетика фотосинтеза. Ограничивающие факторы и закон минимума. Исторический очерк изучения фотосинтеза.

Парциальное давление CO_2 , температура и свет — вот три главные внешние фактора, которые принимают участие в процессе разложения CO_2 зеленым растением. Мы видели, что для всех этих факторов существует некоторый физиологический оптимум; клетка начинает тормозить скорость реакции задолго до того, как действие каждого из факторов вызовет какие-либо непоправимые физикохимические изменения в ней.

Посмотрим теперь, каковы внутренние условия или факторы, принимающие активное участие в фотосинтезе. Здесь, без сомнения, на первом плане нужно поставить хлорофилл. Мы уже не один раз говорили, что присутствие этого пигмента в пластидах абсолютно необходимо для разложения CO_2 .

Необходимость эта обуславливается очевидно оптическими свойствами хлорофилла, так как, действительно, между избирательным поглощением лучей разной длины волны этим пигментом и эффектом действия лучей обнаруживается прямая количественная связь. Но какова же ближайшая роль хлорофилла как химического агента?

Фотохимические реакции в их простейшем проявлении сводятся обычно к тому, что поглощающее свет вещество само претерпевает химическое изменение. Классическим примером в данном случае могут служить соли серебра, которые с таким успехом применяются в фотографии. Но до настоящего времени мы не располагаем никакими фактическими данными, которые подтверждали бы фотохимическое изменение хлорофилла во время разложения CO_2 .

Рассуждая теоретически, можно допустить также, что хлорофилл вступает в соединение с CO_2 и уже это сложное соединение претерпевает такое превращение, при котором происходит выделение свободного O_2 . Новейшие опыты *Вильштеттера* до известной степени подтверждают возможность такого соединения хлорофилла с CO_2 . Что же касается обыкновенных спиртовых вытяжек хлорофилла, то они чрезвычайно быстро обесцвечиваются при действии яркого света, так что вместо разложения CO_2 на самом деле происходит разложение хлорофилла, т. е. процесс как раз обратный тому, который имеет место в живой клетке.

Нужно заметить, что хлорофилл вообще легко окисляется кислородом воздуха; окисление это происходит и в темноте, но свет, особенно яркий, чрезвычайно ускоряет окисление. Ускоряют это окисление также и присутствующие в живой клетке оксидазы. Между тем, во время разложения CO_2 зелеными пластидами, повидимому, никакого окисления хлорофилла не происходит и весь кислород, отделяемый от CO_2 , энергично выделяется в свободном виде.

Новейшие исследования дают основание предполагать, что пластиды вырабатывают особый фермент, особую антиоксидазу, которая предохраняет зеленые пигменты от быстрого разрушения освобождающимся при фотосинтезе кислородом. Однако, роль хлорофилла, как химического агента в процессе разложения CO_2 , остается все же неизвестной.

Некоторые ученые предполагают, что разложение CO_2 производится стромой пластиды и что хлорофилл играет роль простого собирателя и передатчика лучистой энергии. Мнение это основано на физических опытах с так называемыми сенсibiliзаторами.

Как известно, серебряные соли, например, совершенно не поглощают красных лучей и этими лучами не разлагаются, на чем и основано применение красного фонаря в практике фотографии. Однако, если прибав-

вить к раствору серебряной соли такое красящее вещество, которое энергично поглощает красные лучи, то наблюдается разложение соли и в этих лучах. *Тимирязев*, например, примешивал к серебряным солям хлорофилл и в результате получил разложение этих солей в красном свете. Таким образом, если в строении пластиды есть вещество, которое присоединяет CO_2 , то фотохимическое разложение этого вещества может быть осуществлено при посредстве хлорофилла, как сенсibilизатора.

Несмотря на кажущуюся большую вероятность этой гипотезы, ей противоречит тот факт, что пластиды, содержащие только желтые пигменты, которые также могли бы играть роль сенсibilизаторов, на самом деле, не способны разлагать CO_2 . Не невозможно, что хлорофилл принимает более глубокое участие в процессе синтеза, именно как химический агент, но роль его в этом отношении остается по-прежнему загадочной. Так как количество поглощенного пластидой света при прочих разных условиях обуславливается количеством или точнее концентрацией хлорофилла, то понятно, что должна существовать определенная зависимость между количеством хлорофилла в пластидах и энергией разложения CO_2 .

Действительно, сделанные в этом направлении опыты показали, что энергия разложения CO_2 возрастает вместе с увеличением количества хлорофилла в пластидах, а затем, по достижении некоторого максимума, снова падает, когда количество пигмента продолжает увеличиваться (рис. 71). Падение в данном случае легко объясняется избытком поглощенного света, который тем скорее наступает, чем больше пигмента в пластидах и чем ярче освещение. Этот факт, таким образом, вполне согласуется с представлением, что хлорофилл служит в фотосинтетическом аппарате в качестве собирателя световой энергии.

Имеющиеся опытные данные показывают далее, что предельное количество хлорофилла, накапливаемое в пластидах разных пород растений при самых благоприятных условиях, различно и является одним из постоянных наследственных признаков. Это различие отчасти можно установить прямым наблюдением по густоте тона в окраске зеленых листьев. Существуют, однако, точные способы определения количества пигментов в живых пластидах. Произведенные таким образом измерения показали, что растение путем увеличения или уменьшения количества хлорофилла в пластидах может регулировать работу фотосинтетического аппарата в соответствии с яркостью освещения, в естественных условиях роста. Растения теневые, обитающие слабо освещенные места, имеют пластиды более богатые хлорофиллом по сравнению с растениями открытых солнечных мест.

В общем, количество хлорофилла у растений различных географических широт колеблется от 0,86 до 7,90 гр. на 1 килограмм свежего веса листьев. Среднее содержание хлорофилла равно 2,52 гр. на 1 клгр. свежего веса листьев или около 1% сухого вещества листьев.

Ниже мы еще возвратимся к этому вопросу, а теперь только заметим, что количество хлорофилла в пластидах может служить удобным регуля-

тором для приведения работы фотосинтетического аппарата в известное количественное соотношение с потребностями клетки.

Вторым внутренним фактором, непосредственно влияющим на энергию разложения CO_2 , нужно считать накопление продуктов ассимиляции.

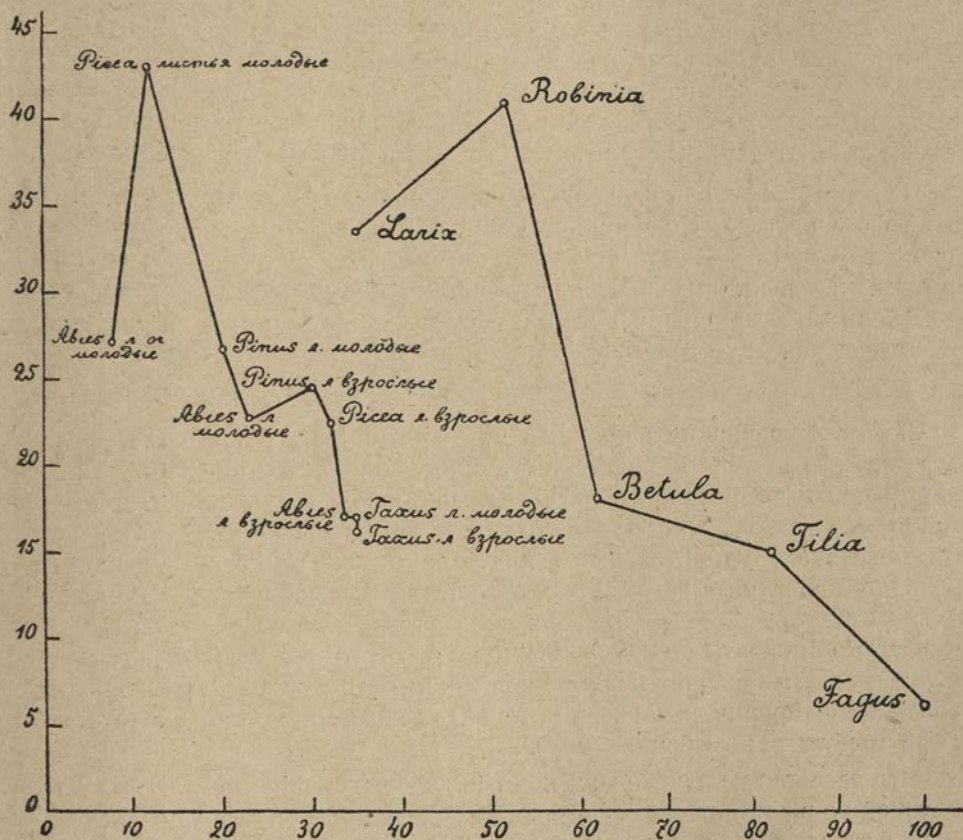


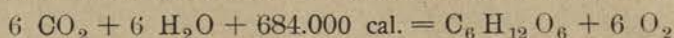
Рис. 71. Максимальная энергия разложения CO_2 , вычисленная на 100 единиц хлорофилла. На оси абсцисс указаны количества хлорофилла на 1 гр. свежих листьев; ординаты выражают энергию разложения CO_2 .

Исследования Юарта и Сапожникова показали, что накопление углеводов в ассимилирующих клетках задерживает процесс фотосинтеза. Истинная причина задержки в данном случае не вполне выяснена, но сам по себе факт можно считать твердо установленным. Он имеет большое значение с точки зрения регулирования клеткой скорости реакций фотосинтеза; последние будут, следовательно, замедляться уже под влиянием обильного накопления продуктов фотосинтеза, т. е. ранее, чем произойдут какие-либо непоправимые повреждения хлорофиллоносного аппарата.

Не подлежит сомнению, что существует еще целый ряд других условий или факторов, так или иначе влияющих на фотосинтетический про-

цесс, совершающийся в живой клетке. Будучи живым элементом клетки, пластида должна испытывать определенные воздействия со стороны протоплазмы, которые могут отражаться на ее синтетической работе. Опыт показывает, например, что энергия фотосинтеза у разных видов растений при одних и тех же условиях весьма различна. Различие это обуславливается не только различным содержанием хлорофилла, но, повидимому, и целым рядом других внутренних условий, которые пока для нас остаются неизвестными. Вообще вся обстановка, в которой совершается процесс созидания органического вещества внутри живой клетки, еще очень мало выяснена, и будущим исследованиям здесь открывается широкое поле.

Рассмотрим теперь соотношения в приходе и расходе энергии в процессе фотосинтеза. CO_2 является продуктом горения и реакция разложения CO_2 есть реакция эндотермическая. Между тем, продукты фотосинтеза, углеводы, выделяют значительные количества тепла при сгорании. Если мы возьмем в основание расчета теплоту сгорания глюкозы, то энергетическая схема фотосинтеза представится в следующем виде:



Из этого уравнения видно, что при образовании одной грамм-молекулы глюкозы растение фиксирует огромное количество энергии. Так как единственным источником энергии для фотосинтезирующего растения является световая энергия солнца, то зеленые пластиды представляют собой, действительно, удивительный для непосредственного улавливания солнечной энергии аппарат, аппарат еще не превзойденный ни одним из имеющихся в распоряжении человека. Самым замечательным достоинством этого аппарата является не столько то, что им улавливается самая неуловимая казалось бы форма энергии, но то, что она претворяется в неподвижную форму запасного материала, который можно расходовать в любой момент и в любом размере.

Что касается вопроса о том, каково, действительно, количество утилизируемой во время процесса фотосинтеза солнечной энергии по сравнению с количеством падающей и поглощенной, то на этот счет мы еще не имеем точных цифровых данных. Во всяком случае, полученные до настоящего времени цифры указывают, что общее количество света, употребленного на разложение CO_2 , составляет всего от 1 до 3% света падающего на лист в естественных условиях солнечного овещения. Таким образом, для энергичного синтеза органического вещества растение утилизирует лишь ничтожную долю падающей солнечной энергии и потому пластиду нельзя считать совершенным аппаратом для фиксации этой энергии.

Значительное количество света проходит через зеленые части растений не поглощаясь, вследствие чего процент утилизируемой энергии по отношению к поглощенной без сомнения значительно выше. Точное вычисление этого процента, однако, встречает большие препятствия, так как при опытах с живыми частями растений технически очень трудно определить, какое именно количество света поглощается пластидами и какое отражается ими и задерживается другими частями клетки.

Было бы ошибочно, во всяком случае, оценивать работоспособность фотосинтетического аппарата растения, не считаясь с теми запросами, которые предъявляет к нему само растение и со всем тем весьма сложным циклом внешних и внутренних условий, которые оказывают влияние на его работу. Между тем, до настоящего времени мы еще не располагаем детальными опытными данными, которые помогли бы нам оценить пластиду как простой фотохимический аппарат, и потому весь вопрос об энергетике фотосинтеза ждет еще своего классического исследования.

Если мы теперь представим себе процесс фотосинтеза в его целом, то на основании изложенных выше данных научного исследования ясно, что интенсивность работы в каждом отдельном случае будет определяться совокупностью всех приводящих факторов и условий. При этом, конечно, всегда может случиться, что один из факторов будет находиться в недостаточном количестве. Допустим, например, что при всех прочих благоприятных условиях температура среды не превышает 0°C . В этом случае, понятно, энергия разложения CO_2 будет очень слабой и абсолютная величина ее не будет превышать той, которая вообще возможна при этой температуре. Положим теперь, что в условиях нашего опыта мы можем повысить температуру среды; в таком случае, как мы знаем, энергия разложения CO_2 будет повышаться вместе с температурой. Повышение это, однако, зависит не только от температуры, но также от парциального давления CO_2 , от напряженности света и проч. Само собой разумеется, что повышение возможно только до предела, определяемого состоянием других факторов; если, например, количество CO_2 будет очень мало, то энергия разложения, дойдя до известного предела, возможного при данном количестве CO_2 , останется на этом уровне, несмотря на повышение температуры.

Если мы попытаемся изобразить для этого случая графически энергию разложения CO_2 в зависимости от температуры, то получим кривую, которая будет повышаться до указанного выше предела, определяемого содержанием CO_2 и затем перейдет в прямую, параллельную оси абсцисс. Кривую такой формы, как мы знаем, получил *Тимирязев* при исследовании влияния напряженности света на фотосинтез. Мы вправе поэтому заключить, что в опытах этого ученого вкралась ошибка: один из необходимых для разложения CO_2 факторов у него был представлен в недостаточном количестве.

Блэкмен, более подробно занимавшийся вопросом о количественном соотношении разных факторов, указывает, что если кривая энергии разложения CO_2 , повысившись до некоторой точки, затем переходит в прямую параллельную оси абсцисс, то это значит, что один из необходимых факторов представлен в недостаточном количестве.

Отсюда следует, что для получения наивысшей возможной для живой клетки фотосинтетической работы необходимо такое сочетание всех приводящих факторов, при котором ни в одном из них не должно ощущаться недостатка. Если хотя бы один из факторов будет представлен в недостаточном количестве, то энергия разложения CO_2 будет как раз

равна той, которая возможна при данном количестве недостающего фактора. Это так называемый закон минимума, открытый впервые *Либихом*; его можно формулировать таким образом: при всех прочих равных условиях физико-химический эффект любой физиологической функции определяется тем из привходящих внешних факторов, который представлен в минимуме.

С законом минимума мы потом будем не раз встречаться в дальнейшем изложении, так как он имеет всеобщее значение.

Этим законом определяется зависимость организма от внешних условий. Но в действительности, как мы знаем, существуют еще внутренние факторы, обуславливающие скорость физико-химических процессов в живой клетке. Энергия разложения CO_2 может, например, быть очень слабой только оттого, что пластиды заключают очень мало хлорофилла; она может быть слабой также оттого, что клетка начинает тормозить скорость реакции при повышении температуры выше оптимальной и т. д.

Таким образом ограничивающим элементом может быть не только недостаточное, но также и избыточное количество внешнего необходимого фактора, вызывающее внутреннее тормажение работы со стороны живой клетки. Отсюда понятно, что максимальная работа может быть достигнута только при таком количественном сочетании привходящих внешних и внутренних факторов, при котором достигается физиологический оптимум. Возможная для живой клетки максимальная работа будет затем уменьшаться при всяком количественном изменении привходящих факторов в сторону их увеличения или в сторону уменьшения. Очень интересно с биологической точки зрения, что два основных внешних фактора, а именно свет и тепло, могут как бы заменять в известных пределах друг друга. Так, например, повышение энергии разложения CO_2 может быть достигнуто, при прочих равных условиях, либо повышением температуры, либо усилением света.

Это обстоятельство имеет чрезвычайно важное биологическое значение при сожительстве растений друг с другом, так как в теплых тропических местностях позволяет довольствоваться затененным растениям очень слабым светом. С другой стороны, в районах холодных при достаточном количестве света растения все же могут накапливать достаточное количество органического вещества, несмотря на пониженную температуру.

В последнее время некоторыми учеными высказывается мысль, что процесс фотосинтеза включает в себе, помимо реакций фотохимического характера, также реакции энзиматические. В таком случае весьма вероятно, что химизм фотосинтеза у разных видов растений, носит известные отличия, которыми быть может и обуславливается специфическая энергия разложения CO_2 у разных видов.

В пользу такого представления говорит, прежде всего, большая зависимость энергии фотосинтеза от температуры. По данным

Блэкмена и Маттеи температурный коэффициент разложения CO_2 колеблется между 2 и 3, т. е. одинаков с коэффициентом типичных тепловых реакций. Этого не могло бы быть, если бы реакции фотосинтеза были чисто фотохимическими, температурный коэффициент которых не превосходит 1,2. Наши исследования, кроме того, показали, что у различных видов температурные коэффициенты реакций колеблются в весьма широких пределах, именно: от 1,7 до 2,9; это можно объяснить только специфическими отличиями процесса у разных видов, т. е. большим или меньшим преобладанием энзиматических реакций над фотохимическими.

Затем, как уже указано выше, между количеством хлорофилла и энергией фотосинтеза не существует прямого пропорционального соотношения, как это представляли себе раньше, предполагая, что разложение CO_2 есть чисто фотохимический процесс.

Из данных наших опытов выяснилось, что оптимальное содержание хлорофилла в пластидах достигается нередко уже у молодых листьев, не закончивших процесса зеленения. Поэтому, молодые листья работают энергичнее старых при перечислении на одно и то же количество хлорофилла, как показывают нижеследующие цифры:

	Количество разлож. CO_2 на 100 ед. хлорофилла
<i>Abies nobilis</i> листья оч. молодые	27,3 кв. сант.
" средн. возраста	22,6 "
" двухлетние	17,1 "
<i>Picea excelsa</i> листья молодые	43,6 "
" двухлетние	22,4 "

Вильштеттер, получивший подобные же результаты в своих опытах с молодыми и старыми листьями, высказывает предположение, что молодые листья содержат больше деятельных энзимов и что при старении листа происходит излишнее накопление хлорофилла, что вряд ли правильно.

Если участие энзим представляется весьма вероятным уже в первой фазе фотосинтеза, когда происходит только постройка первичных ассимилятов, то оно вряд ли может оспариваться в дальнейших процессах, ведущих к накоплению органического вещества. Первая фаза в сущности определяет только работоспособность или функциональную энергию фотосинтетического аппарата. Некоторое представление о ней мы получаем, измеряя в кратковременных опытах количество разложенного CO_2 и выделенного O_2 . Представление это лучше отвечало бы действительности, если бы мы могли измерять также количество образующихся при этом первичных ассимилятов и если бы мы вообще знали их природу. По этим первичным продуктам мы могли бы и устанавливать границу между первой и последующими фазами фотосинтеза.

Эти последующие фазы сводятся к дальнейшему превращению и усвоению первичных ассимилятов, в котором могут принимать участие не только энзимы, но также и свет.

Некоторые попытки определить соотношение между энергией разложения CO_2 и накоплением сухого вещества не привели ни к каким определенным результатам за невозможностью практически установить границу между первой и последующими фазами фотосинтеза.

Уже отмеченный выше факт быстрого падения энергии разложения CO_2 во времени при всех благоприятных условиях ясно говорит за то, что растение не утилизирует до конца функциональную энергию листа. В природных условиях роста фактором, ограничивающим использование всей функциональной энергии листа, является малое содержание CO_2 в воздухе. Кроме того, как показывают сделанные нами опыты выращивания растений, продуктивность работы листа в смысле накопления сухого вещества понижается с избытком света. Полное дневное освещение оказывается для целого ряда растений слишком ярким и его нужно ослабить, чтобы получить максимальное накопление сухого вещества.

В нижеследующей табличке мы даем средние величины разложения CO_2 и накопления сухого вещества у гороха, моркови, редиски и фасоли, выращенных в особых ящиках, где дневной свет ослаблялся наложением на стекло тонкой парафинированной бумаги.

Дневной свет ослабленный	Сравнительная энергия разложения CO_2 в % %	Сравнительное накопление сухого вещества в % %
Белым оконным стеклом	100	72
1 слоем парафин. бумаги	88	100
2 слоями " "	72	87

Из этих цифр ясно видно, что оптимальная напряженность света для разложения CO_2 выше, чем для накопления сухого вещества.

Подобное же несоответствие между энергией разложения CO_2 , определяемой кратковременным опытом, и накоплением сухого вещества наблюдается и при действии монохроматического света, как показывают нижеследующие данные, полученные с теми же растениями:

	Сравнительная энергия разложения CO_2 в % %	Сравнительное накопление сухого вещества в % %
Свет красный	100	79
" оранжевый	70	46
" зеленый	4	4
" синий	70	100

Таким образом, в синем свете, при прочих равных условиях, накопление сухого вещества идет энергичнее, чем в красном, несмотря на то, что в разложении CO_2 наблюдается обратное соотношение (рис. 72).

Все эти данные указывают на то, что свет принимает участие не только в первой фазе разложения CO_2 , но также и в последующих фазах превращения первичных продуктов; фотосинтез в его целом, выражающийся в приросте сухого вещества, складывается из целого ряда фотохимических и ферментативных процессов, из которых каждый имеет свои определенные оптимальные условия, быть может близкие, но не вполне совпадающие друг с другом.

Что растение, действительно, не использует в полной мере функциональной энергии листа, в этом убеждают прямые опыты, сделанные нами с



Рис. 72. Развитие моркови при различных напряженностях белого света и в цветном свете; I — полный дневной свет, II — дневной свет ослабленный оконным стеклом, III — дн. св. ослабленный стеклом и одним слоем, IV — стеклом и двумя слоями парафинированной бумаги, V — в красном, VI — в синем свете.

редиской. Оказалось, что если искусственно уменьшать листовую площадь на 25% путем надрезывания пластинок у молодых листьев, то прирост сухого вещества не только не уменьшается, но даже увеличивается по сравнению с нормальными растениями. Поранение действует в данном случае возбуждающим образом и усиливает синтезирующую деятельность растения.

В общем, на основании имеющихся пока далеко не полных опытных данных, можно прийти к выводу, что в синтезе органического вещества растение далеко не использует всей работоспособности листа и что ограничивающим фактором в данном случае являются те вторичные процессы частью фотохимического, частью ферментативного характера, которые связаны с усвоением первичных ассимилятов.

Кроме того, в природных условиях ограничивающим фактором являются также и изменчивые условия освещения. Как показали наши

исследования, растение приспособляет лист не к самому яркому, а к некоторому среднему или даже слабому освещению своего местообитания: поэтому, в листьях обычно накапливается больше хлорофилла, чем это было бы нужно при сильном полуденном солнечном освещении. У растений теневых по той же причине накапливается особенно много хлорофилла.

Чтобы поддержать непрерывную работу синтеза, при резких колебаниях освещения, растение вынуждено строить более сильный фотосинтезирующий аппарат, чем это было бы нужно при равномерном освещении.

Из изложенного видно, что современные фактические сведения о процессе фотосинтеза весьма скудны, чтобы можно было дать полную картину этого сложного процесса. Правильную оценку синтетической работы растения можно будет сделать только тогда, когда выяснятся все этапы построения органического вещества в теле растения и когда явится возможность точно учитывать количество световой энергии, получаемой листом в естественных условиях роста.

Еще менее фактических сведений имеем мы об условиях фотосинтеза у водных растений. Здесь наряду с типичными зелеными формами мы встречаем растения с бурыми, желтыми, красными и синими пластидами. Правда, у всех этих растений имеется хлорофилл и окраска пластида обуславливается преобладанием других пигментов, из которых красный фикоэритрин и синий фикоцианин растворимы в воде.

Известно также, что бурые и красные водоросли растут на больших глубинах, чем зеленые. Поэтому, весьма вероятной представляется мысль, что накопление добавочных к хлорофиллу пигментов стоит в связи с условиями освещения в воде и именно с поглощением ею определенных лучей спектра. Однако, вопрос о том, принимают ли участие в фотосинтезе добавочные пигменты или нет, до настоящего времени не может считаться вполне решенным. Имеющиеся положительные данные во всяком случае требуют критической проверки.

Ввиду огромной важности фотосинтеза для всего мира живых существ, скажем несколько слов об истории научного исследования его.

Впервые мы встречаем указания на возможность выделения растениями кислорода в конце XVIII в. у *Пристлея* (1772), который нашел, что воздух, испорченный дыханием животных, исправляется растениями.

Пристлею, однако, не всегда удавалось исправлять испорченный воздух помещением в него растений. Причину этих неудач отыскал несколько лет спустя *Инген-Гуз* (1779); он доказал, что исправление воздуха производится только зелеными частями растений и только на свету. Сущность же процесса и значение его для самого растения остались ему, однако, совершенно неизвестными. Только *Сенебье* (1772) до 1800) со свойственной ему ясностью и последовательностью доказал, что сущность процесса заключается в поглощении растением CO_2 и что это есть функция питания. Позже *Соссюр* (1804) определил путем анализа, что взамен разложенного объема CO_2 растение выделяет равный

ему объем O_2 и что в результате увеличивается вес растения. Наконец, *Буссенго* (1864) снова переисследовал весь вопрос и рядом точных опытов подтвердил добытые *Сенебье* и *Соссюром* результаты. Употребляя в качестве индикатора на выделяющийся кислород фосфор, *Буссенго* показал, что разложение CO_2 зелеными частями растения начинается тотчас после освещения и прекращается моментально вместе с прекращением освещения.

Со времени *Буссенго* исследование фотосинтеза в общем мало продвинулось вперед, по крайней мере, в области его химизма.

Внимание ученых сосредоточилось, главным образом, на влиянии внешних и внутренних факторов и в особенности на выяснении значения хлорофилла, как собирателя энергии. Вначале была высказана мысль, что максимум энергии разложения CO_2 находится в желтых лучах и только *Тимиразеву* (1875—1904) рядом работ удалось подтвердить высказанное *Ломмелем* (1872) предположение, что между избирательным поглощением света хлорофиллом и энергией разложения CO_2 в цветных лучах существует прямая зависимость. Начиная с этого момента, мы вступаем в новую эпоху изучения фотосинтеза, главные результаты которого изложены выше.

ГЛАВА XVI.

Условия образования и накопления хлорофилла в пластидах. Влияние температуры и света на зеленение. Влияние кислорода. Влияние углеводов. Возникновение фотосинтетического аппарата и фотосинтеза у растений. Пурпурные и зеленые бактерии.

Пигменты пластид можно рассматривать как продукты их жизнедеятельности, и условия накопления пигментов следовало бы изложить позже, в главе о внутреннем обмене веществ у растений. Ввиду того, однако, что хлорофилл является одним из важнейших орудий фотосинтеза, быть может, уместно будет рассмотреть условия накопления его в пластидах в очерке, посвященном фотосинтезу, тем более, что это имеет прямое отношение к вопросу о возникновении в растительном царстве фотосинтезирующего аппарата.

Если мы будем выращивать какое-либо типичное фотосинтезирующее растение, скажем, пшеницу в полной темноте, то получим проростки чисто желтого цвета. Наблюдение под микроскопом показывает, что у таких, обычно называемых этиолированными, проростков пластиды хорошо развиты, но они содержат только желтые пигменты. Если затем этиолированные проростки оставить на свету, то они позеленеют.

Отсюда естественно сделать вывод, что хлорофилл образуется в пластидах только на свету и что, следовательно, свет участвует в самом образовании зеленого пигмента. Такой вывод, действительно, был сделан и продолжает держаться в науке до сих пор.

Если, однако, вместо пшеницы мы будем выращивать в темноте из семян ель или сосну, то получим проростки зеленого цвета, правда, несколько более бледные, чем на свету, но во всяком случае не такие, которые можно было бы назвать этиолированными. Исследование показывает, что пластиды ели и сосны накапливают в темноте типичный хлорофилл.

Этот факт стоит в полном противоречии с приведенным выше общим выводом об участии света в образовании хлорофилла.

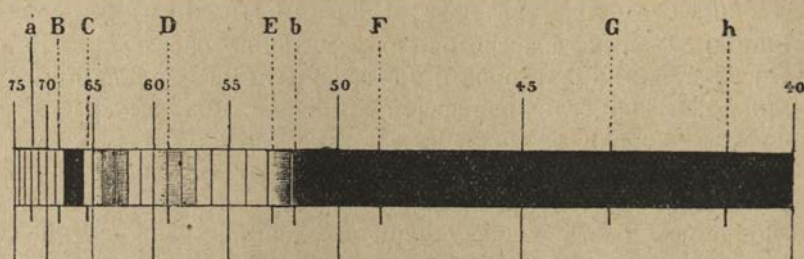


Рис. 73. Спектр поглощения хлорофиллогена тыквы.

Мы должны, следовательно, различать две группы растений: одну, у которой хлорофилл образуется в темноте и другую — у которой образование этого пигмента требует участия света.

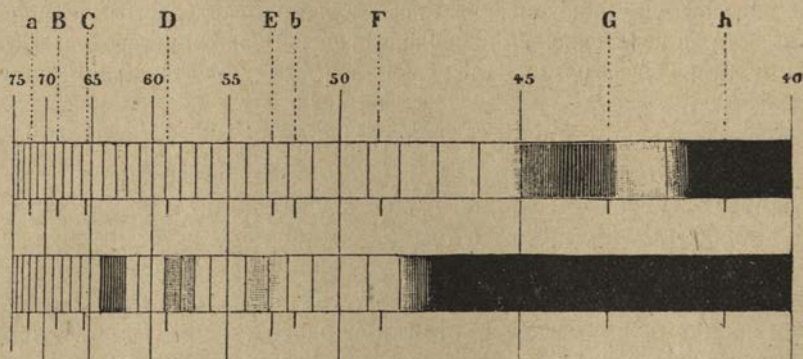


Рис. 74. Спектр поглощения протохлорофилла Люффы; протохлорофилл получается из хлорофиллогена при действии спирта на живую ткань.

Как показали новейшие исследования к первой группе относятся низшие зеленые организмы до хвойных включительно; ко второй — высшие зеленые растения. Таким образом, мы можем сказать, что для образования хлорофилла у низших растений свет не был нужен; участие его понадобилось лишь позже, у высших растений.

Более внимательное изучение этиолированных проростков высших растений, предпринятое *Монтеверде*, показало далее, что на самом деле в пластидах и у этих растений присутствует зеленый пигмент, чрезвы-

чайно близкий к хлорофиллу. Пигмент этот, названный хлорофиллогеном, накапливается в пластидах лишь в очень небольшом количестве, вследствие чего присутствие его скрывается желтыми пигментами, преобладающими количественно и придающими пластидам желтый цвет (рис. 73 и 74).

Хлорофиллоген по спектру поглощения несколько отличается от типичного хлорофилла и при действии света быстро переходит в хлорофилл. Принимая во внимание, что хлорофиллоген чрезвычайно близок к хлорофиллу, мы вправе заключить, что для образования в пластидах зеленых пигментов типа хлорофилла света не нужно; но он нужен для накопления этих пигментов в достаточном количестве, каковой процесс называется зелением. Значение света в этом последнем процессе мы можем представить себе таким образом, что зеленые пигменты образуются на счет некоторого материала в виде пока неизвестного бесцветного вещества (лейкофилла). При прорастании семян в темноте вещество это расходуется и в зависимости от его запаса получается в проростках то большее (напр., у хвойных), то меньшее количество зеленых пигментов (напр., у высших растений). Дальнейшее возобновление запаса бесцветного вещества уже требует участия света. Отсюда и зависимость зеления от света.

Опыт показывает, что зеление представляет собой типичную физиологическую функцию и обнаруживает весьма характерную зависимость от температуры и света. При слишком низкой и слишком высокой температуре на свету получаются желтые растения, похожие на этиолированные. Наиболее энергично накопление хлорофилла происходит при некоторой оптимальной температуре, как показывают нижеследующие данные, полученные *Визнером* в опыте с этиолированными проростками ячменя:

Температура	Появление зеленого оттенка у проростков
4° С	нет
10° С	через 3 ¹ / ₂ часа
20° С	" 1 ч. 40 мин.
30° С	" 1 ч. 35 мин.
35° С	" 1 ч. 30 мин.
38° С	" 4 ч. —
40° С	нет

Совершенно такая же зависимость наблюдается между накоплением хлорофилла и напряженностью света. Существует некоторая оптимальная напряженность, при которой скорость зеления достигает максимума, как и количество накопленного пигмента, а затем процесс зеления ослабевает как в сторону уменьшения, так и в сторону усиления света. Если

этиолированные и позеленевшие на рассеянном дневном свете проростки выставить на яркий солнечный свет, то не только задерживается дальнейшее накопление хлорофилла, но может произойти разрушение ранее накопленного запаса его. Сильный и постоянный электрический свет настолько задерживает накопление хлорофилла, что получается особый вид сходных с этиолированными растений.

Что касается действия цветных лучей, то здесь обнаруживается весьма интересная зависимость: наиболее медленно происходит зеленение в лучах зеленых, пропускаемых хлорофиллом; оно значительно ускоряется при освещении красными и синефиолетовыми лучами.

Весьма важным фактором является также кислород, присутствие которого безусловно необходимо для нормального хода зеленения. Необходимость кислорода указывает, что реакция образования хлорофилла принадлежит к окислительным.

Процесс зеленения зависит также от целого ряда внутренних условий или факторов. Особенно резко сказывается зависимость образования зеленых пигментов от присутствия в клетке железа. Если выращивать, например, кукурузу на искусственной питательной смеси, лишенной железа, то растение не образует пигментов в пластидах и вырастает как говорят хлорозным, т. е. слабо окрашенным или даже бесцветным.

Если на хлорозный лист капнуть раствора железного купороса, то на месте капли ткань позеленеет, так как клетки впитают соль железа внутрь.

Палладин показал также, что зеленение зависит от присутствия в клетке углеводов; выращенные в темноте проростки люпинов при выставлении на свет не зеленеют, если их положить на воду; напротив, зеленение наступает, если их положить на раствор сахара. Исследование показывает, что этиолированные проростки люпинов не содержат в себе растворимых углеводов и в этом отношении резко отличаются от этиолированных проростков пшеницы. По этой причине зеленение проростков люпинов требует искусственного кормления их сахаром; проростки же пшеницы, как содержащие сахар, не нуждаются в искусственном кормлении.

Слабое позеленение, известное под именем хлорозного заболевания или просто хлорозиса, вообще может быть вызвано целым рядом внутренних причин, препятствующих нормальному питанию протоплазмы и пластид.

Подводя итоги экспериментальным данным, касающимся фотосинтеза, этой важнейшей физиологической функции питания, нельзя не подчеркнуть еще раз, что в ней особенно ясно сказывается способность клетки регулировать происходящие физикохимические превращения веществ, локализовать их в определенных, обособленных частях и направлять весь ход химических процессов сообразно с наличными потребностями.

Поэтому, фотосинтетический аппарат клетки мы вправе считать не простым физикохимическим механизмом, но физиологическим органом.

Каким же образом мог возникнуть этот орган в растительном царстве?

Выше уже было указано, что построение фотосинтезирующего аппарата из органических веществ дает основание заключить о его вторичном происхождении. Не говоря уже о пластидах, даже для образования и накопления хлорофилла организм должен был обладать способностью синтезировать органическое вещество из минеральных на счет какого-то другого вида энергии.

Чтобы начать фотосинтетическую работу, необходимо было накопить некоторое количество органического вещества без приложения лучистой энергии, и открытие хемосинтезирующих бактерий нам дает ключ к пониманию, каким образом организмы простейшего строения могли жить и развиваться на счет энергии химической.

Те разнообразные реакции окисления, которыми пользуются хемосинтезирующие организмы, в сущности идут сами по себе и в неорганической природе. Поглощая кислород и окисляющиеся вещества, организм только использует освобождающуюся при окислении энергию для новой работы; ему нет необходимости в этом случае строить особый аппарат для улавливания энергии.

Отсюда естественно вытекает представление, что древнейшими живыми обитателями земли должны были быть такие простейшие формы, которые близки к современным хемосинтезирующим бактериям. Не следует думать, что хемосинтез органического вещества мог возникнуть внезапно; существующие хемосинтезирующие бактерии очень разнообразны и очень сложно построены и их возникновению предшествовал, вероятно, очень продолжительный цикл эволюции разных хемосинтезирующих форм.

Перенесемся теперь мысленно в те отдаленные времена жизни нашей планеты, когда живые существа были представлены только хемосинтезирующими протистами. Размножение и развитие этих протистов вело к накоплению органического вещества, которое частью входило в состав тела живых организмов, частью в состав организмов умерших, т. е. мертвого запаса. Естественно, что дальнейшие поколения хемосинтезирующих организмов могли воспользоваться готовым хотя бы и мертвым органическим веществом, как продуктом питания, и в то же время сохранить свою способность к хемосинтезу. Действительно, из современных хемосинтезирующих организмов только нитрифицирующие бактерии неспособны питаться на счет органических веществ, вырабатываемых другими организмами. Бактерии эти как бы олицетворяют тех протистов, которые впервые появились на земле и которые не имели в своем распоряжении другой пищи, кроме минеральной. Все остальные современные хемосинтезирующие организмы уже обладают способностью утилизировать готовые органические вещества. Поэтому, их можно отнести к группе факультативных хемосинтетиков, т. е. таких организмов, которые пользуются хемосинтезом лишь при недостатке органической пищи или в дополнение к органическому питанию.

Утилизация световой энергии могла возникнуть также в качестве дополнительной функции к основному хемосинтетическому или сапро-

фитному питанию, и некоторые из современных форм бактерий дают известные намеки к подобному умозаключению.

Таковы пурпурные и зеленые бактерии. Еще *Энгельманн* нашел при помощи своей бактериальной методы, что пурпурные бактерии разлагают углекислый газ при помощи света. Организмы эти, действительно, заключают в протоплазме несколько пигментов, из которых преобладающим является розовый, называемый бактериопурпурином; кроме того, несомненно, что для своего нормального развития они нуждаются в свете. Позднейшие исследования *Моллиша* показали, что пурпурные бактерии не выделяют кислорода. Таким образом, вопрос о фотосинтезе у этих бактерий остается до настоящего времени нерешенным. Не решен он также и для зеленых бактерий. Замечательно, однако, что целый ряд этих организмов, как *Chlorobium limicola Nads.*, открытый *Надсоном*, затем *Chlorochromatium aggregatum Lauterb.* и *Pelodictyon clathratiforme Lauterb.*, содержит зеленый пигмент чрезвычайно близкий к хлорофиллу. Близость в данном случае настолько велика, что пигмент зеленых бактерий можно считать такою же формой хлорофилла, как хлорофиллы *a* и *b*.

Надсон, исследуя *Chlorobium*, пришел к выводу, что организм этот неспособен выделять O_2 на свету; поэтому он назвал присутствующий в этом организме зеленый пигмент «недействительным хлорофиллом». Нужно заметить, однако, что вообще питание зеленых бактерий еще не настолько хорошо изучено, чтобы можно было отдать себе ясный отчет относительно утилизации им CO_2 . Отдельные показания некоторых ученых о том, что зеленые бактерии выделяют на свету кислород, говорят в пользу предположения, что организмы эти принадлежат быть может к факультативным фотосинтетикам, т. е., что они пользуются фотосинтезом лишь в случае отсутствия в среде подходящих органических соединений.

Нужно заметить также, что об отсутствии фотосинтеза у пурпурных и зеленых бактерий ученые судили по отсутствию выделения свободного кислорода. Вряд ли, однако, этот критерий можно признать безошибочным. Дело в том, что выделяющийся кислород может потребляться организмом; кроме того, не обязательно, чтобы фотосинтез происходил по той же схеме, как он происходит у высших растений.

Правда, по данным *Лебедева* хемосинтез у водородобактерий осуществляется по схеме фотосинтеза, т. е. с выделением объема кислорода, равного объему разложенного CO_2 . Поэтому, казалось бы, что растению проще перейти к фотосинтезу, сохранив тот же тип реакций, которые имеют место при хемосинтезе, и выработать лишь аппарат для поглощения лучистой энергии.

Но так как весь вопрос о питании пурпурных и зеленых бактерий еще не вполне выяснен, то мы и не можем высказать определенного мнения, способны ли они разлагать CO_2 при помощи лучистой энергии и по какой схеме происходит это разложение.

Не подлежит сомнению лишь тот факт, что у этих бактерий мы встречаем пигменты весьма близкие к хлорофиллу, по крайней мере, по своим

оптическим свойствам. Кроме того, несомненно также, что эти простейшие организмы утилизируют свет, улавливая его при помощи своего пигментного аппарата.

Так как пурпурные и зеленые бактерии обычно питаются готовыми органическими веществами, то весьма вероятно, что они утилизируют свет, главным образом, для переработки этих веществ. Фотосинтез же, если он вообще им присущ, повидимому, играет второстепенную роль. У пурпурных и зеленых бактерий пигменты не концентрируются в каких-либо органидах, а пропитывают всю плазму клетки. У синезеленых водорослей, накапливающих настоящий хлорофилл и обнаруживающих типичный фотосинтез, пигменты пропитывают не всю плазму клетки, а лишь некоторые определенные участки ее.

Таким образом, по строению своего пигментного аппарата эти водоросли близко стоят к зеленым бактериям и обнаруживают следующую ступень его развития. Весьма характерно при этом то обстоятельство, что по своему образу жизни многие из синезеленых водорослей можно отнести к факультативным фотосинтетикам, предпочитающим питание органическими веществами.

Следующую ступень развития фотосинтетического аппарата мы находим у зеленых водорослей, обладающих настоящими пластидами. Однако, и здесь мы встречаем формы с не вполне дифференцированными пластидами; таковы, например, водоросли относимые в роду *Hydrodictyon*. Некоторые низшие зеленые водоросли также, повидимому, предпочитают питание готовыми органическими веществами. Все эти факты, взятые вместе, дают основание предполагать, что фотосинтез развился на почве питания готовыми органическими веществами в качестве побочной функции. В таком случае понятно, что образование и накопление хлорофилла у низших зеленых растений не требует света и вообще совершается независимо от фотосинтеза. Только у высших потребность в свете так велика, что в отсутствии его задерживается зеленение.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные слишком скудны, чтобы можно было восстановить полную картину возникновения и развития фотосинтезирующего аппарата; вряд ли, однако, можно сомневаться, что развитие это прошло через целый ряд последовательных этапов, которым предшествовали более простые формы синтеза органического вещества при помощи химической энергии.

Литература.

1. О хемосинтезе.

Boullanger et Massol. (Annales de l'Institut Pasteur XVII; 1903 & XVIII; 1904.)

Coleman. (Centralblatt für Bakteriologie, II Abth.; XX; 1908.)

Kaserer. (Centralblatt für Bakteriologie, II Abth.; XVI, 1906.)

- Lebedeff, A. Ueber die Assimilation des Kohlenstoffes bei wasserstoffoxydierenden Bakterien. (Biochemische Zeitschrift; VII; 1907. — Berichte d. deutsch. botan. Ges. XXVII. 1909.)
 — Исследование хемосинтеза у Bacillus Hydrogenes. Одесса. 1909.
 Lieske. (Jahrbücher für wiss. Botanik; XLIX u. L. 1911.)
 Molisch, H. Die Eisenbakterien. Jena. 1910.
 Надсон, Г. Микроорганизмы как геологические деятели. СПб. 1903
 Niklewski, B. Ueber die Wasserstoffoxydation durch Microorganismen. (Jahrbüch. für wiss. Botan. XXVIII; 1910.)
 Омельянский, В. Основы микробиологии. 3-е изд. Петроград. 1917.
 Winogradsky. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzen. I. Schwefelbakterien. Leipzig. 1888.
 — Recherches sur les organismes de la nitrification. (Annales de l'Institut Pasteur, IV; 1890 & V; 1891.)
 — (Архив биол. наук; т. I. 1892.)

2. О фотосинтезе.

- Besquerel. La lumière, ses causes et ses effets. 1868.
 Blackman, F. F. Experimental Researches in Vegetable Assimilation, and Respiration. (Philosophical Transactions. 1894.)
 — Optima and limiting factors. (Annales of Botany; XIX, 1905.)
 Blackman, F. F. and Matthaei, G. L. G. Experimental researches in vegetable Assimilation and Respiration. (Proceedings of the Roy. Society of London. Ser. B. LXXVI; 1905.)
 Boussingault. Rapport existant entre le volume d'acide carbonique décomposé et celui de l'oxygène mis en liberté. (Agronomie, chimie agricole et physiologie; t. III; 1864.)
 — Sur les fonctions des feuilles. (Ann. Sc. nat. V. Sér. t. X; 1869.)
 Brooks, W. Ueber tägliche und stündliche Assimilation einiger Kulturpflanzen. Halle. 1892.
 Combes, R. Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement. Paris. 1910.
 Czapek, Fr. Biochemie der Pflanzen; I; 2 Aufl. Jena. 1913.
 Dehnecke, K. Ueber nicht assimilierende Chlorophyllkörner. Bonn. 1880.
 Engelmann, Th. W. Die Erscheinungsweise der Sauerstoffausscheidung chromophyllhaltiger Zellen im Lichte bei Anwendung der Bacterienmethode. (Pflügers Archiv; LVII; 1894.)
 Ewart, A. J. On Assimilatory Inhibition in Plants. (Journ. of the Linnean Soc. of London, Botany; XXXI; 1895 & 1896.)
 Godlewski, E. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft. (Arbeit d. Botan. Institut. in Würzburg; I; 1873.)
 Hausmann, W. Die photodynamische Wirkung des Chlorophylls und ihre Beziehung zur photosynthetischen Assimilation der Pflanzen. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik; XLVI; 1909.)
 Jörgense, J. and Stiles, W. Carbon Assimilation. (The New Phytologist. XVI; 1917.)
 Ingen-Housz. Essay upon vegetables. 1779. Немецкий перевод „Versuche mit Pflanzen.“ 1780.
 Jumelle, H. Recherches physiologiques sur les Lichens. (Rev. gén. botanique; IV; 1892.)

- Крашенинников, Ф. Н. Накопление солнечной энергии в растении
Москва. 1901.
- Kreusler, U. (Landwirtschaftliche Jahrbücher; XIV; 1885. XVI; 1887. XVII;
1883. XIX; 1890.)
- Лазарев, П. Выцветание красок и пигментов в видимом спектре. (Известия
Имп. Московск. Технич. Училища; т. VII; 1911—12 г. Приложение.)
- Lommel, E. Zur Frage über die Wirkung des farbigen Lichtes auf die Assi-
milations-thätigkeit der Pflanzen. (Pogg. Annal. d. Chemie; CXLV; 1872.)
- Любименко, В. И. Содержание хлорофилла в хлорофилльном зерне и энергия
фотосинтеза. (Труды СПб. Об-ва Ест. XLI. 1910.)
- Maquenne, L. et Demoussy, E. Nouvelles recherches sur les échanges gazeux
des plantes vertes avec l'atmosphère. Paris. 1913.
- Müller, A. Die Assimilationsgröße bei Zucker und Stärkeblättern. Jena. 1904.
- Надсон, Г. А. Образование крахмала в хлорофиллоносных клетках растений
из органических веществ. (Труды СПб. Об-ва Ест. XX; 1889.)
- Pantanelli, E. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen
von äußeren Bedingungen. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik; XXXIX; 1903.)
- Плотников, И. Кинетика фотохимических реакций. Москва. 1908.
— Photochemie. Halle. 1910.
- Пуринович. Исследования над фотосинтезом. (Записки Киевск. Общ-ва Ест.
Киев. 1913.)
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie; 2 Aufl. I; 1897.
- Рихтер, А. А. Цвет и ассимиляция. (Известия Имп. Акад. Наук. 1912 и 1914.)
- Sachs, J. Handbuch der Experimentalphysiologie. 1865.
— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig. 1887.
- Сапожников, В. В. Образование углеводов в листьях и передвижение их по
растению. Москва. 1890.
— Белки и углеводы зеленых листьев как продукты ассимиляции. Томск. 1894.
- Saussure, Th. Recherches chimiques sur la végétation. Paris. 1804.
- Senebier. Recherches sur l'influence de la lumière solaire pour métamorphoser
l'air fixe en air pur par la végétation. Genève. 1783.
— Expériences sur l'action de la lumière solaire dans la végétation. Genève. 1788.
— Physiologie végétale. Genève. 1800.
- Тимирязев, К. А. Об усвоении света растением. СПбург. 1875.
— The Cosmical Function of the Green Plant. (Proceed. of the Roy. Soc. of
London. LXXII; 1904.)
- Weber, K. Ueber spezifische Assimilationsenergie. (Arbeit d. botan. Instituts in
Würzburg; II; 1882.)
- Willstätter, R. und Stoll, A. Untersuchungen über die Assimilation der
Kohlensäure. Berlin. 1918. (См. также. Ber. deutsch. Chemisch. Ges. XLVIII.
1915. L. 1917.)

3. Образование хлорофилла и зеленение.

- Артари, А. К вопросу о влиянии среды на форму и развитие водорослей.
Москва. 1903.
— К физиологии и биологии хламидомонад. Москва. 1913.
- Charpentier, P. G. Recherches sur la physiologie d'une algue verte. Sceaux.
1903.
- Chodat, R. Monographies d'algues en culture pure. Berne. 1913.

- Гайдуков, Н. М. О влиянии окрашенного света на окраску оециллярий (Scripta Botanica; XXII; 1903.)
- Greilach, H. Spectroskopische Untersuchungen über die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. (Sitz. ber. d. Akademie in Wien. Abt. I; CXIII; 1904.)
- Ligo, J. Ueber die photochemische Chlorophyllbildung bei den Phanerogamen. (Annales Akad. Scient. Fennicae. Ser. A. I; 1908.)
- Любименко, В. Содержание хлорофилла в хлорофилльном зерне и энергия фотосинтеза. СПБ. 1910.
- О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. (Зап. Имп. Акад. Наук. VIII сер. XXXIII; СПБ. 1916.)
- Монтеверде, Н. А. и Любименко, В. Н. Исследования над образованием хлорофилла у растений. (Изв. Имп. Акад. Наук. 1911; 1912; 1913.)
- Палладин, В. И. Физиологические исследования над этиолированными листьями. (Труды Харьковск. Общ-ва испыт. природы. XXVI. Berichte d. deutsch. botan. Ges.; 1891. 1902. Rev. gén. de botanique; IX; 1897.)
- Schmidt, A. Die Abhängigkeit der Chlorophyllbildung von der Wellenlänge des Lichtes. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. XII; 1914.)
- Сндорин, М. К вопросу об усвоении растением железа. (Вегетац. опыты и лабораторн. работы Московск. С.-хоз. Института. X. 1915.)
- Wiesner, J. Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien. 1877.

ОТДЕЛ V.

Зольные составные части и их усвоение живой клеткой.

ГЛАВА XVII.

Зола растений, ее количество и входящие в ее состав элементы. Избирательная способность живой клетки. Необходимые зольные элементы и методы их определения. Уравновешенные питательные растворы. Стимулирующее действие минеральных солей на развитие растений.

Выше, говоря о химическом составе растений, мы уже отметили, что анализ открывает в теле растения почти все из известных нам химических элементов, существующих на земле.

Путем хемо- и фотосинтеза растение строит органическое вещество. Из схематической формулы фотосинтеза мы знаем, однако, что таким способом происходит усвоение или ассимиляция только трех элементов, а именно: С, Н и О. Из полученных от фотосинтеза углеводов растение далее может строить новые вещества, которые можно назвать вообще производными углеводов, но от дальнейших превращений число элементов не может увеличиться. Между тем, важнейшие входящие в состав живой протоплазмы белковые вещества заключают в своей частице помимо С, Н и О, еще N, а также Р и S.

Чтобы уяснить себе питание растения, нам нужно, следовательно, определить откуда и каким образом растение черпает эти необходимые для построения белков элементы; необходимо уяснить также, в каких элементах вообще нуждается растение для своего нормального развития. Раньше, напр, уже была речь о том, что зеленение растения требует присутствия железа в клетке; быть может, и другие, находимые нами в золе растений элементы играют важную роль в физиологических функциях растения и потому абсолютно необходимы для нормального питания.

При сгорании веществ, входящих в состав растения улетают в виде газообразных продуктов С, Н, N, О; остальные элементы остаются в форме золы. Откуда и каким образом попадают элементы золы в клетку и в каких элементах она нуждается?

В 1800 г. на подобный вопрос, предложенный Берлинской Академией Наук, получивший от этой Академии премию *Шрадер* ответил просто, что «растения способны созидать содержащиеся в них зольные вещества путем своего жизненного процесса». Подобный ответ был премирован, несмотря на то, что за несколько лет назад уже был открыт *Лавуазье*

закон сохранения материи. Однако, лишь спустя 30 лет после появления в печати ответа Шрадера его начали критиковать, а в 1840 году появилось сочинение, где было дано правильное освещение этого вопроса.

Зная условия поступления веществ в живую клетку, мы можем уже определенно сказать, что все зольные элементы поступают в нее путем осмоса в виде растворов. Источником N может быть атмосферный свободный N, а также разные соединения N, находящиеся в почве и воде: что же касается остальных элементов, то живая клетка может черпать их только из естественных растворов в почве и в водных бассейнах.

Остановимся сначала на рассмотрении усвоения зольных элементов за исключением азота, о котором речь будет ниже.

Общее количество золы, если определять его по отношению к сухому весу растения, колеблется в весьма широких пределах, а именно: от 1% до 25%; есть случаи, когда оно доходит до 30% (например, в листьях свеклы) и даже до 50% (листья хрустальной травы, *Mesembryanthemum cristallinum*). Чаще всего оно колеблется между 3 и 10%.

Замечательно то обстоятельство, что разные растения, выращенные в одной и той же минеральной среде, содержат различные количества золы; так, по данным Вольфа, собранные на одном и том же месте сорные растения содержат следующие общие количества золы:

	Количество в % от сухого веса
Щавель (<i>Rumex Acetosella</i>)	8,14
Герань (<i>Geranium dissectum</i>)	9,98
Заячья капуста (<i>Sedum Telephium</i>)	11,96
Полевая незабудка (<i>Myosotis arvensis</i>)	17,85

Самыми обыкновенными, встречающимися в золе всех вообще растений, элементами являются металлоиды: P, S, Cl, Si и металлы: K, Na, Ca, Mg и Fe.

Часто встречаются в золе многих растений Al и Mn; в минимальных же количествах можно найти и много других элементов.

Количественное соотношение различных зольных элементов в золе разных растений можно видеть из следующей таблицы:

	Общее колич. золы	В 100 частях золы содержится								
		K ₂ O	Na ₂ O	CaO	MgO	Fe ₂ O ₃	P ₂ O ₅	SO ₃	SiO ₂	Cl
Листья табака	17,16	29,09	3,21	36,02	7,36	1,95	4,66	6,07	5,77	6,71
Клубни картофеля	3,79	60,06	2,96	2,64	4,93	1,10	16,86	6,52	2,04	3,46
Зерна миндаля	4,90	27,95	0,23	8,81	17,66	0,55	43,63	0,37	—	—
Зерна пшеницы	2,14	30,51	1,74	2,82	11,96	0,61	48,94	1,32	1,46	0,47
Корень хрена	8,47	38,96	2,10	10,10	3,66	1,51	10,39	24,72	7,20	1,36

Цифры этой таблицы показывают, что количества отдельных элементов колеблются в весьма широких пределах у разных растений. Но даже и у одного и того же растения количество одного и того же элемента не остается постоянным. Обычно оно увеличивается вместе с увеличением содержания этого элемента в окружающей растении среде; так, по данным *Чапек*, свекловица и картофель содержат следующее количество хлора на морском берегу и в 50-ти верстах от берега моря:

	Количество хлора в 100 част. золы	
	На морск. берегу	В 50 верст. от берега
Корни свекловицы	15,29	12,30
Клубни картофеля	12,62	7,96

Как видно из приведенных цифр, на почве морского берега, богатой хлористыми солями, растения содержат больше хлора, чем вдали от моря.

Но если бы мы вздумали сделать на основании этих данных общее заключение, что количество накапливаемых растением зольных элементов стоит в простом пропорциональном отношении к их содержанию в окружающей среде, то такое заключение было бы неправильно. В этом отношении чрезвычайно поучительны данные *Вольфа* относительно содержания разных элементов в золе ряски (*Letna*), выросшей в водоеме, вода которого была также подвергнута подробному анализу.

	В 100 частях золы заключалось								
	K ₂ O	Na ₂ O	CaO	MgO	Fe ₂ O ₃	P ₂ O ₅	SO ₃	SiO ₂	Cl
Вода	5,15	7,60	45,56	16,00	0,94	3,42	10,79	4,23	7,99
Ряска	18,29	4,06	21,86	6,60	9,57	11,35	7,91	16,05	5,55

Присматриваясь ближе в этим цифрам, мы видим, что ряска накопила непропорционально большие количества K, Fe, P и Si. Подобное непропорциональное накопление можно объяснить только тем, что указанные элементы подвергались в клетках ряски соединению с такими веществами, которые выводили их из круга осмотического действия. Приведенные цифры вместе с тем показывают, что накопление остальных элементов также не было пропорциональным содержанию их в воде.

Из данного ему раствора минеральных веществ растение выбирало необходимые ему элементы и накапливало их соответственно своей потребности.

Вопрос о необходимости зольных элементов для нормального развития растения был решен в положительном смысле еще отцами современной физиологии растений *Сенебье* (*Physiologie végétale* 1800) и *Соссюром* (*Recherches sur la végétation* 1804) и подробно развит *Либихом* (*Die Chemie in der Anwendung auf Agrikultur* 1840; 7-ое издание 1862).

На положительном решении этого вопроса основано практикующееся в настоящее время в огромных размерах применение так называемых минеральных удобрений в сельском хозяйстве.

Чтобы решить вопрос, какие именно из зольных элементов абсолютно необходимы для правильного роста и развития растения, прибегают к выращиванию его на искусственных минеральных растворах разных солей. Различают два типа таких культур: культуры на искусственных почвах и культуры водные.

Искусственная почва готовится таким образом, что берут какое-либо нерастворимое вещество, например, прокаленный и обработанный крепкой соляной кислотой кварцевый песок. В такой песок помещают зародыш растения, например, семя и затем почву поливают заранее приготовленным искусственным раствором минеральных солей.

Метод водных культур отличается от только что описанного тем, что растение выращивают таким образом, чтобы корни его находились прямо в искусственно приготовленном растворе солей.

К высшим сухопутным растениям был впервые применен метод выращивания на искусственных почвах; по примеру *Сакса* и *Кнопса* (1860 г.), однако, с успехом стали применять для выращивания этих растений и водные культуры, и в настоящее время оба метода применяются с одинаковым успехом (рис. 75).

Приведем здесь искусственные растворы, которые применялись *Саксом* и *Кнопсом* для выращивания высших зеленых растений:

Смесь <i>Кнопса</i> на 1000 гр. H ₂ O	Смесь <i>Сакса</i> на 1000 гр. H ₂ O
0,25 гр. MgSO ₄	1,00 гр. KNO ₃
1,00 " Ca(NO ₃) ₂	0,50 " NaCl
0,25 " KH ₂ PO ₄	0,50 " CaSO ₄
0,12 " KCl	0,50 " MgSO ₄
	0,50 " Ca ₃ (PO ₄) ₂
Следы FeCl ₃	Следы FeCl ₃

Воды берут такое количество, чтобы крепость раствора не превышала 0,5%; обыкновенно употребляют растворы 0,2%.

Путем систематических опытов, поставленных с выращиванием растений на искусственных минеральных растворах в конце концов выяснилось, что для высших растений абсолютно необходимыми зольными элементами являются: К, Са, Mg, S, P и Fe.

Если исключить из питательной смеси хотя бы один из этих элементов, растение перестает нормально развиваться. При этом не имеет значения, будут ли взяты сернокислые или азотнокислые соли, важно только, чтобы в растворе присутствовали катионы K¹, Ca², Mg², Fe² или Fe³, и анионы SO⁴, H²PO⁴ и NO³ (рис. 76).

Для успеха культуры, однако, большое значение имеет реакция среды; для огромного большинства растений необходимо, чтобы реакция среды была слабокислая, некоторые растения, а именно водные, впрочем, повидимому, растут лучше в слабощелочной среде.

Нужно заметить, что если питательный раствор в сосуде, где выращивается растение, не меняется, то вследствие неравномерного поглощения различных ионов, реакция раствора из слабокислой может перейти в слабощелочную; чтобы восстановить кислую реакцию прибавляют от времени до времени по несколько капель фосфорной кислоты.



Рис. 75. Водная культура.



Рис. 76. Гречиха (*Fagopyrum esculentum*), выращенная в водной культуре; I — в питательном растворе, содержащем в себе соли калия, II — в таком же растворе, но без калийных солей. Уменьшено. (По Ноbbe).

Выше уже было указано, что большое значение имеет концентрация раствора; лучше взять более слабый, чем слишком крепкий раствор. Обычно берут от 0,1 до 0,5% растворы; в отдельных случаях концентрация зависит также от природы растения, так как одни породы лучше растут на слабых, а другие на более крепких растворах. Из высших растений очень хороший рост был получен у однолетников, особенно у гречихи. Культура низших растений труднее удается, так как необходимо при

приготовлении питательных растворов тщательно очищать их от посторонних примесей, хотя бы последние были представлены ничтожными количествами. Достаточно указать, например, на то, что при этих культурах приходится принимать в расчет даже растворение стекла в воде, если для культур взяты стеклянные сосуды.

Некоторые водоросли, грибы и бактерии довольствуются всего пятью зольными элементами вместо шести; именно они обходятся без Са.

Для успеха культуры чрезвычайно важно, чтобы все необходимые элементы были представлены в достаточном количестве; если хотя один будет представлен в количестве недостаточном, то развитие растения будет задержано. Собственно на опытах с зольными элементами и был выведен *Либихом* закон минимума, по которому развитие и рост растения прямо пропорционально количеству элемента, представленного в минимуме.

Что касается значения отдельных зольных элементов то, несмотря на обилие исследований, оно все же представляет много неясного.

Необходимость S и P вытекает из прямого участия их в построении белковой частицы.

Необходимость же калия оказывается уже трудно объяснимой. Все попытки заменить его для высших растений химически близкими к нему щелочными металлами, как Li, Na, Rb, Cs, оказались неудачными; возможно лишь, что К может лишь отчасти замещаться Na при недостатке его в растворе. Подобная частичная замена лучше удается у низших растений, именно у водорослей и бактерий. Последние могут совершенно обходиться без К, если им дать соли Rb или Cs. Синезеленые водоросли также могут питаться на счет Na, вместо К; Na вообще, повидимому, необходим для морских водорослей и диатомовых. Некоторые плесневые грибки также могут усваивать Rb и Cs, вместо К, хотя развитие остается неполным.

Принимая во внимание столь широкое значение К и трудность замены его близкими щелочными металлами, нужно думать, что элемент этот входит в состав протоплазмы или быть может даже белковых соединений.

Такое же предположение приходится делать и относительно Mg: для зеленых растений значение этого элемента определяется еще и участием его в построении частицы хлорофилла, о чем была речь раньше.

Что касается Са, то возможность исключения его из числа необходимых элементов для целого ряда разнообразных низших растений, а также и другие, косвенные данные заставляют думать, что он не принимает прямого участия в построении протоплазмы; но вместе с тем, роль его до сих пор остается совершенно загадочной. Попытки заменить его стронцием не дали пока определенных результатов.

Раньше, когда еще не был точно известен состав хлорофилла, необходимость Fe объяснялась участием его в построении частицы хлорофилла. Действительно, при выращивании зеленых растений в отсутствии железа

зеленения не происходит; получаются бледные хлоротические растения, и если на молодой хлорозный лист капнуть раствора железного купороса, то на месте капли наблюдается позеленение, вследствие впитывания тканью листа железной соли.

Опыт этот казался очень наглядным и говорил в пользу прямого участия Fe в построении хлорофилла. Но, как уже замечено выше, анализ показывает, что частица хлорофилла не содержит Fe. Кроме того, оказалось также, что Fe является необходимым элементом и для растений вовсе не образующих хлорофилла. Таким образом, более вероятна мысль, что Fe вместе с K и Mg входит в состав живой протоплазмы. Попытки заменить Fe марганцем не дали положительных результатов.

Принимая во внимание, что из довольно большого числа элементов золь абсолютно необходимыми являются лишь немногие, возникает вопрос, какое же значение имеют остальные. Вопрос этот тем более уместен, что многие ненужные элементы поглощаются растением в больших количествах и притом входят постоянно в состав золь самых разнообразных видов растений. Достаточно, например, указать, что обычно анализ открывает в золе растения большее количество Na, чем Fe, несмотря на принадлежность Na к группе безразличных элементов. Далее, некоторые растения накапливают в больших количествах Cl, другие Si; очень обыкновенен также Al; для морских водорослей характерен J, а для водных и болотных Mn.

До настоящего времени мы не можем, однако, дать определенного ответа на поставленный вопрос. Быть может, более подробные исследования покажут нам, что для отдельных видов растений или групп их необходимы также и другие элементы помимо указанных выше.

Но возможно также, что элементы не абсолютно необходимые играют роль стимуляторов в сложном процессе развития растения. Новейшие исследования показывают, что все минеральные соли, не исключая и питательных, могут быть вредными или ядовитыми при известных концентрациях. Высокая концентрация соли может оказывать вредное влияние уже чисто осмотически, вызывая плазмолиз. Но помимо этого чисто физического действия, вредоносность соли может определяться и ее химическим действием. Так наприм., для растений ядовиты соли тяжелых металлов уже в очень слабых концентрациях, которые очень далеки от концентраций, вызывающих неблагоприятное осмотическое влияние.

Чрезвычайно интересно, что химически ядовитыми оказываются даже и питательные соли K и Mg. Если взять не смесь питательных солей, а например, 0,5% раствор одного KCl то, как показал *Штур*, корни тимофеевки отмирают в таком растворе; отмирание наблюдается в растворах MgCl₂ уже при концентрации 0,15%, т. е. такой слабой, которая отнюдь не может вызвать неблагоприятного осмотического действия.

Новейшие исследования показали, что ядовитость отдельных солей уничтожается, если прибавить другие соли. По данным *Лёва* и *Бенке* ядовитость солей Mg, K и P уничтожается солями Ca. На эту

тему в последнее время сделано много изысканий и введено в физиологию питания понятие об уравновешенных питательных растворах, в которых ядовитость отдельных солей парализована примесью других солей.

Таким образом, не невозможно, что некоторые из солей безразличных элементов имеют значение для уничтожения ядовитости солей питательных и тем оказывают благоприятное действие на развитие растения. Но кроме того, некоторые опыты показывают, что ядовитые соли в очень слабых концентрациях стимулируют развитие растения. Так например, по данным *Роллена* $Zn SO_4$ при концентрации 0,003% явственно стимулирует развитие плесневых грибов.

Подобное же стимулирующее действие наблюдалось при минимальных $Ca SO_4$, $Ni SO_4$, $Li NO_3$, $Hg Cl_2$ и даже $Cu SO_4$, несмотря на то, что вообще медные соли очень ядовиты для растений.

Вообще на основании современных, пока еще неполных сведений, вещества входящие в состав зола растений, могут играть двойную роль: во-первых, они могут входить в состав живой протоплазмы и, следовательно, исполнять значение питательных веществ в прямом смысле этого слова; во-вторых, они могут принимать участие в химических превращениях, облегчая их течение, и тем стимулировать развитие растения. Очень вероятно, что соли многих не абсолютно необходимых элементов как раз и выполняют эту роль стимуляторов.

Литература.

- A g u l h n , H. Recherches sur la présence et le rôle du bore chez les végétaux. 1910.
E s c h e n h a g e n . Ueber den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen. Leipzig. 1889.
H e r b s t , C. Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe. Leipzig. 1901.
К о с с о в и ч , П. С. Роль растений в растворении питательных веществ почвы, находящихся в ней в нерастворенном состоянии. (Журн. опытно-агроном. Т. III. 1902.)
К л о р . Kreislauf des Stoffes. Leipzig. 1868.
M a y e r , Ad. Agrikulturchemie. 5 Aufl. Heidelberg. 1901.
M o l i s c h , H. Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. 1892.
O s t e r h e u t . The botanic. Gazette; XLII; 1906; XLIV; 1907; LIV; 1912; LX; 1915. Jahrbücher für wiss. Botanik; XLVI; 1908; LIV; 1914. The Journal of biologic. chemistry; XIX; 1914. Science. N. S. XLI; 1915).
П р я н и ш н и к о в , Д. Н. Учение об удобрении. 4-е изд. Москва. 1912.
P f e f f e r , W. Pflanzenphysiologie. 2 Aufl. Leipzig. 1897.
S a c h s , J. Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig. 1865.
S z ü c s , J. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. LII. 1913.)
Ш у л о в , И. Исследования в области питания высших растений. Москва. 1913.
Ч и р и к о в , Ф. В. Несколько данных по вопросу о растворяющей способности корней высших растений. (Из результат. вегетац. опытов; XI. 1918.)

Wiegmann, A. F. und Polstorff, L. Ueber die anorganischen Bestandteile der Pflanzen. Braunschweig. 1842.

Wolff, Aschenanalysen. 2 Bände. 1880.

Наиболее полная сводка чрезвычайно обширной литературы о зольных составных частях растения сделана у:

Szarek, Fr. Biochemie der Pflanzen. II Bd. Jena. 1905.

Ряд оригинальных статей и многочисленные литературные указания можно найти также в:

Журнал Опытной Агрономии. С 1899 г.

Из результатов вегетационных опытов и лабораторных работ. Отчеты Кафедры Частного Земледелия Московск. Сельскохоз. Института. С 1897 г. Под ред. Д. Н. Прянишникова.

ОТДЕЛ VI.

Усвоение азота.

ГЛАВА XVIII.

Усвоение азота высшими растениями. Источники связанного азота в почве. Организмы, связывающие газообразный азот атмосферы. Синтез белковых соединений у высших растений.

Азот принадлежит к числу абсолютно необходимых элементов для нормального развития растения, так как он входит в состав белковых соединений. В то время как источником зольных элементов являются исключительно растворы солей в почве и водоемах, источником азота может быть также газообразный азот атмосферы.

Для высших растений казалось наиболее удобным источником азота должна быть атмосфера, содержащая огромный запас этого элемента в газообразном состоянии. Опыт показывает, однако, что фотосинтезирующие зеленые растения, с такой легкостью перерабатывающие CO_2 атмосферы, совершенно неспособны утилизировать газообразный азот.

Классическими для разрешения этого вопроса являются опыты *Буссенго* с декоративным подсолнечником (*Helianthus agrophyllus*). Он выращивал из семян проростки в чистом песке, в песке с прибавкой золы и селитры и, наконец, в песке с примесью золы и поташа (K_2CO_3). В результате были получены следующие данные:

	Общая прибыль сухого веса за 86 дней	Прибыль С	Прибыль N
Песок	0,285 гр.	0,114	0,0023
Песок + зола + поташ	0,391 "	0,156	0,0027
Песок + зола + селитра	21,111 "	8,444	0,1666

Цифры эти с несомненностью показывают, что зеленое растение не утилизирует азота атмосферы, что оно вообще задерживается в развитии и накоплении сухого вещества, если ему не будет дан азот в связанной форме нитратов (рис. 77 и 78).

Спрашивается, необходимо ли, чтобы азот был дан растению именно в форме нитратов? Нужно заметить, что до опытов *Буссенго* в науке

была общепринята теория *Либиха*, по которой, главным источником азота для высших растений являются аммиачные соли. После исследований *Буссенго* ученые стали склоняться к мысли, что лучшим источником азота служат нитраты; новейшие исследования показывают, однако, что оба эти типа соединений одинаково пригодны, но аммиачные соли легче вызывают явления отравления и должны быть применяемы в более слабых концентрациях, особенно $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$, который вреден вследствие щелочности реакции своего раствора.

Помимо нитратов, источниками азота для высших растений могут служить, по видимому, также нитриты и гуминовые вещества.

Каковы же источники минерального азота в почве?

Каких-либо минералов, содержащих значительные количества связанного азота или нет вовсе, или они очень редки. Мы знаем, однако, что есть большие залежи натронной или чилийской селитры; но залежи, эти, как показывает исследование, вторичного происхождения, так как они являются отбросами деятельности организмов.

Для нас важно найти первичный источник связанного азота. Таким первичным и при том постоянным источником может быть, без сомнения, чисто химическое соединение азота атмосферы с Н и О в азотистую и азотную кислоты, которое происходит во время грозы. Атмосферные осадки, следовательно, постоянно приносят на землю некоторое количество связанного азота.

Количество это по расчетам ученых, однако, очень невелико по сравнению с потребностью произрастающих на земле высших растений.

Буссенго нашел, например, что в литре дождевой воды количество HNO_3 не превышает 0,006 гр., обыкновенно же оно = 0,001—0,003 гр. Принимая во внимание количество атмосферных осадков, выпадающих за год, количество связанного азота выразится величинами от 1 до 6 клгр. на десятину; между тем, по расчетам *Буссенго*, растения, покрывающие ту же площадь земли, берут из почвы до 50 клгр. азота.

Чтобы покрыть этот расход, растения, очевидно, должны иметь в почве готовые запасы связанного азота. Запасы эти, действительно, имеются, прежде всего, в виде остатков прежде существовавших растений. Азотистые вещества мертвых растений переходят частью в трудно растворимые гуминовые вещества, а частью в NH_3 , который фиксируется

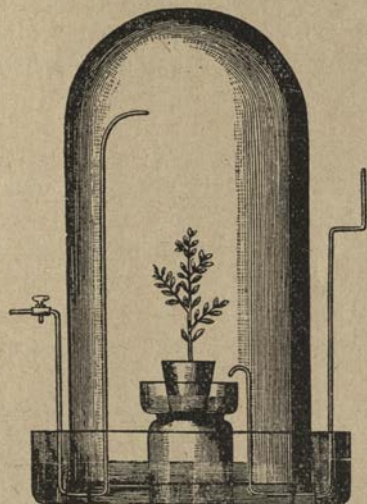


Рис. 77. Культура в почве, лишенной азотистых соединений по *Буссенго*. Растения выращивались под колпаками, погруженными в чашки с серной кислотой, чтобы предохранить внутреннюю атмосферу от проникновения аммиака.

почвой и описанными выше нитрофицирующими микробами переводится в азотистую и азотную кислоты. Часть NH_3 улетает в виде газа в атмосферу и снова возвращается в почву вместе с атмосферными осадками. По расчетам *А. Майера*, осадки приносят около 2 клгр. аммиачного азота на десятину.

Как бы то ни было, общая прибыль связанного азота, приносимого вместе с атмосферными осадками в почву, слишком мала по сравнению с расходом и потому, естественно, искать такого процесса, который дал бы возможность вообще накопить нужное для роста зеленых растений количество связанного азота в почве, а также покрыть невозвратимый расход вследствие возможного перехода связанного азота в свободный.



Рис. 78. Овес; *0* — без удобрения, *KP* — удобрен калием и фосфорной кислотой, *KPN* — удобрен калием, фосфорной кислотой и селитрой. Вследствие неспособности усваивать атмосферный азот, овес достиг полного развития только при внесении в почву селитры.

Исследование показало, что зеленые растения не выделяют свободного азота; следовательно, если вообще уже имеется в почве запас связанного азота в виде растительных остатков, что он не может уничтожиться через посредство зеленых растений. Нужно заметить, однако, что существуют процессы, которые ведут к невозвратимой потере связанного азота. Таковы, во-первых, явления горения органических азотистых веществ; во-вторых, явления денитрификации, вызываемые микро-организмами, восстанавливающими азот нитратов до свободного азота. Наконец, нельзя не указать также, что нитратный азот легко вымывается из поверхностных почвенных слоев грунтовыми водами в более глубокие слои и, таким образом, выходит из сферы действия корней высших растений.

Почва, вообще говоря, обладает способностью задерживать некоторые химические соединения в верхних слоях при фильтрации через нее растворов. Таким путем, например, задерживаются аммонийные соединения азота. Эта так называемая поглотительная способность почвы изменяется в весьма широких пределах по отношению к разным минеральным и органическим веществам. Как раз по отношению к нитратным солям азота она чрезвычайно слаба и потому нитраты весьма легко вымываются атмосферными осадками в глубокие недоступные для корней растений слои подпочвы.

Денитрификация и вымывание нитратов обуславливают постоянный расход связанного азота, каковому расходу может быть противопоставлен приход от химических процессов связывания азота, о которых упоминалось выше.

Запас связанного азота в почве, необходимый для произрастания высших растений, может сохраняться неприкосновенным лишь при условии, что расход будет покрываться приходом. Между тем, в действительности приход ограничивается наличием благоприятных условий для действия атмосферного электричества; расход же может осуществляться и вне этих условий, вследствие чего равновесие не могло бы поддерживаться, если бы совершенно отсутствовали другие источники прихода связанного азота.

Такие источники, действительно, были обнаружены, при чем оказалось, что прибыль связанного азота основана на деятельности микроорганизмов, как показал впервые *Бертелло* в 1892 году.

Более точные исследования принадлежат *Виноградскому*. Воспользовавшись своим опытом при культурах нитробактерий, этот ученый, для отыскания связывающего азот организма, применил метод активной культуры, сущность которого сводилась к созданию наиболее благоприятных условий для искомого организма.

Так как искомый организм должен обладать способностью связывать свободный азот, то понятно, что в приготовленную для него питательную смесь не нужно вводить азотистых соединений. Но раз не будет этих соединений, то тем самым исключаются все другие организмы, которые нуждаются в связанном азоте; следовательно, на питательной смеси без связанного азота должен развиваться только собиратель азота.

Основываясь на этих соображениях, *Виноградский* взял для питательной смеси глюкозу в качестве готового органического вещества и минеральные соли, за исключением азотистых.

Питательная жидкость была разлита тонким слоем в колбы, тонким для того, чтобы облегчить доступ атмосферного азота и затем к жидкости было прибавлено немного почвы. Через несколько дней в растворе были обнаружены бактерии, энергично разлагающие глюкозу на масляную кислоту, уксусную кислоту, CO_2 и H_2 ; энергия, получающаяся от такого разложения, идет на связывание свободного азота. *Виноградскому* удалось получить микроорганизм в чистой культуре и он назвал его

Clostridium Pasteurianum, в честь знаменитого французского ученого Пастера.

В чем состоит химизм связывания азота неизвестно, как неизвестны и первые продукты этого связывания; мы знаем лишь, что *Clostridium* способен ассимилировать газообразный азот и синтезировать азот-содержащее органическое вещество своего тела.

Clostridium Pasteurianum является далеко не единственным собирателем азота. Позднейшие исследования показали, что в почве и морской воде имеются и другие микробы, связывающие атмосферный азот. Бейеринк, например, обнаружил бесцветный организм, напоминающий синезеленую водоросль и названный *Azotobacter chroococcum*. Нужно заметить, что *Clostridium Виноградского* принадлежит к группе анаэробных организмов; он хорошо развивается лишь в отсутствии свободного O_2 ; поэтому, в почве он растет в сообществе с другими микробами, жадно поглощающими O_2 и создающими для него бескислородную среду.

Azotobacter, напротив, принадлежит к группе типичных аэробов и правильно развивается лишь при широком доступе O_2 ; кроме того, он связывает азот гораздо энергичнее *Clostridium*; так на 1 гр. потребленного сахара получается связанного азота:

у <i>Clostridium</i>	0,002 гр.
у <i>Azotobacter</i>	0,080 гр.

Azotobacter весьма распространен и встречается на всяких почвах и в море.

Есть основания думать, что вообще способностью связывать азот одарены многие бактерии.

Не останавливаясь на других интересных случаях связывания свободного азота, мы, однако, уже теперь можем сделать общий вывод, а именно, по отношению к усвоению азота растения распадаются на две группы:

- 1) организмы, усваивающие свободный газообразный азот, каковых меньшинство, и
- 2) организмы, питающиеся исключительно на счет азота, связанного частью чисто химическим путем, частью полученного через посредство организмов первой группы.

Нужно заметить, что по крайней мере до настоящего времени способность связывать свободный азот обнаружена только у микробов, питающихся на счет готовых органических веществ. Чистые хемосинтетики, как нитрифицирующие микробы, приурочены к связанному азоту. Таким образом, если принять, что хемосинтез был первичной формой синтеза органического вещества, то умножение живой материи могло быть ограничено небольшим запасом связанного азота, который получался чисто химическим путем. Избыток накопленных органических безазотистых соединений дал толчек к усвоению газообразного азота. Действительно, в настоящее время уже известно, что азотособиратели обнаруживают

свое свойство только в отсутствии связанного азота в окружающей их среде и теряют это свойство, когда запас связанного азота достаточен для их потребности.

Для высших зеленых растений главнейшим источником азота являются аммонийные и азотнокислые соединения почвы; эти соединения они могут также поглощать и из атмосферы и атмосферных осадков, осаждающихся на листьях; количество поглощаемых листьями азотистых соединений, однако, очень невелико по сравнению с количеством, поглощаемым из почвы.

На почве питания готовыми органическими безазотистыми соединениями бактерии, фиксирующие азот, вступают в сожительство с зелеными растениями. Особенно подробно изучено сожительство бобовых растений с бактериями, которые вызывают на корнях образование особых клубневидных вздутий (рис. 79 и 80).



Рис. 79. Выкопанный из земли корень бобового растения, *Vicia Faba*, усеянный бактериальными желвачками. Уменьшено.

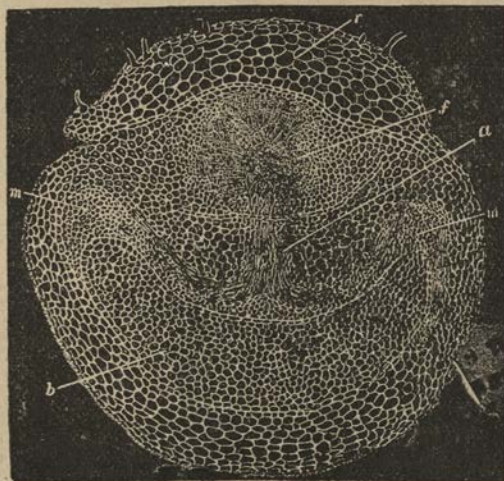


Рис. 80. Поперечный разрез через клубенек; *f* — сосудистые пучки корня, *a* — сосуд. пучки клубенька, *b* — бактериоидная ткань, *m, m* — молодые разрастающиеся концы бактериоидной ткани, *r* — кора корня.

Благодаря заимствованию органического азота из бактерий, живущих в клубеньках, бобовые растения успешно растут на почвах бедных азотом и остающиеся в земле корни их с клубеньками ведут к обогащению почвы связанным азотом.

Поэтому, в сельском хозяйстве иногда пользуются бобовыми растениями и разводят их специально для обогащения почвы азотом (так называемое зеленое удобрение).

Наконец, небольшая группа насекомоядных зеленых растений приспособилась к ловле и перевариванию насекомых, получая таким способом азот в форме органических соединений. Более подробное рассмотрение этих специальных форм утилизации органического азота, основанных на сожигательстве организмов, дается в отделе экологии растений.

Имея в своем распоряжении углеводы, как продукты фотосинтеза, а также азот и все необходимые элементы золь, зеленая клетка уже может построить необходимые белковые соединения.

Химизм синтеза белков до настоящего времени остается невыясненным. Можно предполагать, однако, что синтез этот идет обратно гидролизу, т. е. что сначала образуются аминокислоты, затем синтезируются пептоны, альбумозы и, наконец, настоящие белки.

Материалом для образования белковых соединений служат углеводы, с одной стороны, нитраты, сульфаты и фосфаты, с другой. Одно время предполагали, что образование белков совершается, по крайней мере, у высших растений только в хлоропластах и что в этом процессе принимает участие свет (*Шимпер*, 1888 и 1890). Позднейшие исследования показали, однако, что синтез белков на счет нитратов и углеводов совершается и без всякого участия света. *Залесский* (1909) утверждает даже, что количество белка, синтезируемого в темноте при достаточном запасе углеводов ничуть не меньше, чем на свету. С другой стороны, есть указания, что свет стимулирует синтез белков и что на свету образование их идет энергичнее, чем в темноте (*Годлевский*, 1903). Весьма возможно, что в одних случаях свет, действительно, ускоряет синтез белков, тогда как в других процесс идет достаточно энергично и без прямого участия света. Во всяком случае, вопрос этот подлежит дальнейшему исследованию.

Сера воспринимается растением в виде сульфатов; так как она входит в состав частицы белка, то сульфаты должны подвергаться восстановлению, но где и как происходит этот процесс, решительно неизвестно.

Что касается фосфора, то он вступает в клетку в виде фосфатов, которые, однако, не подвергаются глубокому изменению, так как частица фосфорной кислоты почти без изменения вступает в состав частицы белка. По данным *Пастернака* фосфорная кислота в растении прямо вступает в соединение с формальдегидом и образует оксиметилфосфорную (фитиновую) кислоту, которая, действительно, была найдена названным ученым в растительных тканях. Но действительно ли фитиновая кислота является первым продуктом ассимиляции фосфорной кислоты, в точности неизвестно.

Еще менее известно о ближайших процессах усвоения прочих зольных элементов.

Таким образом, нельзя не прийти к выводу, что обширная область химических превращений веществ, воспринятых клеткой из окружающей среды, до момента возникновения сложных и разнообразных органических соединений остается еще весьма слабо выясненной. Но раз ассимиляты, разумея под этим термином совокупность синтезированных клеткой ор-

гапических веществ, образовались, дальнейшая их судьба уже зависит от потребности клетки. Часть их служит строительным материалом для непосредственного употребления и превращения в тело клетки; другая часть может быть отложена в запас и, наконец, третья снова подвергается разложению для добычи и использования на жизненные потребности той энергии, которая при этом освобождается.

В этих превращениях готовых ассимилятов чрезвычайно важную роль играет тот ферментатический аппарат клетки, о котором была речь выше.

Литература.

- Баранецкий. Об усвоении растениями свободного азота. Киев. 1894.
- Boussingault. Agronomie chimie agricole et physiologie; t. I & II; 1861.
- Czarek, Fr. Biochemie der Pflanzen. I Aufl. II Bd. 1905. Дается очень полный список литературы о белках и усвоении азота растениями.
- Fischer, E. Untersuchungen über Aminosäuren, Polypeptide und Protein. Berlin. 1906.
- Godlewski, E. Zur Kenntnis der Eiweißbildung in den Pflanzen. (Bulletin de l'Acad. des Sciences de Cracovie. 1903.)
- Grandeau. Cours d'agriculture de l'école forestière. Paris. 1879.
- Hebert, A. Formation des matières albuminoïdes dans les plantes par réduction des nitrates. (Annales Agronom. XXIV; 1898.)
- Иванов, А. А. О превращениях фосфора в растениях в связи с превращением белков. (Труды СПб. Общ-ва Ест. XXXIV; 1905).
- Maуег, А. Agrikulturchemie.
- Омелянский, В. Л. (Архив биологич. наук; XVIII, 1914; XIX, 1915; XX, 1916.)
- Otto und Коорег. (Landwirtschaftliche Jahrbücher; XXXIX; 1911.)
- Петров, Г. Г. Усвоение азота высшим растением на свету и в темноте. Москва. 1917. (Приложение к XI тому Отчетов по кафедре Частн. Земледелия Московск. С.-Хоз. Института.)
- Пянишкин, Д. Н. Белковые вещества и их превращения в растениях. Москва. 1899.
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. 2 Aufl. Leipzig. 1897.
- Риттер. Материалы к физиологии плесневых грибов. Воронеж. 1916.
- Залесский, В. К. Превращения и роль фосфора в растениях. Харьков. 1912. — Условия образования белковых веществ в растениях. Харьков. 1900.
- Сапожников, В. В. Белки и углеводы зеленых листьев, как продукты ассимиляции. Томск. 1894.
- Тимирязев, К. А. Земледелие и физиология растений. Москва. 1898.
- Trier. Ueber einfache Pflanzenbasen und ihre Beziehungen zum Aufbau der Eiweißstoffe und Lecithine. Berlin. 1912.
- Виноградский. (Архив биологич. наук. Инстит. Эксперимент. Медицины. III, 1895.)
- Васильев. Образование белковых веществ в созревающих семенах. Киев. 1910—1911.
- Об усвоении азота бобовыми растениями см. ниже XV-й Отдел.

ОТДЕЛ VII.

Питание гетеротрофных организмов.

ГЛАВА XIX.

Автотрофное и гетеротрофное питание. Паразиты и сапрофиты. Питательная ценность различных органических веществ. Специализация в сапрофитном питании. Чистые культуры и их значение для изучения питания.

До сих пор мы рассматривали условия физикохимического обмена таких растительных организмов, которые могут синтезировать органическое вещество непосредственно из минеральных и которые известны в физиологии растений под названием *автотрофных*. Название это обуславливается тем, что обычно физиологи относят синтез органического вещества к процессу питания.

Вряд-ли, однако, такое воззрение правильно, так как синтез органического вещества в сущности является лишь первым, так сказать, подготовительным процессом, вовсе необязательным для питания в тесном смысле этого слова. Поэтому, быть может, более уместно выделить синтез органического вещества в особую функцию. В таком случае питанием в истинном смысле этого слова следует называть совокупность всех тех процессов, которые объединяют непосредственное усвоение веществ живыми частями организма с того момента, когда органическое вещество приготовлено.

Среди растений, однако, существует несколько групп таких организмов, которые лишены способности самостоятельно вырабатывать органическое вещество и которые, поэтому, вынуждены питаться за счет запасов, вырабатываемых автотрофными организмами. Неспособные к самостоятельному синтезу органического вещества растения называются *гетеротрофными*.

Существует два главных типа гетеротрофных организмов: *сапрофиты* и *паразиты*. Первые пользуются мертвыми остатками живой материи и питание их столь же разнообразно, сколь разнообразны по химическому составу эти остатки.

Вторые заимствуют все нужные им питательные вещества из соков других живых организмов. Бактерии и грибы являются типичными гетеротрофными организмами, так как у них совершенно отсутствует хлорофиллоносный аппарат; к хемосинтезу же способны лишь немногие виды бактерий.

В группе паразитов мы находим, кроме грибов и бактерий, также и высшие цветковые растения, при чем как раз здесь встречаются различные ступени постепенного атрофирования хлорофиллоносного аппарата. Более подробное рассмотрение всех относящихся к паразитизму явлений дано в отделе экологии растений. С точки зрения физиологии питания важно отметить только, что паразитизм может быть полный или обязательный и неполный или факультативный.

У обязательных паразитов фотосинтетический аппарат совершенно неразвит или атрофирован и паразит черпает все питательные вещества из другого организма — хозяина; таковы, например, из высших растений обыкновенная повилика или заразиха и все паразитные грибы и бактерии.

У факультативных паразитов способность к самостоятельному синтезу органического вещества не вполне утеряна и паразит заимствует из хозяина лишь часть питательного материала. Это частичное заимствование может быть совершенно необходимо для нормального развития паразита, как например, у омелы (*Viscum album*) или же паразит может обойтись и без него, например, у очанки (*Euphrasia officinalis*), видов *Melampyrum* и друг. Иногда заимствование касается только определенных органических веществ. Так например, бобовые растения, сожительствующие с бактериями фиксирующими азот, заимствуют от последних только органические азотистые вещества. Бобовые растения могут, поэтому, хорошо расти на почвах бедных связанным азотом. Но сожительство для бобовых растений необязательно, так как они хорошо развиваются и без бактерий на почвах с достаточным запасом связанного азота.

Такой же необязательный характер носит питание органическими азотистыми веществами и у насекомоядных растений, приспособившихся к ловле и перевариванию насекомых (см. отдел экологии растений).

Наличие факультативных паразитов с деятельным хлорофиллоносным аппаратом ясно показывает, что резкой границы между автотрофными и гетеротрофными растениями нет.

Точно также нет резкой границы между сапрофитами и паразитами. Среди грибов, например, мы встречаем виды, которые, будучи чаще сапрофитами, в то же время обнаруживают способность к чисто паразитному образу жизни; таковы опенок (*Agaricus melleus*) и *Nectria cinnabarina*.

Несмотря на огромное биологическое различие между сапрофитами и паразитами, в питании их наблюдается, наоборот, значительное сходство, так как оно основано на потреблении почти одних и тех же органических веществ. Изучая питание сапрофитов, можно, следовательно, получить известное представление не только о питании паразитов, но также и о питании автотрофных растений, т. е. о той химической переработке, которой подвергается синтезированное органическое вещество в теле растения. Таким образом, с точки зрения химизма процесса питания сапрофиты представляют большую ценность в качестве объекта исследования, именно вследствие отсутствия у них функции синтеза.

Кроме того, среди сапрофитов мы находим большое число весьма тонких специалистов, приуроченных к определенному химическому составу органической пищи; это дает возможность проследить шаг за шагом превращение отдельных органических соединений в теле растения.

Среди грибов, особенно из группы плесеней, многие виды отличаются всеядностью, так как могут утилизировать самые разнообразные органические соединения. Однако, и эти организмы усваивают различно разные соединения; так например, если, следуя указаниям *Пфедфера*, расположить по питательности разные органические вещества, начиная с наиболее предпочитаемых плесневыми грибами, то получается следующий ряд.

1. Сахар
2. Пептон
3. Хинная кислота
4. Винная кислота
5. Лимонная кислота
6. Аспарагин
7. Уксусная кислота
8. Молочная кислота
9. Этиловый спирт
10. Бензойная кислота
11. Пропиламин
12. Метиламин
13. Фенол
14. Муравьиная кислота.

Ряд этот нельзя считать универсальным даже для плесеней, так как разные виды их обнаруживают различное отношение к только-что перечисленным органическим веществам. Поэтому, вообще говоря, попытки установить питательную ценность органических веществ на основании их химического состава, попытки, которые раньше делались учеными, не имели успеха, так как питательность в смысле быстроты усвоения определяется, согласно опыту, не только составом, но также природой и особенностями организма.

Действительно, в группе грибов и особенно в группе бактерий встречается не мало специалистов, приуроченных к весьма определенным веществам. В качестве примера достаточно, например, указать, что для бактерий уксуснокислого брожения лучшим питательным материалом являются этиловый спирт и уксусная кислота, имеющие очень низкую питательную ценность для плесеней.

Грибок *Eurotium Gayoni* утилизирует молочную кислоту и не способен питаться сахаром и винной кислотой. *Bacillus calfactor*, вызывающий самонагревание сена, предпочитает пентозы и декстрины всем прочим органическим соединениям. Быть может, даже не будет ошибкой, если мы скажем, что в мире сапрофитов почти каждое органическое соеди-

неше находит организм, который использует это соединение в качестве наилучшего питательного материала.

Принимая во внимание это общее правило, естественно ожидать, что в случае, если сапрофит находит в окружающей его среде не одно, а несколько органических соединений, то он сначала усваивает наиболее питательное, оставляя нетронутым менее питательное. Действительно, как показывает опыт, если дать грибку *Aspergillus* смесь глюкозы и глицерина, то грибок сначала поглощает глюкозу, оставляя глицерин совершенно нетронутым, хотя бы глюкозы было очень мало по сравнению с количеством глицерина.

Подобная ярко выраженная избирательная способность иногда осуществляется настолько тонко, что является возможность применения биологического метода для отделения некоторых химических соединений от примеси стереоизомерных форм. Так например, *Paster* своими классическими исследованиями показал, что плесневой гриб *Penicillium* из смеси право- и левовращающих изомеров винной кислоты усваивает только правовращающий, что и дает возможность очистить левую винную кислоту от ее изомера.

По отношению к азотистым соединениям также наблюдается среди сапрофитов хорошо выраженная специализация, вследствие чего является возможность расположить гетеротрофные организмы в группы по усваиваемым ими азотистым соединениям. Можно различать:

Нитрогенные организмы — усваивают элементарный азот (бактерии).
Нитратные организмы — усваивают нитраты (грибы и бактерии).
Нитритные организмы — усваивают бактерии (*Bacillus perlibatus*).
Амиачные организмы — грибы и бактерии.
Аминые организмы — бактерии.
Пептонные организмы — бактерии.
Белковые организмы — бактерии.

В случае, если сапрофит имеет в своем распоряжении смеси углеродистого и азотистого органических соединений, может оказаться, что наиболее выгодной явится вполне определенная комбинация.

В настоящее время физиология растений располагает большим количеством фактических данных о питании сапрофитов, благодаря применению метода чистых культур. Метод этот был выработан сначала для микроскопических организмов на основании классических исследований *Пастера*.

Пастер доказал, что сапрофитные микроскопические организмы не могут самопроизвольно зародиться и что те органические вещества, которые обычно служат им пищей, остаются без изменения, если преградить доступ зародышам сапрофитов или воспрепятствовать их развитию.

На этом выводе *Пастера* основан метод стерилизации мертвых органических веществ, а также всевозможные приемы применяемые на практике в широких размерах и с незапамятных времен для сохранения разных пищевых материалов (соленье, копчение, маринование и проч.).

Так как микроскопически малые зародыши сапрофитов распространены повсюду, то при приготовлении растворов органических веществ, они легко попадают в них и при благоприятных условиях быстро размножаются.

Задача стерилизации сводится к тому, чтобы убить попавшие в раствор зародыши. Само собой разумеется, что сосуд, содержащий раствор, должен быть замкнут таким образом, чтобы зародыши не могли попасть в жидкость из атмосферы (рис. 81). Достигнуть этого можно самыми различными способами; в обыч-

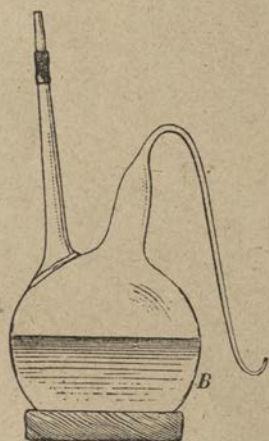


Рис. 81. Колба Пастера. Левое горло после наполнения колбы раствором закрывается стеклянной палочкой; правое горло вытянуто в тонкую трубку, отверстие которой открыто. После стерилизации жидкость в колбе остается без изменения.



Рис. 82. Автоклав. Часть передней стенки удалена, чтобы показать расположение сосудов с стерилизуемыми растворами.

ной бактериологической практике прибегают к ватным пробкам. Последние, допуская обмен газов, задерживают зародыши, попадающие в горло сосуда.

Что касается самой стерилизации, то для нее пригодны все приемы, которые ведут к умерщвлению зародышей, не нарушая химического состава приготовленного раствора. Чаще всего пользуются нагреванием. Если нужно стерилизовать предметы, которые употребляются при работе, например, металлические или стеклянные вещи, то их просто нагревают в пламени спиртовой горелки или в сушильном шкафу, где держится температура до 200° С.

Сосуды с жидкостями стерилизуются водяным паром, следовательно, при 100° С в аппаратах Коха, или перегретым паром в автоклавах при давлении до 2 атмосфер и температуре 120—134° С (рис. 82). Когда питательная среда приготовлена и стерилизована, остается засеять ее или, как обычно выражаются, заразить зародышами определенного изучаемого организма. Культура будет называться чистой, если зародыши были получены от одной клетки; только в таком случае можно быть уверенным, что в сосуде с питательным раствором будет один организм, а не смесь разных. Бактериологическая практика выработала целый ряд остроумных приемов для получения чистых культур микроорганизмов, но мы не будем останавливаться на их описании.

Располагая чистой культурой избранного организма, и комбинируя различные искусственные питательные смеси, уже не трудно определить, какая смесь обладает наивысшей питательной ценностью для этого организма. Отсюда понятно, какое огромное значение имеет метод чистых культур для физиологии питания сапрофитов.

В последнее время метод чистых культур стали применять также и для высших растений, главным образом, в тех случаях, когда для решения какого-либо вопроса требуется кормить высшее растение готовыми органическими веществами. С этой целью предварительно стерилизуют семена разными способами и затем выращивают на стерилизованных питательных растворах проростки.

Подобным методом было установлено, между прочим, что типичные зеленые растения, являющиеся представителями фотосинтетиков, могут питаться готовыми органическими веществами, т. е. вести жизнь обыкновенных сапрофитов. Исследование показало, однако, что получая готовые углеводы, высшие зеленые растения все же не могут обходиться без света. Свет оказывается необходим не только для фотосинтеза, но и для усвоения готовых углеводов. Только низшие зеленые растения, как например, одноклеточные водоросли, могут совершенно нормально развиваться и в темноте, если им дать готовую органическую пищу.

Установив эти общие факты, мы можем поставить вопрос, какое биологическое значение имеют сапрофитное питание и та подчас необычайно тонкая специализация в питании сапрофитов, которая наблюдается в природе.

Без сомнения, сапрофитизм сам по себе представляет естественное последствие синтеза органического вещества. Мы уже говорили раньше, что самый синтез этого вещества из минеральных представляет, так сказать, подготовительную стадию питания. Усвоение и непосредственное употребление вещества начинается лишь с того момента, когда оно приняло органическую форму. С этой точки зрения питание хемосинтетиков и фотосинтетиков ничем существенно не отличается от питания сапрофитов. Отсюда понятно, что если организмы находят в окружающей среде готовое органическое вещество, то им остается только пользоваться им, как питательным материалом. Стадия синтеза, естественно, отпадает, так сказать, за ненадобностью. И, как мы видели, действительно, организмы,

способные к синтезу органического вещества из минеральных, охотно пользуются готовыми органическими веществами и могут питаться совершенно так же как сапрофиты.

Сапрофитизм, сам по себе, не есть, следовательно, особое специфическое свойство определенной группы организмов; напротив, он присущ всем растениям, за исключением, быть может, нитрифицирующих бактерий, и потому понятно, что в природе мы находим различные градации его. С одной стороны, мы находим растения, для которых усвоение готовых органических веществ из окружающей среды является случайным обстоятельством; это будут факультативные сапрофиты, для которых сапрофитное питание совершенно не обязательно.

С другой стороны, мы встречаем категории истинных сапрофитов, совершенно утративших способность синтезировать органическое вещество из минеральных. Между этими двумя категориями существует постепенный переход, сглаживающий границу и фактически уничтожающий ее.

Если принять во внимание, что минерализация мертвого органического вещества без участия организмов в природе совершается крайне медленно, то накопление запасов его весьма скоро стало бы угрожать уничтожением жизни вообще. Поэтому, выделение особой группы растений, потребляющих мертвые остатки организмов и быстро переводящих их в минеральные соединения, следует рассматривать как целесообразное приспособление живой материи в целях самосохранения.

Усвоение готового органического вещества, как и вообще питание в тесном смысле этого слова, неразрывно связано с тем энзиматическим аппаратом живой клетки, о котором была речь выше. Мы знаем, что клетка вырабатывает энзимы по мере надобности и в зависимости от тех веществ, которые подлежат химической переработке.

Если данный сапрофит располагает одним и тем же веществом или тесной группой соединений, то естественно ожидать, что его энзиматический аппарат в совершенстве приспособится к переработке этих веществ. Вместе с тем, такая односторонняя работа легко может повести к утрате или ослаблению способности производить другие энзимы, необходимые для переработки других соединений, подобно тому, как питание готовыми органическими веществами, вообще говоря, ведет к утрате синтетической функции.

С этой точки зрения специализация в питании сапрофитов есть лишь следствие специализации того энзиматического аппарата, который перерабатывает воспринятую пищу и который приспособляется к определенному составу ее. Изучение питания сапрофитов, таким образом, может дать нам в руки определенные фактические данные о химизме той работы, которая связана с пищеварением и усвоением и которая представляет функцию питания в тесном смысле этого слова.

Благодаря существованию узких специалистов среди сапрофитов, является возможность проследить превращения одного определенного химического соединения, служащего питательным материалом.

С общебиологической точки зрения тонкая специализация в питании готовыми органическими веществами нашла бы себе удовлетворительные объяснения, если бы удалось доказать, что таким способом достигается более быстрая и более совершенная переработка тех разнообразных продуктов, которые вообще накапливаются в форме мертвого органического вещества. В самом деле, трудно представить себе такой организм, энзиматический аппарат которого был бы в состоянии перерабатывать всевозможные комбинации органических веществ. И если мы говорим, что существуют всеядные сапрофиты, то все же всеядность здесь нужно понимать с известным ограничением. Кроме того, всеядные сапрофиты усваивают далеко не все органические вещества с одинаковой легкостью и быстротой. Поэтому, обособление узких специалистов в семье сапрофитов быть может, действительно, является приспособлением к наиболее совершенной утилизации мертвого органического вещества и использованию заключенной в нем потенциальной энергии для накопления большей массы живых организмов.

Литература.

- Abderhalden. Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier. Berlin. 1912.
De Bary. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig. 1884.
Groom, P. Contribution to the knowledge of monocotyledons Saprophytes. (Journal of the Linnean Society. London. Botany. Vol. XXXI; 1895.)
Johow, F. Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens. (Jahrbücher für wiss. Botanik. XVI. 1885. XX; 1889.)
Ност, Л. Физиология растений. Перев. А. А. Рихтера. СПб. 1914.
Meißner. Akkomodationsfähigkeit der Schimmelpilze. Leipzig. 1902.
Naegeli. Ernährung der niederen Pilze. (Botanische Mitteilungen. III; 1879.)
— Untersuchungen über die niederen Pilze. München und Leipzig. 1882.
Омелянский, В. Л. Основы микробиологии. 3-е изд. Петроград. 1917 г.
Pfeffer, W. (Jahrbüch. für wiss. Botanik; XXVIII; 1895.)
— Pflanzenphysiologie; 2 Aufl. I; 1897.
Thiele. Temperaturgrenzen der Schimmelpilze. Leipzig. 1896.
Литературу о паразитах и насекомоядных растениях см. в Отделе экологии и географии растений.

ОТДЕЛ VIII.

Процессы дезассимиляции и обмен энергии у растений.

ГЛАВА XX.

Общее понятие о процессе дезассимиляции. Дыхание у растений. Дыхательный коэффициент. Изменения дыхательного коэффициента и причины этих изменений. Интрамолекулярное дыхание.

Синтезированное растительной клеткой или воспринятое извне органическое вещество частью откладывается в запас, частью непосредственно расходуется. Расходование это идет в двух главных направлениях: во-первых, на постройку самого тела растения, а, во-вторых, на добывание некоторого запаса энергии, необходимой для поддержания жизнедеятельности его живых частей.

В последнем случае происходит разрушение органического вещества, которое можно уподобить простому сжиганию и которое ведет к освобождению заключенной в нем потенциальной энергии. Процесс этот, известный под термином дезассимиляции, является общим для всех живых существ и особенно яркого эффекта он достигает у теплокровных животных, у которых путем сжигания органического вещества на счет освобожденной энергии достигается постоянная температура тела. Подобного эффекта у растений не наблюдается; однако, и растительный организм сжигает большие запасы органического вещества, в чем не трудно убедиться простыми опытами.

Так, например, если выращивать в темноте проростки из семян зеленых растений, то оказывается, что значительная часть запасенного в семенах органического вещества разрушается и как бы бесследно пропадает. Приведем данные одного опыта, сделанного *Буссенго*, который выращивал в темноте пшеницу и горох из семян в течение нескольких недель.

	Сухой вес семян	Сухой вес проростков	Убыль сухого вещества
46 зерен пшеницы . . .	1,665 гр.	0,713 гр.	0,952 гр.
10 семян гороха . . .	2,237 "	1,076 "	1,161 "

Эти цифры показывают, что количество сухого вещества, которое пошло на построение тела проростков, меньше того количества, которое было разрушено. Само собой разумеется, что разрушенное органическое вещество семян в данном случае не пропало бесследно: оно превратилось в исходные минеральные вещества и освобожденная энергия была использована растением. Нам предстоит рассмотреть в дальнейшем те способы, которые растение применяет для разложения готового органического вещества, а также энзиматическую сторону процесса.

Наиболее распространенным у самых разнообразных растений способом разрушения органического вещества служит окисление его кислородом воздуха, при чем конечными продуктами такого окисления являются CO_2 и H_2O , т. е. те же соединения, которые получаются и при прямом сжигании, чем и достигается полная минерализация исходного материала. Внутриклеточное сжигание органического вещества, называемое в физиологии *дыханием*, сопровождается поглощением O_2 и выделением CO_2 ; оно было открыто у растений и описано *Инген-Гузом* и *Соссюром*; последний ученый вместе с тем доказал, что вместе с CO_2 продуктом дыхания является также и вода.

Нужно заметить, что дыхание у растений было открыто уже после открытия фотосинтеза. *Инген-Гуз* объяснил, почему опыты *Пристля* с фотосинтезом не всегда удавались и доказал, что растения портят воздух, т. е. дышат, подобно животным, и что этот процесс дыхания заменяется на свету обратным процессом разложения CO_2 зелеными частями. Только значительно позднее оба эти процесса были отделены друг от друга; раньше же фотосинтез нередко называли дневным дыханием, а обыкновенное дыхание — ночным дыханием, предполагая, что зеленые части растения днем только фотосинтезируют.

Действительно, процесс дыхания есть процесс окислительный, тогда как разложение CO_2 есть процесс редуционный. Таким образом, нужно допустить, что на свету в зеленой клетке происходят одновременно две серии взаимно-противуположных химических реакций. С чисто теоретической точки зрения такое допущение вполне возможно, но фактическое обоснование его крайне затруднительно. Знаменитый французский физиолог *Клод-Бернар* показал, что при действии хлороформа и других ядов сначала останавливается функция фотосинтеза, тогда как дыхание еще может продолжаться. Затем, *Боннье* и *Манжен*, применяя эфир в слабых дозах, подтвердили, что зеленые части на свету прекращают разложение CO_2 , но продолжают дышать. Опыты с наркозом были потом повторены еще некоторыми учеными и все они дали согласные результаты: после прекращения фотосинтеза на свету зеленые части растений обнаруживают дыхание.

Несмотря на кажущуюся убедительность этих данных, все же остается нерешенным вопрос, в какой мере влияют наркотики на протоплазму и насколько обнаруживаемое под их воздействием дыхание зеленых частей на свету соответствует дыханию их в нормальном состоянии. Тем не менее, самый факт способности зеленых частей дышать на свету не под-

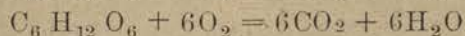
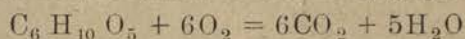
лежит сомнению и потому мы можем с большой дозой вероятности заключить, что в нормальных условиях на свету на ряду с разложением CO_2 может происходить также обратный процесс окисления органического вещества, сопровождаемый выделением этого газа. Процесс этот, однако, маскируется фотосинтезом, вследствие количественного преобладания последнего.



Рис. 83. Опыт над дыханием растений. Расширенная часть стеклянной колбы *B* наполнена корзинчатыми соцветиями *Chrysanthemum*. Выделяемая ими при дыхании углекислота поглощается раствором едкого кали *K*, вследствие чего ртуть *Q* проникает в трубку и поднимается в ней.

Что же касается незеленых частей растения, то наличие дыхания у них на свету, открытая еще *Инген-Гузом*, в настоящее время является неоспоримым фактом. Методы изучения дыхания у растений основаны на учете поглощаемого кислорода и на качественном и количественном определении конечных продуктов. Продуктами этими, как уже замечено выше, являются CO_2 и H_2O (рис. 83).

Допустим, как это и бывает нередко на самом деле, что материалом для физиологического сжигания служат получаемые путем фотосинтеза углеводы, крахмал или сахар. Сгорание этих веществ должно идти по формулам:



Как видно из этих уравнений, на каждый объем поглощенного O_2 должен выделяться равный объем CO_2 , вследствие чего отношение CO_2/O_2 , называемое коэффициентом дыхания, будет = 1.

Таким образом, определяя количества поглощенного кислорода и выделенного CO_2 , мы можем составить себе вполне отчетливое представление об общем ходе процесса дыхания. Помещая исследуемое растение в сосуд

с некоторым точно измеренным объемом воздуха, затем, по окончании опыта, не трудно посредством газового анализа определить, какое количество O_2 было поглощено и какое количество CO_2 выделено. При таком методе остается неизменной только вода. *Соссюр* определял количество образовавшейся воды во время дыхания на основании разницы в потере сухого веса семян при прорастании их в темноте, получающейся за вычетом из общей весовой потери веса выделенной CO_2 . *Лясковский* (1874) определял непосредственно у проростков тыквы количество воды, полу-

чившейся как продукт дыхания, и получил данные, близкие к теоретическим, вытекающим из приведенных выше формул.

Определение воды вообще говоря сопряжено с большими трудностями, а потому обычно ограничиваются определением поглощения O_2 и выделения CO_2 . Нередко для определения энергии дыхания довольствуются измерением только выделяющейся CO_2 . В этом случае применяют так наз. петтенкоферовские трубки, которые наполняются баритовой водой. Через сосуд с растением протягивают при помощи аспиратора воздух, предварительно освобожденный от CO_2 ; воздух этот затем проходит пузырьками через петтенкоферовскую трубку, при чем выделяемая растением CO_2

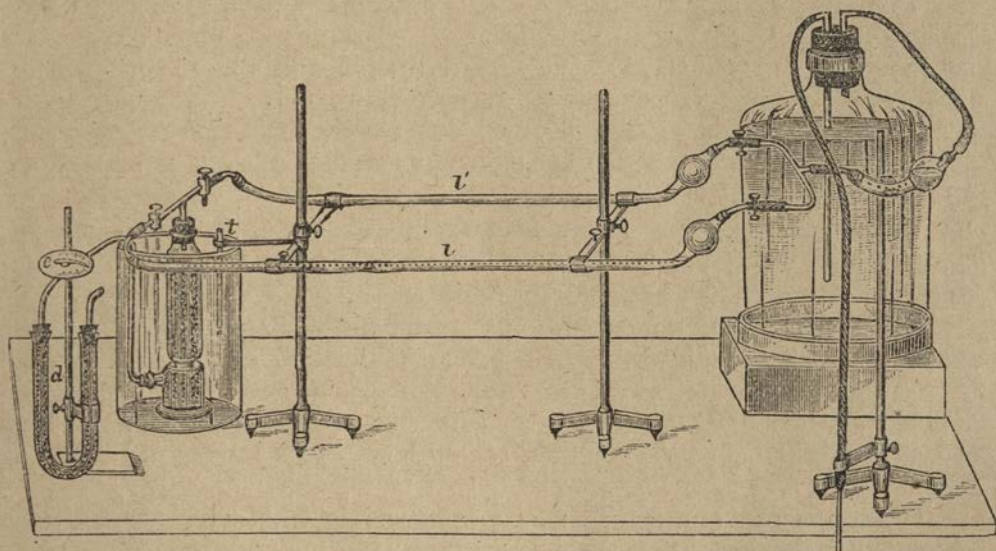


Рис. 84. Трубки Петтенкофера v' , v для определения количества выделяемой растениями углекислоты.

соединяется с гидратом окиси бария и дает углекислый барий. По окончании опыта определяют титрованием количество оставшегося свободным гидрата бария и, зная его первоначальное количество, вычисляют количество образовавшейся углебариевой соли, а отсюда и количество связанной CO_2 (рис. 84).

При рассмотрении процесса дыхания следует различать две главные стороны его, а именно: химический характер сжигания органического вещества, который отражается на дыхательном коэффициенте и затем энергию дыхания, указывающую на скорость окислительного процесса.

Отношение CO_2/O_2 , без сомнения должно определяться, прежде всего, химическим составом сжигаемого органического материала. Действительно, дыхательный коэффициент может быть равен единице, если материалом служат углеводы; если же сжиганию подвергаются вещества бедные кислородом, например, жиры, то наблюдается, как это впервые

показал *Соссюр*, более значительное поглощение O_2 и дыхательный коэффициент становится меньше единицы.

При проростании маслянистых семян льна, как показали *Боннье* и *Манжес*, дыхательный коэффициент в начале, когда используются жиры, колеблется между 0,30 и 0,40; и лишь потом, когда материалом для дыхания становятся углеводы, коэффициент повышается и достигает 0,80.

Но независимо от химической конституции сжигаемого материала дыхательный коэффициент обуславливается также и самым характером сжигания.

Пуриевич доказал, например, что если материалом для дыхания служат разные углеводы, то дыхательный коэффициент изменяется в довольно широких пределах у гриба *Aspergillus* и при том изменения эти вызываются также концентрацией углеводов. Наиболее резким колебаниям подвергается количество выделенного CO_2 , между тем, как количество поглощенного кислорода изменяется в сравнительно узких пределах.

Наблюдение это ясно показывает, что при физиологическом сжигании органического вещества поглощение O_2 и выделение CO_2 далеко не так тесно связаны, как при химическом сжигании.

Между моментом поглощения O_2 и моментом выделения CO_2 ход реакций подвергается различным вариациям, в зависимости от внешних и внутренних условий, вследствие чего при физиологическом сжигании химический процесс явственно распадается на две фазы: начальную, характеризующуюся поглощением O_2 и конечную, выражающуюся выделением CO_2 .

Благодаря длинной цепи промежуточных реакций, обе эти фазы становятся в значительной мере самостоятельными по отношению друг к другу.

Опыт показывает, что в огромном большинстве случаев дыхательный коэффициент у растений меньше единицы. Отсюда ясно, что некоторая часть поглощенного кислорода остается в растении связанной и что, следовательно, конечными продуктами дыхания являются не только CO_2 и H_2O , но также и другие вещества, менее окисленные.

Веществами этими могут быть органические кислоты, столь распространенные у растений. Действительно, исследования *Вемера* обнаружили, что грибок *Aspergillus niger* образует щавелевую кислоту в качестве продукта неполного сгорания углеводов при дыхании. Нужно заметить, что щавелевая кислота пользуется весьма широким распространением и у высших зеленых растений; особенно легко наблюдать ее в связанной форме щавелевокислого кальция, отлагающегося в клетках в виде кристаллов. Так как кристаллы эти чрезвычайно распространены, то прежде считали, что роль щавелевой кислоты сводится к связыванию извести. Позднейшие исследования показывают, однако, что образование щавелевокислой извести вовсе не обязательно для нормального развития

растения и что щавелевая кислота образуется как продукт неполного сгорания углеводов, способный к дальнейшему сгоранию.

В большинстве случаев количество органических кислот, возникающих в качестве продуктов дыхания, ничтожно по сравнению с количеством CO_2 . Есть, однако, зеленые растения, относимые к биологической группе мясистых, у которых, наоборот, количество выделяемого при дыхании CO_2 ничтожно по сравнению с количеством образующихся органических кислот. Растения эти извлекают из такого усиленного образования кислот известную выгоду, о которой мы скажем ниже в отделе о биологических группах растений. Во всяком случае, у мясистых растений дыхательный коэффициент очень низок и может упасть до 0.

Для уяснения механизма дыхания весьма важным является вопрос, какое участие принимают в нем белковые вещества протоплазмы. Нужно заметить, что у животных жизненный процесс тесно связан с постоянным окислением белкового материала. Поэтому животные выделяют в качестве продуктов обмена значительные количества азотистых соединений, как гищуровая и мочева кислота и мочева. Отсюда понятно, что и по отношению к растениям возникает вопрос, не подвергается ли и у них белок окислению, как дыхательный материал.

Способность растения покрывать свою потребность в дыхании исключительно на счет пептона можно считать доказанной для *Aspergillus niger*. С другой стороны, новейшие исследования показывают, что мочева, действительно, образуется, повидимому, у всех растений, как продукт окисления белков; этот факт дает полное основание думать, что по существу дыхание растений ничем существенно не отличается от дыхания животных, что у растений также происходит распад белков, тесно связанный с дыхательной функцией.

Главное отличие дыхательной функции растения от таковой у животного сводится к тому, что растение очень экономно обходится с азотистыми продуктами дыхания и не выделяет их наружу, а снова пускает в дело. Типичным продуктом распада белков у растений является аспарагин, который и заменяет мочева; последняя встречается лишь в очень небольших количествах; но у некоторых представителей грибов мочева накапливается в значительных дозах.

Очень возможно, что малое содержание мочевины у растений обуславливается большим распространением особого фермента уреаза, который разлагает мочева с образованием NH_3 , а последний снова усваивается растением.

Если принять в расчет, что и CO_2 , выделяемая как продукт дыхания, снова усваивается зеленым растением на свету, то оказывается, что физиологический аппарат растения, вообще говоря, построен с расчетом утилизации продуктов дыхания.

Спрашивается теперь, каким же образом осуществляется физиологическое сжигание?

Вопрос этот, занимавший умы многих ученых, и до настоящего времени остается еще не вполне разъясненным.

Можно считать твердо установленным тот факт, что главнейшим материалом для физиологического сжигания у растений служат углеводы. Вещества эти, однако, по своей химической конституции вовсе не принадлежат к веществам легко окисляемым кислородом воздуха. Новейшие исследования показывают, что на самом деле окислению предшествует особая фаза, которая раньше была известна под именем *анаэробного* или *интрамолекулярного* дыхания.

Еще во второй половине XIX века было обнаружено, что если растение с нормальным кислородным дыханием лишить притока O_2 , то оно все же продолжает жить и выделять CO_2 в течение некоторого времени. В большинстве случаев количество выделяемой в таких условиях CO_2 значительно меньше, чем при нормальном дыхании.

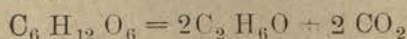
Выделение CO_2 при помещении растения в бескислородную атмосферу и носит название интрамолекулярного дыхания. Если мы будем измерять энергию дыхания по количеству выделяемой CO_2 , то по данным *Пфейффера* отношение J/N, где J обозначает интрамолекулярное, а N — нормальное дыхание, будет равно:

	J/N
Молодые проростки <i>Vicia Faba</i>	1,197
" " <i>Triticum vulgare</i>	0,490
Молодые ветки <i>Picea excelsa</i>	0,077
" " <i>Ligustrum vulgare</i>	0,816

Эти цифры показывают, что выделение CO_2 при интрамолекулярном дыхании в общем слабее, а иногда очень слабо по сравнению с выделением того же газа при нормальном дыхании.

Как показал *Палладин* количество выделяемой при интрамолекулярном дыхании CO_2 зависит от содержания в исследуемом растении углеводов: чем больше углеводов, тем больше выделяется CO_2 и тем дольше растение остается живым в бескислородной атмосфере. Отсюда мы вправе заключить, что и при интрамолекулярном дыхании источником выделяющегося CO_2 являются преимущественно углеводы.

Опыт показал вместе с тем, что наряду с CO_2 на счет разрушающихся углеводов образуется *спирт*. Таким образом, сущность химизма интрамолекулярного дыхания сводится к распадению углеводов на спирт и CO_2 по следующей схеме:



Само собой разумеется, что с точки зрения добывания энергии подобный распад углеводов гораздо менее выгоден, чем окисление их до CO_2 и H_2O , так как на ряду с CO_2 получается спирт, т. е. вещество, способное гореть и заключающее еще значительную долю потенциальной энергии.

Но если взглянуть на дело с биологической точки зрения, то подобный способ добывания энергии представляет известные выгоды, так как он позволяет организму жить в бескислородной среде и использовать за-

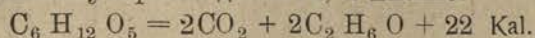
пасы мертвого органического вещества. Действительно, среди растительных сапрофитов известно не мало таких организмов, для которых жизнь в бескислородной среде есть вполне нормальное явление и для которых добывание энергии путем неполного расщепления более сложных органических соединений есть главнейший, а иногда и единственный, способ добывания энергии вообще.

ГЛАВА XXI.

Дыхание. Сходство интрамолекулярного дыхания со спиртовым брожением. Бродильный энзим дрожжей. Общая схема химических процессов кислородного дыхания. Влияние на дыхание внешних и внутренних условий. Энергия дыхания у растений. Аэробноз и анаэробноз. Брожения и их общая характеристика и классификация.

В виду того, что при интрамолекулярном дыхании происходит образование спирта, естественно было проводить аналогию между этим процессом и издавна известными процессами брожения, вызываемыми различными простейшими сапрофитами.

Типичным примером подобных сапрофитов могут служить дрожжи, относимые к сумчатым грибам (*Ascomycetes*). Дрожжи, как известно, вызывают спиртовое брожение сахаристых жидкостей, а потому понятно, что в практике они с незапамятных времен применяются при приготовлении алкогольных напитков народами всех стран. Дрожжи в диком виде встречаются повсюду и, будучи одноклеточными микроскопически малыми организмами, легко разносятся и легко попадают в жидкости, содержащие сахаристые вещества. Так, например, обычный способ приготовления виноградного вина сводится к тому, что из спелых ягод винограда выжимают сок, который сливается после фильтрации в бродильные чаны. Через некоторое время сок сам собой начинает бродить: из него обильно выделяется CO_2 , а в жидкости накапливается спирт. Явление это долгое время оставалось загадкой для ученых, так как оставались неизвестными возбудители брожения и их роль в этом процессе. В самом деле, в бродильные чаны не нужно вносить дрожжей, чтобы получилось брожение виноградного сока. Правда, в бродящей жидкости всегда можно найти дрожжи, но, например, *Либих* и сторонники химической теории брожения думали, что дрожжи в данном случае не играют никакой роли, что сахаристая жидкость может бродить и без дрожжей; последние лишь самопроизвольно зарождаются в стоящей жидкости и никакого прямого отношения к процессу брожения не имеют. *Пастер*, однако, неопровержимыми опытами доказал, что брожение, действительно, возбуждается дрожжами, зародыши которых попадают в сок винограда при его отжимании; если же стерилизовать сок и воспрепятствовать проникновению дрожжевых клеток в сахаристую жидкость, то никакого брожения не происходит. Схема спиртового брожения, вызываемого дрожжами, та же, что и для интрамолекулярного дыхания, а именно:



Можно считать твердо установленным тот факт, что главнейшим материалом для физиологического сжигания у растений служат углеводы. Вещества эти, однако, по своей химической конституции вовсе не принадлежат к веществам легко окисляемым кислородом воздуха. Новейшие исследования показывают, что на самом деле окислению предшествует особая фаза, которая раньше была известна под именем анаэробного или интрамолекулярного дыхания.

Еще во второй половине XIX века было обнаружено, что если растение с нормальным кислородным дыханием лишит притока O_2 , то оно все же продолжает жить и выделять CO_2 в течение некоторого времени. В большинстве случаев количество выделяемой в таких условиях CO_2 значительно меньше, чем при нормальном дыхании.

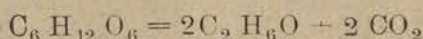
Выделение CO_2 при помещении растения в бескислородную атмосферу и носит название интрамолекулярного дыхания. Если мы будем измерять энергию дыхания по количеству выделяемой CO_2 , то по данным *Пфеффера* отношение J/N , где J обозначает интрамолекулярное, а N — нормальное дыхание, будет равно:

	J/N
Молодые проростки <i>Vicia Faba</i>	1,197
" " <i>Triticum vulgare</i>	0,490
Молодые ветки <i>Picea excelsa</i>	0,077
" " <i>Ligustrum vulgare</i>	0,816

Эти цифры показывают, что выделение CO_2 при интрамолекулярном дыхании в общем слабее, а иногда очень слабо по сравнению с выделением того же газа при нормальном дыхании.

Как показал *Палладин* количество выделяемой при интрамолекулярном дыхании CO_2 зависит от содержания в исследуемом растении углеводов: чем больше углеводов, тем больше выделяется CO_2 и тем дольше растение остается живым в бескислородной атмосфере. Отсюда мы вправе заключить, что и при интрамолекулярном дыхании источником выделяющегося CO_2 являются преимущественно углеводы.

Опыт показал вместе с тем, что наряду с CO_2 на счет разрушающихся углеводов образуется спирт. Таким образом, сущность химизма интрамолекулярного дыхания сводится к распадению углеводов на спирт и CO_2 по следующей схеме:



Само собой разумеется, что с точки зрения добывания энергии подобный распад углеводов гораздо менее выгоден, чем окисление их до CO_2 и H_2O , так как наряду с CO_2 получается спирт, т. е. вещество, способное гореть и заключающее еще значительную долю потенциальной энергии.

Но если взглянуть на дело с биологической точки зрения, то подобный способ добывания энергии представляет известные выгоды, так как он позволяет организму жить в бескислородной среде и использовать за-

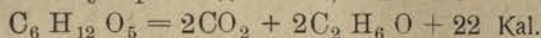
пасы мертвого органического вещества. Действительно, среди растительных сапрофитов известно не мало таких организмов, для которых жизнь в бескислородной среде есть вполне нормальное явление и для которых добывание энергии путем неполного расщепления более сложных органических соединений есть главнейший, а иногда и единственный, способ добывания энергии вообще.

ГЛАВА XXI.

Дыхание. Сходство интрамолекулярного дыхания со спиртовым брожением. Бродильный фермент дрожжей. Общая схема химических процессов кислородного дыхания. Влияние на дыхание внешних и внутренних условий. Энергия дыхания у растений. Аэробноз и анаэробноз. Брожения и их общая характеристика и классификация.

В виду того, что при интрамолекулярном дыхании происходит образование спирта, естественно было проводить аналогию между этим процессом и издавна известными процессами брожения, вызываемыми различными простейшими сапрофитами.

Типичным примером подобных сапрофитов могут служить дрожжи, относимые к сумчатым грибам (*Ascomycetes*). Дрожжи, как известно, вызывают спиртовое брожение сахаристых жидкостей, а потому понятно, что в практике они с незапамятных времен применяются при приготовлении алкогольных напитков народами всех стран. Дрожжи в диком виде встречаются повсюду и, будучи одноклеточными микроскопически малыми организмами, легко разносятся и легко попадают в жидкости, содержащие сахаристые вещества. Так, например, обычный способ приготовления виноградного вина сводится к тому, что из спелых ягод винограда выжимают сок, который сливается после фильтрации в бродильные чаны. Через некоторое время сок сам собой начинает бродить: из него обильно выделяется CO_2 , а в жидкости накапливается спирт. Явление это долгое время оставалось загадкой для ученых, так как оставались неизвестными возбудители брожения и их роль в этом процессе. В самом деле, в бродильные чаны не нужно вносить дрожжей, чтобы получилось брожение виноградного сока. Правда, в бродящей жидкости всегда можно найти дрожжи, но, например, *Либих* и сторонники химической теории брожения думали, что дрожжи в данном случае не играют никакой роли, что сахаристая жидкость может бродить и без дрожжей; последние лишь самопроизвольно зарождаются в стоящей жидкости и никакого прямого отношения к процессу брожения не имеют. *Пастер*, однако, неопровержимыми опытами доказал, что брожение, действительно, возбуждается дрожжами, зародыши которых попадают в сок винограда при его отжимании; если же стерилизовать сок и воспрепятствовать проникновению дрожжевых клеток в сахаристую жидкость, то никакого брожения не происходит. Схема спиртового брожения, вызываемого дрожжами, та же, что и для интрамолекулярного дыхания, а именно:



Сбраживаются углеводы, в составе которых число атомов С равно 3 или кратно 3-х, т. е. триозы, гексозы и нонозы; ди-, три- и полисахариды должны сначала подвергнуться гидролитическому расщеплению на гексозы. Род *Saccharomyces* богат видами и расами, которые обнаруживают различные требования по отношению к сбраживаемому материалу; так, например, гексоза, известная под именем галактозы, сбраживается очень быстро (*Saccharomyces Pasteurianum* D), медленно *S. ellipsoides* и вовсе не сбраживается *S. apiculatus*.

Нужно заметить, что далеко не все гексозы подвергаются сбраживанию дрожжами; из альдогексоз хорошо сбраживаются только правовращающие изомеры (α -глюкоза, *d*-манноза и *d*-галактоза) и то не все; левовращающие вовсе не сбраживаются. Из кетогексоз хорошо сбраживается только левулеза (*d*-фруктоза).

Дисахариды хотя и не сбраживаются непосредственно; однако, дрожжи содержат особый фермент — сахаразу, который расщепляет тростниковый сахар на глюкозу и левулезу, которые и подвергаются брожению. Многие виды дрожжей способны расщеплять мальтозу при посредстве фермента мальтазы на две частицы глюкозы, вследствие чего и мальтоза может служить исходным материалом для брожения.

Нельзя не указать, что брожение вовсе не абсолютно обязательно для жизни дрожжей. Если они имеют в своем распоряжении в качестве источника углерода пептон, хинную кислоту или молочный сахар, то они ведут жизнь обыкновенных аэробных сапрофитов и обнаруживают типичное кислородное дыхание; будучи лишены кислорода в этих условиях, они быстро отмирают. Но если они получают в свое распоряжение подходящий материал для брожения, то тотчас же обнаруживается этот своеобразный способ разложения органического вещества, независимо оттого, присутствует или отсутствует в окружающей среде кислород.

Чем объяснить эту специализацию в выборе бродильного материала, которую обнаруживают дрожжи, мы хорошенько еще не знаем. Принимая во внимание их огромную роль в технике приготовления алкогольных напитков, неудивительно, что дрожжи особенно в последнее время привлекли внимание ученых. Пиво и вино теперь уже стали готовить при помощи искусственных разводов дрожжей, которые предварительно подверглись тщательному отбору и испытанию. Таким путем из диких дрожжей были изолированы чистые расы, обладающие своими особенностями и придающие определенный вкус напитку. Это обстоятельство позволило подойти ближе к природе дрожжей и их физиологическим свойствам. Разборчивое отношение разных видов и рас дрожжей к бродильному материалу, естественно, заставляет предполагать, что причина этой разборчивости лежит в ферментическом аппарате. Такое предположение значительно выиграло бы, если бы удалось доказать, что реакции брожения идут при ближайшем участии ферментов протоплазмы.

По теории *Пастера* брожение представляет собой физиологический процесс, тесно связанный с жизнедеятельностью протоплазмы. Но мы уже знаем, что большинство химических превращений в живой клетке

производится при помощи энзим. Поэтому, идея об участии в брожении особого энзима представляется естественным выводом из этого общего положения. Она, действительно, высказывалась в литературе, и дочери известного врача *Монасеина*, работавшей в лаборатории профессора *Визьера*, впервые удалось осуществить брожение убитыми дрожжами. Однако, лишь сравнительно недавно *Э. Бухнеру* удалось точными опытами доказать, что брожение вызывается особым энзимом, названным *зимазой*. *Бухнер* растирал живые дрожжи с песком и затем отжимал при сильном давлении сок, который и обнаруживал все бродильные свойства живых дрожжей. Затем, стали готовить, так называемые, *сухие дрожжи*, которые представляют собой обыкновенные дрожжи, убитые ацетоном или эфиром и затем высушенные. *Лебедев* для получения вытяжки с зимазой мацерирует водой высушенные при определенной, но невысокой температуре дрожжи.

Таким образом, чтобы вызвать брожение вовсе нет необходимости в присутствии живых дрожжей; достаточно иметь для этого энзим, вырабатываемый дрожжами.

Новейшие исследования показали, что зимаза состоит из нескольких энзим и коэнзима, представляющих органические соединения фосфорной кислоты.

О сущности и ходе химических реакций брожения ученые еще не пришли к определенному решению, но открытие зимазы дало сильный толчок к расследованию химизма обыкновенного кислородного дыхания.

Принимая во внимание, что продуктами интрамолекулярного дыхания являются, как и при спиртовом брожении, вызываемом зимазой дрожжей, углекислый газ и спирт, естественной казалась мысль, что химизм интрамолекулярного дыхания сходен, если не тождественен, со спиртовым брожением. Действительно, исследования показали, что сок высших растений, а также и самые растения, убитые замораживанием по методу *Палладина*, способны разлагать глюкозу на CO_2 и спирт. Отсюда ясно, что и высшие растения содержат бродильный энзим, подобный зимазе.

Наличие такого энзима дает основание заключить, что кислородное дыхание растений складывается из двух фаз: фазы анаэробной, протекающей без поглощения O_2 и состоящей в расщеплении углеводов энзимом, сходным с зимазой, и фазы аэробной, во время которой продукты анаэробной фазы подвергаются окончательному окислению. По мнению *Палладина* анаэробная фаза приводит к образованию спирта лишь в том случае, когда растение лишается кислорода на более или менее продолжительное время; в нормальных же условиях спирта не накапливается вовсе, но вместо него образуются другие вещества. Дело в том, что спирт вреден для растения и накопление его в сколько-нибудь значительном количестве убивает даже дрожжи. Кроме того, спирт сам по себе опять-таки является веществом устойчивым по отношению к окислению кислородом воздуха.

Каковы именно те вещества, которые образуются на счет углеводов во время анаэробной фазы дыхания, в точности неизвестно. Целый ряд

исследований указывают, однако, на то, что эти вещества не прямо окисляются кислородом воздуха, но окисление происходит при ближайшем участии особых окислительных энзим, названных оксидазами. По данным *Палладина* оксидазы, которые он называет также дыхательными энзимами, опять-таки не прямо окисляют продукты анаэробного распада углеводов, а через посредство особых дыхательных пигментов, которые при отдаче поглощенного ими O_2 превращаются в бесцветные хромогены. Эти дыхательные пигменты *Палладин* образно называет кровью растений, и название это будет вполне оправдано, когда роль пигментов окончательно выяснится. По мнению *Палладина* роль их сводится к окислению содержащегося в глюкозе водорода в воду, которая выделяется во время дыхания. Что же касается выделяемого во время дыхания углекислого газа, то он получается частью на счет кислорода дыхательного материала, а частью на счет кислорода усваиваемой растениями воды.

Суммируя сказанное о химизме кислородного дыхания, мы приходим к выводу, что физиологическое сжигание протекает весьма сложно и что оно основано на работе сложно-построенного энзиматического аппарата.

Материал для сжигания сначала подвергается предварительной подготовке при участии энзим, сходных с зимазой дрожжей. Получаемые таким путем малоустойчивые вещества затем подвергаются окислению. Однако, и это окисление вовсе не совершается прямым действием O_2 . Кислород сначала поглощается дыхательными энзимами, которые передают его дыхательным пигментам, а эти последние отнятому от дыхательного материала водороду, вследствие чего получается вода. Таким образом, поглощаемый кислород идет на окисление водорода, и выделяющийся углекислый газ является продуктом анаэробного распада углеводов.

Это, так сказать, общее суммарное представление.

В отдельных случаях вся длинная цепь реакций сжигания может значительно варьировать, во-первых в зависимости от химической природы дыхательного материала, а во-вторых, от природы самого растения, т. е. ближайшего строения энзиматического аппарата, которым оно располагает. Во всяком случае, теперь уже не подлежит сомнению, что при физиологическом сжигании поглощение O_2 и выделение CO_2 , действительно, являются процессами весьма удаленными друг от друга.

Посмотрим теперь, как влияют различные внешние условия на дыхательную функцию растений.

Свет, повидимому, не оказывает существенного влияния на энергию дыхания. По исследованиям *Бородина*, правда, в темноте дыхание у зеленых растений ослабевает; причина этого явления лежит, однако, в косвенном влиянии света. Зеленые растения в темноте перестают накапливать углеводы путем синтеза, вследствие чего запас дыхательного материала постепенно уменьшается, а с ним уменьшается и энергия дыхания.

По данным *Боннье* и *Манжена*, помимо этого косвенного влияния света, наблюдается еще и прямое, которое выражается в некотором,

правда, небольшом ослаблении энергии дыхания. Явление это не стоит ни в каком отношении к запасу дыхательного материала и потому наблюдается также у незеленых растений, обильно снабженных углеводами. Дыхательный коэффициент при этом не изменяется.

Нужно заметить, однако, что вообще влияние света на дыхательную функцию еще очень слабо изучено.

Парциальное давление O_2 в окружающей растении атмосфере может изменяться в довольно широких пределах в сторону увеличения или уменьшения, без заметного влияния на энергию дыхания или дыхательный коэффициент.

Присутствие индифферентных газов в атмосфере, как азот, водород, не оказывает заметного влияния на дыхание. Когда частичное давление O_2 достигает 1 атмосферы, например, при сжатии воздуха до $\frac{1}{5}$ первоначального объема, то это обстоятельство не вызывает отклонений в нормальном ходе дыхания; некоторое усиление дыхания наблюдается лишь в том случае, когда давление кислорода достигает 2—3 атмосфер; но растение при этом скоро умирает. Смерть в этом случае наступает не от усиления дыхания, а от непосредственного действия кислорода. Во всяком случае, нельзя не заметить, что даже для растений с типичным кислородным дыханием кислород при очень высоком давлении может быть вреден. Существуют, однако, организмы которые вовсе не выносят присутствия свободного кислорода. Это анаэробы, о которых мы уже говорили раньше. Типичные аэробы и анаэробы связаны организмами, для которых вредным оказывается уже количество кислорода, содержащееся в атмосферном воздухе; организмы эти хорошо развиваются лишь при малых дозах кислорода.

Таким образом, в природе встречаются разные типы растений, приспособленные к разному содержанию кислорода в окружающей среде. Нужно заметить, однако, что уменьшение парциального давления кислорода до весьма значительной величины не вызывает расстройств в кислородном дыхании у аэробов. Ослабление энергии дыхания наблюдается лишь тогда, когда содержание кислорода в атмосфере падает ниже 2%; при этом по мере дальнейшего уменьшения количества кислорода совершается постепенный переход к интрамолекулярному дыханию.

Очень большое влияние на дыхание аэробов оказывает температура.

При температурах между 0 и 20° — 25° энергия дыхания подчиняется закону Вант-Гоффа, т. е. при повышении t° на 10° наблюдается усиление дыхания в два или три раза. При более высоких t° и особенно выше 40° энергия дыхания делается непостоянной и быстро падает во времени. Что касается температурного минимума, то он нередко лежит ниже 0° ; Жюмелль, например, обнаруживал дыхание у лишайников даже при $-10^{\circ} C$, Максимов — у хвойных при $-20^{\circ} C$.

Совершенно необходимо для дыхания присутствие воды. Вполне высушенные части растений, например, семена, вовсе не обнаруживают дыхания; оно начинается лишь при увлажнении семян. Само собой

разумеется, что в этом случае вода играет роль чисто физического агента, создающего благоприятные физические условия для хода реакции.

Большое влияние на энергию дыхания оказывает также наличие необходимого дыхательного материала; выше уже было упомянуто, что при помещении зеленых растений в темноту энергия их дыхания понижается за недостатком углеводов, которые не могут быть синтезируемы в отсутствии света.

У незеленых растений, например, у гриба *Aspergillus*, дыхание тотчас ослабевает, как только наступает недостаток в притоке готовых органических веществ, усваиваемых этим грибом. Однако, при нормальном питании не наблюдается прямой пропорциональной зависимости между энергией дыхания и количеством дыхательного материала. Здесь, как нельзя лучше, сказывается регулирующая способность живого организма; он сжигает лишь такое количество органического вещества, которое необходимо согласно его внутренним потребностям, а не избыточному запасу его.

Различные ядовитые вещества в слабых дозах, как общее правило, усиливают дыхание; таково действие различных антисептиков как эфир, формалин, а также солей тяжелых металлов. В более сильных дозах все эти вещества ослабляют дыхание.

Различные механические повреждения и поранения также повышают энергию дыхания; так, например, одна картофелина весом в 300 gr. в неповрежденном виде выделяла в одном опыте при комнатной температуре 1,2 до 2 mlgr. CO₂ в час.

После же разрезывания ее на четыре части выделение CO₂ поднялось до 9 mlgr. уже через два часа, а через 5 часов — оно достигло 14,4 mlgr. в час.

Только через шесть дней после поранения дыхание картофелины упало до прежних размеров.

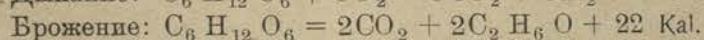
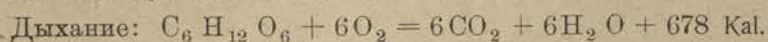
Наконец, на энергию дыхания большое влияние оказывают различные внутренние условия, именно рост и развитие организма. Эти внутренние условия являются вместе с тем главной причиной того разнообразия в энергии дыхания, которое наблюдается у разных растений и разных частей одного и того же растения.

Так, по данным *Garro* на 1 gr. сухого вещества были выделены следующие количества CO₂ в течение суток:

	Количество CO ₂
Почки сирени	35 куб. сант.
Почки бузины черной	34 « «
Почки черной смородины	48 « «
Почки липы обыкновенной	66 « «
Прорастающими семенами горчицы	48 « «
Прорастающими семенами мака	122 « «
Прорастающими семенами латука	82,5 « «

Дыхание прорастающих семян в общем обыкновенно бывает сильнее дыхания почек. Если перечислить дыхание прорастающих семян на единицу живого веса, то оно оказывается очень близким к энергии дыхания человека. У некоторых же микробов энергия дыхания значительно превосходит дыхание семян; так, например, по данным *Стоклаза* 1 gr. сухого веса *Azotobacter chroococcum* выделяет в сутки 1,27 gr. CO₂, а 1 gr. *Bacillus mesentericus vulgaris* даже 13 gr., между тем как наиболее энергично дышащие семена выделяют за сутки не более 0,3 gr. CO₂ на 1 gr. сухого вещества.

Кислородное дыхание представляет собой только наиболее распространенный, но, как уже сказано, не единственный способ добычи энергии из готового органического вещества путем его разрушения. Существенным отличием кислородного дыхания, помимо поглощения растением O₂, является также характер конечных продуктов, CO₂ и H₂O, неспособных к дальнейшему сгоранию. Органическое вещество при кислородном дыхании подвергается наиболее глубокому разложению, вплоть до тех минеральных веществ, из которых оно синтезируется зеленым растением. Выше уже было отмечено, однако, что и у типичных аэробов наряду с полным происходит также и неполное окисление дыхательного материала, в результате которого образуются из углеводов, например, органические кислоты, как щавелевая, яблочная, лимонная и проч. Наконец, особенно типичным неполным разложением органического вещества является описанное выше спиртовое брожение, вызываемое дрожжами. Распад углеводов при спиртовом брожении совершается без участия O₂; с энергетической точки зрения брожение гораздо менее выгодно, т. е. оно требует траты большего количества материала, чем кислородное дыхание, как показывает нижеследующая схема:



При спиртовом брожении, помимо спирта и CO₂, накапливаются еще и побочные продукты, а именно: глицерин, янтарная кислота и высшие спирты, так называемые сивушные масла. Происхождение глицерина остается невыясненным; что же касается янтарной кислоты и сивушных масел, то они образуются на счет азотистых веществ, а именно из аминокислот и, следовательно, являются продуктами сбраживания производных от белков. Количество побочных продуктов, однако, очень невелико. В последнее время путем искусственного воздействия сернистыми солями удалось изменить нормальный ход брожения и повысить выход глицерина до 30% вместо обычных 1—3%. В Германии этим способом добывали глицерин из углеводов картофеля во время войны.

У высших растений спиртовое брожение в форме интрамолекулярного дыхания является малоценной заменой дыхания кислородного; некоторые грибы, однако, уже оказываются более приспособленными к такой замене; например, *Mucor stolonifer* при недостатке кислорода сбраживает сахар и может поддерживать, таким образом, свою жизнь; другие же виды, напри-

мер, *Mucor racemosus*, даже и при доступе O_2 образуют спирт из сахара. К этому типу принадлежат и дрожжи. Будучи способными сжигать сахар до CO_2 и H_2O , они всегда сбраживают его; при полном доступе O_2 по данным *Джилльте* сжиганию подвергается лишь $\frac{1}{5}$ часть сахара, а $\frac{4}{5}$ — сбраживаются. Весьма возможно, что причина этого явления лежит в преобладании у дрожжей зимазы над оксидазами.

Опыт показывает вместе с тем, что дрожжи вовсе не являются типичными анаэробами; длительное отсутствие O_2 в окружающей их среде задерживает их развитие и вообще оказывает вредное влияние.

Помимо дрожжей, плесней и высших растений, этиловый спирт могут образовать из углеводов также и некоторые виды бактерий, хотя у них он и не является главным продуктом; спирт образуется вместе с другими веществами, как уксусная, муравьиная, янтарная, молочная кислоты и друг. Бактерии вместе с тем оказываются способными сбраживать не только сахар, но также глицерин, маннит и друг. многоатомные спирты.

Среди бактерий мы встречаемся уже со строгими анаэробами, для которых O_2 оказывается вредным даже в минимальных дозах. Так, например, по исследованиям *Бейеринка*, анаэробом является *Bacillus butylicus*, который встречается дико на зерновках ячменя и, попадая в муку, переводит крахмал в мальтозу, которая частью идет на питание его, а частью сбраживается с выделением H и CO_2 и образованием высших спиртов, пропилового и бутилового.

Строгим анаэробом является также открытый *Виноградским*, связывающий азот атмосферы *Clostridium Pasteurianum*; микроб этот сбраживает глюкозу, фруктозу, сахарозу и некоторые друг. углеводы на масляную и уксусную кислоты (45%), CO_2 и H .

Микробы, дающие масляную кислоту в качестве продукта брожения, довольно многочисленны и нередко являются строгими анаэробами.

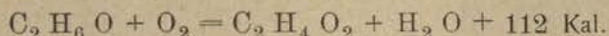
Из сказанного ясно, что утилизация готовых органических веществ может принять чрезвычайно разнообразные формы, начиная от полного окисления кислородом атмосферы и кончая расщеплением при полном отсутствии этого элемента. Соответственно такому разнообразию химических превращений, мы встречаем в природе растения исключительно приспособленные к кислородному дыханию, а также растения, нормально развивающиеся только в среде вовсе не содержащей свободного O_2 . Между этими двумя крайними типами аэробов и анаэробов существует многочисленный ряд переходных форм, довольствующихся очень малым содержанием O_2 и свободно переносящих в течение известного времени отсутствие его.

Обычно в физиологии растений неполное окисление дыхательного материала, а также расщепление его на более простые соединения без участия свободного O_2 называются брожениями. Классификацию брожений затем устанавливают по характеру продуктов, получающихся при расщеплении; так, например, различают спиртовое, маслянокислое, уксусное, молочно-кислое брожения.

Классификация эта, однако, имеет чисто условный характер, так как в результате брожения всегда получается не один, а несколько продуктов. Например, при спиртовом брожении получается, кроме спирта, также CO_2 .

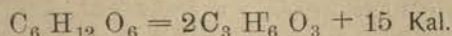
Иногда брожение называют окислительным, применяя термин этот к тем случаям разложения органического вещества, в которых совершается неполное окисление дыхательного материала на счет кислорода атмосферы.

Типичным примером подобного окислительного брожения может служить образование органических кислот из углеводов у некоторых высших растений, а также уксусное брожение спирта, вызываемое уксусными бактериями (*Bacterium Pasteurianum*, *Bacterium Kützingianum*, *B. aceti* и др. виды) и идущее по следующей схеме:



Как видно из приведенных формул, при уксусном брожении углекислота вовсе не выделяется.

Из брожений неокислительного характера следует упомянуть особо молочнокислое, вызываемое очень большим числом разнообразных микробов. Как раз на молочнокислом брожении сказывается неудобство классификации по продуктам, так как молочная кислота в малых количествах получается при очень разнообразных разложениях органических веществ. Некоторые бактерии, наприм., *Bacillus lactis acidi* или *Bacillus acidificans longissimus*, образуют очень большие количества молочной кислоты, разлагая глюкозу по следующей схеме:



Молочнокислое брожение, наряду со спиртовым и уксусным имеет очень большое значение в технике, так как на нем основано приготовление различных кислых молочных продуктов (кефир, простокваша, кумыс), силосование кормов, приготовление квашеной капусты, огурцов и т. п.

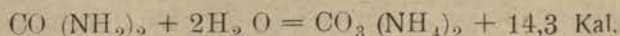
Материалом для молочнокислого брожения могут служить очень разнообразные органические вещества.

Наиболее стойкий из вырабатываемых растением углеводов, а именно клетчатка, также обрабатывается микробами, при чем по получающимся характерным продуктам различают водородное и метановое брожение клетчатки.

При водородном и метановом брожениях получаются наряду с H_2 и CH_4 также CO_2 , уксусная и масляная кислоты в очень значительных количествах. Бактерии маслянокислого брожения способны обрабатывать также и пектиновые вещества; процесс этот имеет большое практическое значение, так как на нем основаны разные способы выделения волокон из прядильных растений (мочка льна, конопли и проч.).

Помимо безазотистых органических соединений, брожению подвергаются также и азотистые вещества. Так, например, обычный продукт выделения у животных, мочевины, не усваивается зелеными растениями, но

подвергается энергичному сбраживанию разными уробактериями (*Urobacillus*, *Urococcus*, *Urosarcina*) по схеме:



У высших же растений тот же процесс, повидимому, вызывается особым энзимом уреазой.

Белковые вещества также подвергаются переработке целой многочисленной ратью аэробных и анаэробных бактерий, при чем в качестве продуктов получают такие дурно пахнущие вещества как H_2S , индол, а самый процесс разложения носит название гниения.

Наконец, даже наиболее стойкое азотистое вещество — хитин, входящий в состав оболочек у грибов и очень распространенный в животном царстве, также перерабатывается микробами с выделением аммонийных солей. По мнению Штюрмера хитин может разлагаться также грибом *Actinomyces odorifer*, который считается главным образвателем «запаха земли».

В общем, можно сказать, что ни одна из форм органического вещества в природе не остается неиспользованной теми или иными растительными организмами в целях добывания энергии, необходимой для поддержания жизнедеятельности. У зеленых растений дыхательным материалом служат заготовленные ими углеводы и их производные, у сапрофитов мертвые остатки всяких организмов. Что касается хемосинтезирующих организмов, то и у них, повидимому, существует процесс разрушения готового органического вещества; по крайней мере это очень вероятно для водородобактерий. Некоторые же представители серобактерий, а именно *Beggiatoa*, вовсе обходятся без сжигания органического вещества, довольствуясь энергией, получающейся от окисления H_2S по схеме:



Из представленного очерка о процессе дезассимиляции у растительных организмов видно, как разнообразны могут быть химические превращения веществ, употребляемых в качестве материала для сжигания. С общебиологической точки зрения этот процесс следует рассматривать как специфическое приспособление организма в целях получить некоторый постоянный источник энергии. Если бы растение пользовалось только энергией из окружающей среды, то вся жизнедеятельность его находилась бы во власти всевозможных колебаний этого внешнего источника. Допустим, в качестве примера, что зеленое растение пользовалось бы для поддержания своей жизнедеятельности только энергией светового луча; в таком случае жизнь замирала бы вместе с наступлением темноты. Если этого не происходит, то не происходит исключительно благодаря способности растения сжигать накопленное органическое вещество и черпать из него необходимую для постоянного расхода энергию.

ГЛАВА XXII.

Общая схема круговорота органического вещества. Взаимоотношения физиологически различных групп растительных организмов в процессе накопления и минерализации органического вещества. Обмен энергии. Виды энергии, используемые растительным организмом. Выделение тепла растением. Свечение. Электрическая энергия. Механическая энергия.

Изложенные выше данные позволяют нам подвести баланс тем превращениям органического вещества, на которых зиждется его круговорот и которыми поддерживается известное равновесие в приходе и расходе как самого вещества, так и энергии.

Что касается синтеза органического вещества и накопления энергии, то относящиеся сюда процессы могут быть иллюстрированы следующей схемой:

Автотрофные организмы

	Источники С	Источники энергии	Продукты синтеза
I. Хемосинтезирующие растения			
Нитрифицирующие бактерии	—	$NH_3 + O \rightarrow HNO_3$	Продукты неизвестны
Серобактерии	CO_2 атмосферы	$H_2S + O \rightarrow H_2O + S$	
Водородобактерии	CO_2 атмосферы	$H_2 + O \rightarrow H_2O$	
Железобактерии	—	$2FeO + O \rightarrow Fe_2O_3$	
II. Фотосинтезирующие растения			
Зеленые растения	CO_2 атмосферы	Солнечный луч	Углеводы

В результате синтеза накапливается известный запас органического вещества и энергии, из которого часть остается неприкосновенным и поддерживает существование живой материи, а часть разрушается, до исходных минеральных веществ, т. е. подвергается процессу минерализации. Во время минерализации происходит расходование заключенной в органическом веществе потенциальной энергии.

На основании современных научных сведений процесс минерализации может быть иллюстрирован следующей схемой:

Накопленное органическое вещество

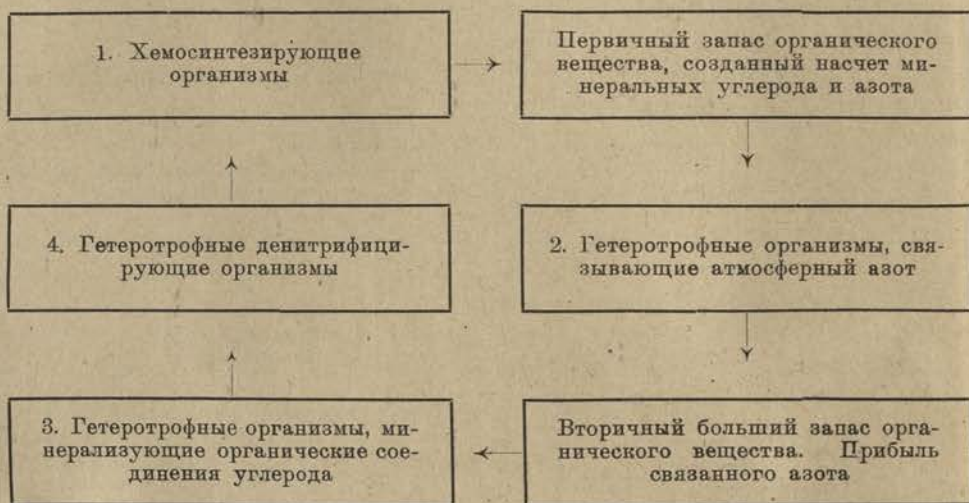


Прямая минерализация органического вещества под влиянием химических и физических агентов минеральной среды протекает чрезвычайно медленно, и по мнению некоторых ученых поверхность земли уже в короткое время покрылась бы остатками мертвых растений и животных, если бы в процессе минерализации не принимали участие гетеротрофные организмы. Деятельность гетеротрофных организмов можно рассматривать как весьма важный фактор, устраняющий излишек мертвого органического вещества и освобождающий место для нового синтеза. Поэтому, без всякого преувеличения можно сказать, что, по крайней мере, сапрофиты способствуют косвенным образом накоплению органического вещества.

Гетеротрофные организмы в отношении углерода находятся в полной зависимости от автотрофных растений. Иначе обстоит дело с азотом. Мы уже видели выше, что фотосинтезирующие растения неспособны усваивать атмосферный азот, а следовательно и умножать таким путем запас органического азота. То же самое наблюдается и у хемосинтезирующих бактерий, и если бы не было среди бактерий же таких видов, которые обладают этой способностью, то вся органическая жизнь была бы ограничена тем запасом связанного азота, который получается действием атмосферного электричества.

Однако, бактерии, связывающие атмосферный азот, являются типичными гетеротрофными организмами. В результате гетеротрофные организмы способствуют накоплению не только органического углерода, но также и органического азота.

Если на основании этих данных мы попытаемся набросать схему накопления органического вещества в процессе исторического развития растительных организмов, то получим такую последовательность:



Как видно из схемы, избыток мертвого органического вещества в виде органических соединений углерода и азота при посредстве организмов, минерализующих эти соединения, уничтожается, и таким образом может быть поддержано равновесие в круговороте органического вещества при сохранении некоторого неприкосновенного запаса в виде живых организмов неопределенно долгое время.

Последовательность в появлении различных физиологических групп организмов выражена в схеме на основании особенностей их питания. В самом деле, гетеротрофные организмы, очевидно, могли появиться лишь после того, как был накоплен некоторый запас органического вещества автотрофными организмами.

Точно также гетеротрофные денитрифицирующие организмы могли появиться лишь тогда, когда создался некоторый избыток органического азота под влиянием организмов, связывающих азот атмосферы и способствующих умножению автотрофных организмов¹⁾.

В нашей схеме, однако, совершенно отсутствуют фотосинтезирующие растения. Каким образом в указанном по схеме, повидимому, наиболее древнем цикле организмов могли появиться эти растения? Так как они требуют для своего нормального развития связанного азота, то первое появление их могло бы произойти одновременно с хемосинтезирующими микроорганизмами на счет запаса связанного минерального азота. Но мы уже указывали ранее, что по строению своего синтезирующего аппарата, они не могли появиться ранее, чем не был накоплен некоторый запас органического вещества, необходимый для постройки самого аппарата.

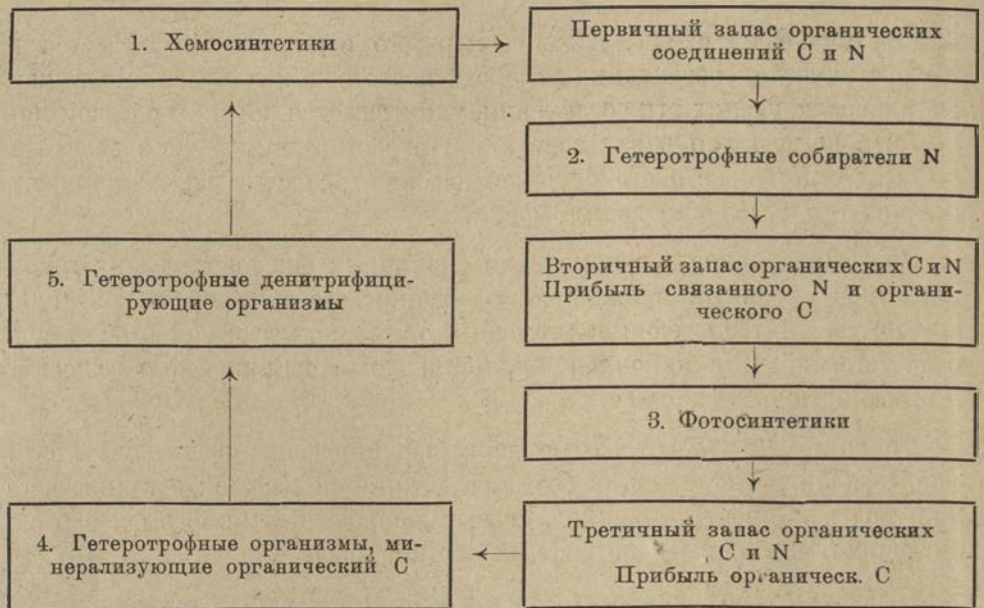
Таким образом, фотосинтезирующие растения могли развиваться либо из хемосинтезирующих, либо из сапрофитов.

Развитие фотосинтезирующих растений не могло бы быстро прогрессировать, если бы количество связанного азота ограничивалось тем запасом его, который получается действием атмосферного электричества. Мир зеленых растений только тогда получил могучий толчок к умножению, когда запасы связанного азота были увеличены азотособирателями из группы гетеротрофных организмов.

Весьма возможно даже, что фотосинтезирующие растения появились позже гетеротрофных азотособирателей.

Согласно этим соображениям, круговорот органических соединений углерода и азота может быть иллюстрирован следующей схемой:

¹⁾ Впрочем, существует группа денитрифицирующих бактерий, которые восстанавливают нитриты и не нуждаются в азотистых органических соединениях.



В результате иллюстрированного этой схемой круговорота органических соединений азота и углерода получается как бы некоторое *perpetuum mobile*: одна часть организмов накапливает органическое вещество и энергию, а другая только расходует их. В действительности, благодаря различному отношению к свободному и связанному азоту, взаимоотношения между автотрофными и гетеротрофными организмами гораздо сложнее.

Если принять во внимание, что по процентному содержанию в теле растения преобладает углерод, а количество азота очень невелико, то понятно, что уже небольшая прибыль связанного азота может значительно повысить общий запас органического вещества.

Таким образом, между автотрофными организмами, с одной стороны, и различными группами гетеротрофных организмов, с другой, должна существовать определенная количественная связь, чтобы могло поддерживаться постоянное равновесие между синтезом и разрушением органического вещества.

На самом деле, мы, однако, лишены возможности произвести хотя бы приблизительный количественный учет круговорота живой материи и определить, увеличивается ли ее количество, остается ли стационарным или, наоборот, уменьшается. Не может быть, однако, никакого сомнения, что далеко не весь запас органического вещества и энергии, получаемый от зеленых растений, утилизируется гетеротрофными организмами. Значительная часть его остается в недрах земли в форме торфа, бурого и каменного угля. И если эти остатки человек использует для своей деятельности, то все же это далеко не исчерпывает общего запаса, погребенного

под океанами. Поэтому, мы вряд ли ошибемся, если скажем, что, по крайней мере, в настоящее время мы живем еще в эпоху умножения органического вещества и энергии на земле.

Рассмотрим теперь ближе круговорот энергии, тесно связанный с круговоротом органического вещества.

Обратимся сначала к приходу энергии. Хемосинтезирующие организмы, без сомнения, обладают способностью накапливать потенциальную энергию в форме органического вещества, пользуясь химической энергией реакций окисления. Способность эта, однако, ограничена, повидимому, только этой группой организмов.

Что касается электрической энергии, то современные весьма, впрочем, скудные сведения ничего не говорят нам о возможности утилизации растением этого вида энергии в сколько-нибудь значительных размерах.

Тепловая энергия, без сомнения, утилизируется растением и заимствуется им из окружающей среды. Эта форма энергии, однако, не может играть исключительной роли, так как все превращения вещества в растении, как мы знаем, совершаются в очень узких температурных рамках. Кроме того, растение не обладает способностью переводить тепловую энергию в потенциальную форму и потому этот вид энергии не может оказывать влияния на увеличение запаса энергии вообще.

Таким образом, главной формой энергии, которую растение заимствует из окружающей среды в больших количествах является свет; лучистая энергия у зеленых растений превращается в химическую и накапливается в продуктах ассимиляции и потому ее нужно считать главным источником прихода.

Однако, для поддержания жизнедеятельности растительного организма первенствующее значение приобретает химическая энергия, которая либо непосредственно заимствуется из среды, как это мы наблюдаем у хемосинтетиков, либо накапливается путем превращения лучистой энергии, как это имеет место у фотосинтетиков.

Расход энергии основан на превращении ее в другие формы. Нельзя не сознаться, что наши современные сведения о превращении энергии в живом растении крайне скудны. Нашему наблюдению становятся доступными лишь окончательные формы, являющиеся уже после того, как внутренняя работа закончена.

К таким окончательным формам принадлежит, прежде всего, механическая энергия, на счет которой организм совершает разнообразные движения, как всего тела, так и различных его частей. Движения эти, хотя и не так резко бросаются в глаза у растения по сравнению с животным, однако, как увидим позже, играют огромную роль в жизни организма.

Второй конечной формой превращения энергии является энергия тепловая, которая выделяется растением. Температура растения обычно колеблется вместе с температурой окружающей среды, так как растительный организм не обладает необходимыми приспособлениями для поддер-

жания постоянной температуры тела, как это наблюдается у теплокровных животных.

Путем излучения, а также у сухопутных растений, благодаря испарению, температура растительного тела может быть даже понижена по сравнению с температурой среды. Поэтому, чтобы обнаружить выделение тепла растением необходимо принять необходимые предосторожности против потери тепла. Для демонстративного опыта достаточно, например, наполнить колбу, окруженную дурными проводниками тепла, проростающими семенами, цветочными почками, зелеными листьями и проч. Необходимо только позаботиться о достаточной аэрации. Термометр, окруженный указанными объектами, покажет повышение t° на несколько градусов. Те же объекты, но убитые и предохраненные от воздействия микробов, в указанной постановке опыта не обнаруживают выделения тепловой энергии.

Опыт показывает, что выделение тепла зависит от стадии развития растения: вообще говоря, молодые части выделяют тепла больше, чем старые. Для демонстрационных термометрических опытов особенно пригодны цветы; так, например, термометр, помещенный в соцветия пальм, саговников или в некоторые части цветка *Viktoria regia* нередко показывает t° на 10° выше окружающего воздуха. Краус, окружая шарик термометра соцветиями *Arum italicum*, наблюдал t° до $51,3^{\circ}$ C, превышавшую на $33-36^{\circ}$ t° окружающего воздуха.

Существует так называемые термофильные бактерии, которые начинают развиваться лишь при 30° C; таков, например, *Bacillus calfactor*, вызывающий самонагревание сена.

Во влажном сложенном в копны сене быстро развиваются разные микробы, которые энергичным выделением тепла повышают t° внутри копны до 40° C. В это время начинает быстро развиваться термофильный *Bacillus calfactor*, который доводит t° до 70° C, являющуюся для него предельной максимальной. Если же сено стерилизовать, то самонагревание не обнаруживается.

Что касается количественного учета тепла, выделяемого растением, то его возможно вести лишь сложным калориметрическим методом. Сделанные в этом направлении работы Боннье показывают, что 1 клгр. проростающих семян или молодых растений выделяет в минуту 20—50, а иногда свыше 100 cal (1 cal = колич. тепла необходим. для нагревания 1 гр. воды на 1° C).

Целый ряд наблюдений указывают на то, что выделение тепла тесным образом связано с дыханием. Чем больше поглощается кислорода данной частью растения, тем более выделяется ею тепла. Гарро (1851) удалось установить почти полную пропорциональность между поглощением O_2 и повышением t° растения. Эрикссон показал также, что при наступлении интрамолекулярного дыхания у аэробов выделение тепла сильно понижается; быть может поэтому аэробы и не могут поддерживать своего существования на счет интрамолекулярных процессов. У бродильных же организмов, наоборот, вследствие траты большого количества ма-

териала, брожение является источником значительных количеств выделяемой теплоты.

Нельзя не указать также, что при поранении растений, вызывающем повышение энергии дыхания, повышается также и выделение тепла. Все эти явления легко объяснить, если принять, что дыхание и брожение служат у растений источниками выделяемого ими тепла.

Окислительные процессы дыхания и расщепление органических веществ при брожении ведут к освобождению потенциальной химической энергии, которая затем превращается в тепловую. Можно, однако, спросить, достаточно ли одного дыхания и брожения для покрытия расхода энергии на выделение тепла?

По опытам *Родвальда* с покоящимися растительными органами общее количество выделенной тепловой энергии примерно равнялось тому ее количеству, которое получилось бы если бы вся химическая энергия дыхания была превращена в тепловую.

Напротив, опыты *Боннье* с прорастающими семенами показывают, что в этом случае количество выделяемой тепловой энергии больше, иногда вдвое больше того количества, которое могло бы получиться от дыхания. Нужно думать, следовательно, что источниками выделяемой тепловой энергии, помимо химической энергии дыхательного материала, служат также разнообразные физические процессы, совершающиеся внутри организма, как растворение твердых тел, смешение жидкостей и т. п. Тем не менее окислительные процессы дыхания и расщепления органических веществ при брожениях следует считать главными источниками выделяемой растением тепловой энергии.

Но если химическая энергия дыхательных и бродильных процессов целиком тратится на производство тепловой энергии, которую растение выделяет, то спрашивается, какое же значение имеют указанные процессы для жизни растения? Ответ на этот вопрос может быть дан лишь тогда, когда нам будут точно известны все превращения освобождающейся при дыхании и брожении энергии. Пока же мы вынуждены ограничиться лишь предположением, что выделение тепла является лишь конечным процессом полного освобождения отработавшей энергии, что химическая энергия дыхательного и бродильного материала сначала превращается в такие формы, которые непосредственно утилизируются организмом, и что уже потом все эти формы превращаются в тепловую энергию, которая и выделяется. Очень возможно вместе с тем, что и тепловая энергия до момента ее выделения утилизируется растением, несмотря на отсутствие специального регулятора для поддержания t° тела на одном уровне.

Конечным процессом превращения энергии у растений является также испускание видимых лучей, называемое свечением.

Явление это наблюдается, однако, лишь у некоторых видов грибов и бактерий и водорослей и оно тесно связано с их жизнедеятельностью. Очень сильное свечение обнаруживают некоторые тропические виды *Agaricus*. Так, например, у бразильского *A. Gardneri*, манильского

A. nostilucens, амбоинского *A. igneus* и средиземноморского *A. olearis* светится спороносный слой под шляпкой. У нашего опенка, *A. melleus*, напротив, светится мицелий, пронизывающий древесину, что является причиной всем известного свечения гнилой древесины. Разводки светящихся бактерий испускают при благоприятных условиях настолько сильный свет, что его можно утилизировать для фотографии (живая лампа).

До сих пор не удалось выделить из растительного организма вещества, обнаруживающие свечение.

Известно только, что свечение не связано с поглощением света, так как обнаруживается при длительных культурах грибов и бактерий в темноте.

Далее, установлено, что свечение происходит лишь в присутствии кислорода, т. е., что оно связано с процессами окисления. В виду того, однако, что при известных условиях, а именно при повышении t° , способность свечения угасает, а дыхание и развитие организма идут нормальным порядком, нельзя связывать окислительные процессы, вызывающие свечение, непосредственно с дыханием.

Бейеринк показал, что способность испускать свет у светящихся организмов находится в прямой зависимости от состава питательных веществ; какого-либо определенного вывода, однако, нельзя сделать в данном случае, так как разные организмы требуют и различных питательных веществ для проявления свечения. Совершенно неизвестным остается также и биологическое значение свечения для растений, обладающих этим свойством.

Чрезвычайно скудными сведениями обладаем мы также относительно электрической энергии в растительном организме. Как показывают новейшие исследования, в теле растения обнаруживаются электрические токи, появление которых связано с процессом дыхания; если удалить кислород, то исчезают и токи; наоборот, в частях растений с повышенной энергией дыхания, электрические токи достигают наибольшей интенсивности. Электрическое напряжение изменяется также в зеленых частях, в связи с фотосинтезом; вместе с затемнением и прекращением разложения CO_2 изменяется и направление электрических токов.

Источником растительного электричества, без сомнения, являются разнообразные химические реакции, вследствие чего могут возбуждаться слабые электрические токи между разными частями даже одной и той же клетки. Имеют ли какое-либо физиологическое значение электрические явления внутри тела растения совершенно неизвестно.

Выше уже было упомянуто, что одной из окончательных форм превращения энергии является механическая, которая затрачивается на производство разнообразных движений, совершаемых всем растением или отдельными его частями. Откуда может браться механическая энергия? Мы можем с большой вероятностью предположить, что источником ее является химическая энергия дыхания; но каким образом может химическая энергия непосредственно переходить в механическую, этого мы не знаем.

Для работы паровой машины, как известно, первоисточником энергии является химическая энергия сжигания; но она сначала переходит в тепловую и только последняя используется непосредственно, благодаря ее переходу в энергию механическую. Таким образом химическая энергия дыхания переходит в механическую энергию, скажем, движения протоплазмы, остается неясным.

Но независимо от химической энергии дыхания, растительный организм может использовать и друг. источники, из которых очень большую роль, без сомнения, играет осмотическое давление, вызывающее не только передвижение вещества, но и чисто механическую силу напряжения и давления. Осмотическое давление само по себе совершенно не зависит от химического состава веществ его вызывающих и потому химические процессы дыхания могут иметь на него лишь косвенное влияние.

Точно также растением используется в широких размерах и независимая от процессов дыхания энергия молекулярного притяжения, играющая крупную роль в явлениях разбухания, кристаллизации, осаднения и проч.

Нельзя не сознаться, однако, что учение об энергетике жизнедеятельности растения находится еще в зародыше и потому не будет ничего неожиданного, если со временем в нем будут открыты какие-либо особые формы энергии, до сих пор нам еще совершенно неизвестные. Прогресс этой области ботаники, однако, вполне зависит от прогресса химии и физики в области превращения разных форм энергии.

Литература.

1. О дыхании.

- Aubert, E. Recherches sur la respiration et l'assimilation des plantes grasses. (Revue gén. de botanique. IV. 1892.)
- Bonnier, G. et Mangin, L. Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle. (Ann. Sc. nat. Botanique. VI Série. XVIII; 1884.)
- Recherches sur la respiration et la transpiration de champignons. (Ann. Sc. nat. Botanique. VI Série. XVII; 1884.)
- Recherches sur l'action chlorophyllienne séparée de la respiration. (Ann. Sc. nat. Botanique. VII Série. III; 1886.)
- Бородин, И. П. Физиологические исследования над дыханием листоносных побегов. (Труды СПб. Об-ва Ест. VII. СПб. 1876.)
- Untersuchungen über die Pflanzenatmung. (Mémoires de l'Académie Imp. des Sciences de St. Pétersbourg; VII Série; XXVIII; 1881.)
- Garreau. (Ann. Sc. nat. III Série. XV; 1851.)
- Godlewski, E. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung. (Jahrbücher für wiss. Botanik. XIII; 1882.)
- Костычев, С. П. Физиологические исследования над дыханием растений. Юрьев. 1910.
- Исследования над анаэробным дыханием растений. СПб. 1907.

Ku ijper, J. Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. (Rec. des travaux botan. Néerlandais. VII; 1910. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg. II Sér. IX; 1911.)

Kunstmann. Verhältnis zwischen Pilzernte und verbrauchter Nahrung. Leipzig. 1892.

Лясковский. Прорастание тыквенных семян. Москва. 1874.

Maige, G. Recherches sur la respiration des différentes pièces florales. Paris. 1911. (Ann. Sc. nat. Botanique. IX Série. XIV. 1911.)

Миленков, А. Р. Спиртовое брожение высших растений. (Известия Московск. Сельскохоз. Ин-та. Москва. 1915.)

Морковин. Влияние анестезирующих и ядовитых веществ на дыхание высших растений. Варшава. 1901.

Nicolas, G. Recherches sur la respiration des organes végétatifs des plantes vasculaires. (Ann. Sc. nat. Botanique. IX Série. X. 1909.)

Palladin, W. und Kostytschew, S. Methoden zur Bestimmung der Atmung der Pflanzen. (Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden. E. Abderhalden. Berlin. Wien. 1910.)

Палладин, В. И. Действие ядов на дыхание растений. (Известия Имп. Академии Наук. СПб. 1910.)

— К теории дыхания растений. (Известия Имп. Академии Наук. СПб. 1909.)

— Дыхание растений как сумма ферментативных процессов. (Записки Имп. Акад. Наук. VIII Sér. XX; 1907.)

— Физиология растений. 8-е изд. Петроград. 1917.

Половцов, В. В. Исследования над дыханием растений. СПб. 1901. (Зап. Имп. Акад. Наук. VIII Sér. XIV; 1901.)

Пуринович, К. Физиологические исследования над дыханием растений. Киев. 1899.

Pfeffer. Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889.

Рамапп. (Jahrbücher für wiss. Botanik. L. 1911.)

Залесский, В. К вопросу о влиянии раздражений на дыхание растений. (Записки Ново-Александрійск. Ин-та Сельск. Хоз. XV. 1902.)

Stoklasa. (Centralblatt für Bacteriologie. II Abth. XXI; 1908.)

Vignal. (Revue génér. de Botanique. II. 1890.)

White. (Annales of botany. XXI; 1907.)

2. О брожениях.

Bencke. Bau und Leben der Bacterien. Leipzig. 1912.

Buchner, E. Die Zymasegährung. München. 1903.

Duclaux. Microbiologie. 1901.

Euler und Lindner. Chemie der Hefe und der alkoholischer Gärung. 1915.

Ивановский, Д. И. Исследования над спиртовым брожением. СПб. 1894.

Лебедев, А. Н. Химические исследования над внеклеточным спиртовым брожением. (Известия Алексеевск. Донск. Политехнич. Ин-та. II. 1913.)

Moritz und Morris. Handbuch der Brauwissenschaft. Berlin. 1893.

Омелянский, В. Л. Основы микробиологии. Петроград. 1917.

Pasteur. Etudes sur la bière. 1876.

Rubner, M. Die Ernährungsphysiologie der Hefezelle bei alkoholischer Gärung. Leipzig. 1913.

Литература о дыхании и брожениях чрезвычайно обширна, но до сих пор отсутствуют критические сводки, которыми можно было бы пользоваться для ориен-

тировки в относящихся сюда вопросах. Очень большое число статей, особенно о брожениях, опубликовано в следующих периодических изданиях:

Zeitschrift für Gärungsphysiologie. Berlin.

Biochemische Zeitschrift. Berlin.

Centralblatt für Bacteriologie, II Abth. Berlin.

Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie.
Straßburg.

3. Об обмене энергии.

Bonnier, G. (*Annales des Sciences naturelles.* VII Sér. XVIII; 1893.)

Cohn. (*Ber. deutsch. botan. Ges.* XI; 1893.)

Doyer, L. (*Recueil des travaux botan. Néerlandais.* XII; 1915.)

Gore. (U. S. Departem. of Agriculture. Bureau of chemistry. Bulletin No. 142.
1911.)

Knoch. (*Bibliotheca botanica.* 1899.)

Kraus, G. (*Annales du Jardin botan. de Buitenzorg.* XIII; 1896.)

— Die Blütenwärme bei *Arum italicum*. (*Abhandl. d. naturforsch. Gesellsch. zu Halle.* XVI; 1882.)

Meyer und Deleano. (*Zeitschr. für Botanik* III; 1911. V; 1913.)

Miehe. *Selbsterhitzung des Heues.* Jena. 1907.

Molisch, H. *Leuchtende Pflanzen.* 2 Aufl. 1912.

Nathansohn. *Der Stoffwechsel der Pflanzen.* Leipzig. 1912.

Peirce. (*Botan. Gazette.* LIII; 1912.)

Pfeffer, W. *Studien zur Energetik der Pflanzen.* 1892.

— *Pflanzenphysiologie.* II. Leipzig. 1904.

Richards, H. M. (*Annals of Botany.* XI; 1897.)

Rodewald, H. *Quantitative Untersuchungen über die Wärme- und Kohlensäureabgabe atmender Pflanzentheile.* (*Jahrbüch. für wiss. Botanik.* XVIII; 1887.
XIX; 1888.)

Russel. (*Proceed. of the Roy. Soc. Series B.* LXXVIII; 1906.)

ОТДЕЛ IX.

Усложнение организации растения.

Морфология основных органов.

ГЛАВА XXIII.

Общее понятие о росте и развитии организма. Отличие роста организма от роста кристалла. Общее понятие о размножении организмов. Переход от одноклеточного организма к многоклеточному. Зооглеи бактерий, колонии водорослей. Применение принципа разделения труда в многоклеточном организме. Соматическая и репродуктивная части многоклеточного организма. Неклеточные растения. Полиэнергидное и моноэнергидное направления в усложнении организации растения.

В предшествующих главах мы пытались охарактеризовать самые общие свойства растительного организма и его взаимоотношения со средой, приняв за основание организацию той элементарной биологической единицы, которая положена в основу строения тела растения. В виду того, что многие растения в своем развитии остаются на стадии одной свободно живущей клетки, морфологическая и физиологическая характеристика последней дает общее представление о всей группе одноклеточных растений.

До сих пор мы рассматривали растение, однако, только как некоторую фабрику органического вещества и изучали те черты организации, которые являются постоянным элементом организма. Мы пытались проникнуть в механизм обмена вещества и энергии между живой клеткой и окружающей ее средой, при чем конечной целью нашего анализа было установление причинной связи между совершающимися физикохимическими явлениями совершенно так, как это принято при научном исследовании любого явления из неорганической природы.

Построенный таким образом анализ как бы намеренно отодвигал на задний план то изменчивое начало, которое присуще живому организму и которое составляет необходимый атрибут жизни. Общий вывод, который можно сделать на основании этого анализа; сводится к тому, что живой организм в процессах обмена вещества и энергии с окружающей средой вполне подчиняется общим физикохимическим законам и что принципиально ничего нового в физикохимической лаборатории организма по сравнению с окружающей средой мы не находим. Единственное и вместе

с тем весьма существенное отличие физикохимических процессов, протекающих в теле организма, от подобных же процессов в мертвой среде сводится к наличию в организме особого регулятивного начала, как бы управляющего отдельными реакциями в соответствии с жизненными потребностями. Анализ обмена вещества и энергии, однако, лишь устанавливает факт присутствия этого регулятивного начала и пока не дает решительно никакого представления об его сущности.

Еще более рельефно выступает наличность регулятивного начала при рассмотрении эволюции формы живого организма, т. е. тех внутренних процессов жизнедеятельности, которые связаны с изменчивым началом и которые внешним образом характеризуют то, что принято называть развитием организма.

Становясь на отвлеченную физико-химическую точку зрения мы можем уподобить живую клетку некоторой фабрике органического вещества. Теоретически мы легко можем себе представить, что приход и расход энергии и вещества остаются в состоянии полного равновесия и под влиянием полученного в самом начале толчка фабрика поддерживает свою деятельность непрерывно и неопределенно долгое время.

В такой идеальной системе решительно нет никаких физических причин для изменения первоначальной организации клетки. Изменение это, однако, неминуемо должно наступить, если в приходе и расходе вещества не будет равновесия. Само собой разумеется, что в случае превышения расхода над приходом клетка должна приостановить свою работу и существование ее, как живого организма, тем самым прекращается. На этом пути, очевидно, нет никаких данных для поддержания жизни. Оно возможно только в том случае отклонения от равновесия, когда приход превосходит расход. С физикохимической точки зрения результатом такого превышения прихода над расходом должно быть умножение массы живой материи. Этот процесс чисто количественного увеличения живой массы клетки, обыкновенно сопровождающийся увеличением ее объема, действительно, наблюдается и в физиологии растений носит название роста.

В такой общей формулировке понятие роста вовсе не включает в себе чего-либо специфического, принадлежащего только организмам. С одинаковым успехом его можно применить к подобным же явлениям в неорганизованной природе; действительно, мы, например, говорим о росте кристаллов, разумея прямое увеличение их объема.

В явлении роста самом по себе, однако, опять таки нет никаких данных для изменения организации; действительно, мы легко можем себе представить, что кубический кристалл поваренной соли от микроскопически малой величины может дорасти по объему до размеров Монблана, ничуть не меняя свойственной ему кубической формы и внутреннего строения.

Существенное отличие роста живого организма от роста кристалла заключается, однако, в том, что он пространственно ограничен размерами индивидуума. Если мы возьмем любую микроско-

тически-малую бактерию, то на первый взгляд рост ее ничем решительно не разнится от роста микроскопически малого кристалла; но в то время, как кристалл при благоприятных условиях может принять любые размеры, бактерия, дойдя в увеличении до некоторой предельной величины, прекращает рост, несмотря на наличие всех благоприятных условий для его продолжения.

На ряду с максимальной оказывается сильно ограниченной также и минимальная величина бактерии; действительно, построение кристалла может начаться с одной молекулы вещества. Между тем, бактерию никак нельзя построить из одной молекулы, так как такое количество вещества совершенно недостаточно для осуществления той сложной организации, которую мы наблюдаем у простейших из известных организмов.

Мы не будем здесь входить в оценку соображений, которые высказывались и которые можно высказать по вопросу о первичном построении организмов и возникновении их на земле, так как область эта совершенно выходит из круга наших фактических сведений. Самый процесс индивидуализации живой материи нам неизвестен; мы познаем ее уже в виде готовых индивидуумов, для которых и существуют вполне определенные пространственные размеры.

Ограничение роста клетки, как индивидуума живой материи, однако, не останавливает общего прироста живой органической массы. Наблюдая простейший одноклеточный организм, например, какую-нибудь водоросль или бактерию, мы видим, что по достижении возможной максимальной величины индивидуум распадается на два новых; последние, в свою очередь, после известного периода индивидуального увеличения распадаются каждый на два новых индивидуума и т. д.

Таким образом, в окончательном итоге получается увеличение живой массы материи, как и при росте кристалла, но оно достигается двумя отличными друг от друга процессами, а именно ростом индивидуальным и затем умножением числа индивидуумов или, как обычно принято говорить, размножением.

Процесс размножения не только не ведет к увеличению массы индивидуума, но уменьшает ее; действительно, при делении одной бактерии на две новых размеры каждой дочерней бактерии меньше материнской. Индивидуальный рост и размножение являются двумя основными жизненными функциями, из которых складывается то изменение формы, которое принято называть развитием организма.

Обе эти функции в сущности имеют одну и ту же внешнюю цель, а именно: умножение живой органической массы; но в то время как рост является непосредственным выражением этого умножения, размножение само по себе служит лишь увеличению числа очагов индивидуального роста и вовсе не связано с процессом умножения органического вещества. Поэтому, понятно, что условия для размножения должны быть отличны от условий индивидуального роста.

Необходимость размножения, естественно вытекающая из основного свойства живой материи, именно ее индивидуализации, вносит новый эле-

мент в жизнедеятельность организма и потому может служить импульсом к усложнению организации.

С внешней стороны у простейших организмов форма размножения чрезвычайно проста. Одноклеточный организм, достигнув некоторой предельной максимальной величины, распадается на два новых индивида, которые повторяют процесс. Но уже для такого простого акта размножения необходима наличность определенных внутренних причин и определенной же организации, которая позволяла бы осуществить распадение одного индивидуума на два новых.

Сторонники механического воззрения пытались свести акт размножения к простому следствию изменений в условиях питания. Действительно, индивидуальный рост одноклеточного организма приводит к тому, что объем органической живой массы увеличивается быстрее поверхности. Поэтому, понятно, что при одинаково благоприятных внешних условиях питание внутренних частей организма должно ухудшаться; это ухудшение питания и может послужить непосредственным импульсом к распадению индивида на два новых, каковой процесс возвращает все живые части организма к прежнему состоянию в отношении питания. Но такое рассуждение справедливо лишь для таких форм, которые, как, например, шар, действительно, допускают более быстрое увеличение объема по сравнению с увеличением поверхности. Однако, мыслимы и такие формы, у которых увеличение объема может совершаться без нарушения определенного пропорционального отношения к поверхности. Так, например, если мы представим себе цилиндр, то при простом удлинении его без изменения внутреннего диаметра, отношение объема к поверхности может остаться неизменным.

Таким образом, мы должны прийти к заключению, что истинные причины размножения лежат в самой основе индивидуализации материи и пока остаются нам совершенно неизвестными.

У одноклеточных организмов пределы индивидуального роста очень узки, вследствие чего организмы эти остаются микроскопически малыми.

Правда, на примере неклеточных растений, о которых мы уже упоминали выше, мы видим стремление увеличить размеры одной клетки до весьма внушительных размеров. Однако, эти случаи редки и, как мы знаем, размеры клетки остаются в огромном большинстве случаев микроскопическими.

Это обстоятельство, вместе с тем, не составляет существенного препятствия для увеличения массы индивидуума. Теоретически легко представить себе перенесение индивидуальности с одной клетки на совокупность большого числа их. В результате мы получим рост индивидуума, состоящий из разрастания отдельных клеток и умножения их числа.

Именно этот принцип перенесения индивидуальности на совокупность большого числа клеток осуществляется в широких размерах в животном и растительном царствах и именно он явился могучим импульсом усложнения формы и организации. Мы не знаем, каким образом могло произойти подобное перенесение индивидуальности или, вообще говоря, как

совершился переход от одноклеточного организма к многоклеточному; но среди существующих растений можно найти постепенный переход от индивидуума одноклеточного к индивидууму многоклеточному. Первый шаг на многоклеточный организм мы находим в скоплениях клеток, возникающих путем быстро следующих одно за другим делений. Если деление происходит в одной плоскости, то получается цепочка, например, у



Рис. 85. Цепочки *Streptococcus sp. putigenus* при увеличении в 1000 раз. (По Мигула).



Рис. 86. Пластины *Micrococcus (Tetracosus) scarlatinus* при увеличении в 1.000 раз. (По Мигула).

бактерий из рода *Streptococcus* (рис. 85), если по двум взаимноперпендикулярным, то образуется пластинка, например, у бактерий рода *Micrococcus* (рис. 86), если по трем, то получаются пакетики, например, у *Sarcina* (рис. 87). Бактерии имеют не целлюлезную, а белковую оболочку, сильно ослизняющуюся, вследствие чего индивиды возникшие путем последовательного деления удерживаются по близости друг друга, будучи погруженными в общую слизь.

Скопления бактерий, погруженных в одну общую массу слизи, называются зооглеями. В такой зооглее еще невозможно найти ни одной характерной черты для многоклеточного индивида. Число клеток в зооглее совершенно произвольно и случайно и каждая клетка в полной мере сохраняет свою индивидуальность.



Рис. 87. Пакетики *Sarcina ureae* при увеличении в 2000 раз. (Ориг. рис.)

Тем не менее скопления бактерий следует считать первым шагом на пути к образованию многоклеточного организма; близкое соседство одинаковых организмов, без сомнения, не может не оказывать определенного физиологического влияния на их питание, хотя это влияние еще пока ничем не выражается в смысле некоторой определенной черты организации. В классе синезеленых водорослей мы нахо-

дим уже более прочное соединение, одноклеточных организмов, в котором близкое соседство ведет к изменению формы. Так, например, у водорослей из рода *Nostoc* шаровидные клетки соединены в цепочки, погруженные в

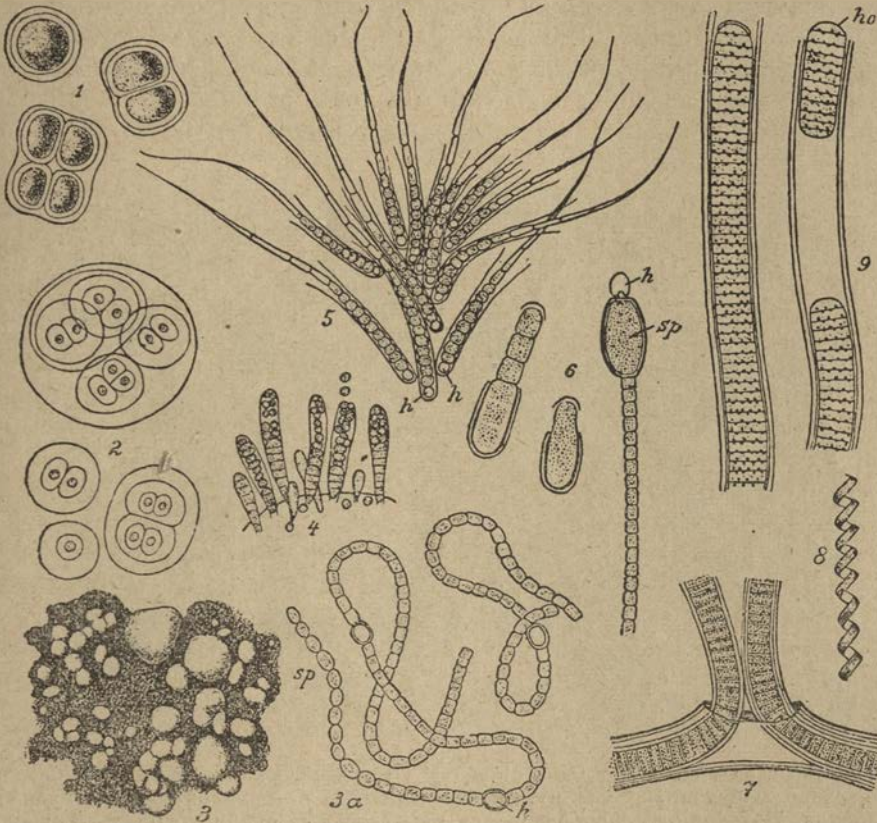


Рис. 88. Синезеленые дробянки; 1—*Chroococcus turgidus*, увелич. в 400 раз, 2—*Gloeocapsa sanguinea*, увелич. в 400 раз, 3—*Nostoc sphaericum*, колонии в нат. велич., 3 а— две нити *Nostoc verrucosum*, увелич. в 500 раз, 4—*Chamaesiphon confervicola*, увелич. в 40 раз, 5—*Rivularia minutula*, увелич. в 200 раз, 6—*Anabaena macrosperma*, увелич. в 100 раз, справа колония, слева проростающие внеродные споры, 7—*Plectonema Tommasinianum*, увелич. в 220 раз, 8—часть нити *Spiulina major*, 9—*Lyngbya aestuarii*, увелич. в 150 раз, направо нить, образующая гормогонии *ho*. Везде *h*—гетероцисты, *sp*—споры. (1, 2, 3—по Cooke, 4, 5, 7—по Hansgirg'y, 8—по Gomont, 3а, 6, 9—по Wettstein'y).

общую слизь; клетки, однако, уже настолько сближены, что оболочки их соприкасаются и в местах соприкосновения делаются плоскими.

У водорослей из рода *Lyngbya* и *Oscillaria* изменение формы в цепочке соединившихся клеток заходит еще далее и срединные клетки имеют вид плотно приставленных друг к другу цилиндров (рис. 88).

Подобное соединение одноклеточных организмов носит название к о л о н и и, так как здесь влияние их друг на друга уже не подлежит сомнению и притом колониальная форма является обязательной и характер-

ной для данного рода. Каждая клетка, однако, еще в полной мере сохраняет свою индивидуальность. Следующим шагом на пути соединения клеток можно считать образование таких колоний, где число индивидов является колеблющимся уже в некоторых определенных границах. Подобные колонии мы находим в группе зеленых водорослей, например, у *Eudorina elegans*. Эта водоросль имеет вид слизистого шарика, по периферии которого расположено 8, 16 или 32 одноклеточных организма. Внешний слой слизистой оболочки колонии отличается плотностью и сильно преломляет свет; следующий слой зернист и более богат водой,

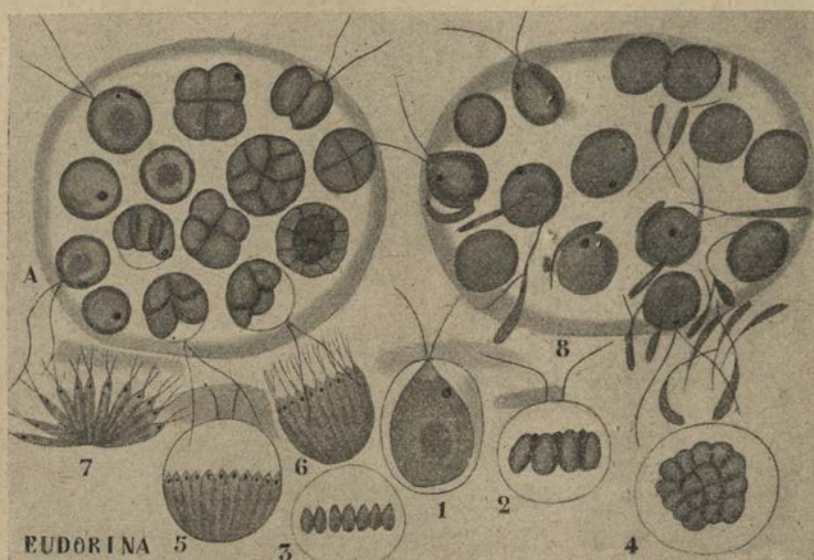


Рис. 89. *Eudorina elegans* по Goebel'ю; А—колония, размножающаяся бесполом путем, слизь разбухла, 1—особь мужской колонии, 2—6—образование табличек сперматозоидов, 7—табличка, распадающаяся на отдельные сперматозоиды, 8—женская колония; большинство ее особей округлились и превратились в яйца; сперматозоиды проникли уже в колонию.

в нем как раз и помещаются особи, составляющие колонию; внутренняя же часть шарика занята студенистым веществом и никаких клеток не заключает в себе. Каждая из клеток, входящих в состав колонии, путем последовательных делений, образует новую колонию, которая освобождается из материнской (рис. 89).

Следующим шагом на пути к образованию многоклеточного организма является построение колониальных зеленых водорослей из рода *Volvox*. Это зеленые шарики величиной иногда с булавочную головку, заключающие от 200 до 22 000 индивидов, расположенных по периферии шарика. Каждый индивид представляет одну клетку с хроматофором, ядром и двумя ресничками. Индивиды здесь, однако, уже связаны друг с другом особыми нитями протоплазмы, что и придает всей колонии известную

целостность и притом дает нам ясный морфологический признак взаимного влияния отдельных индивидов друг на друга (рис. 90).

Помимо протоплазменных нитей, связывающих отдельные индивиды в колонии и наблюдаемых также у некоторых колониальных водорослей типа *Eudorina* (например, у *Gonium rectorale* 16 клеток связаны протоплазменными нитями), у *Volvox* есть и еще один характерный прогрессивный признак. Именно, клетки колонии здесь обнаруживают явное различие, основанное на принципе разделения труда: одни из них путем деления увеличивают массу колонии, обеспечивают ее рост, тогда как другие являются родоначальницами новых колоний.

Различие это выражается внешним образом в разной величине клеток и в разной их судьбе.

Клетки, берущие на себя производство новых колоний, сильно разрастаются и затем путем последовательных делений образуют новые шарики, которые выходят из материнской колонии и начинают самостоятельную жизнь. Клетки, обеспечивающие питание и рост материнской колонии, напротив, остаются мелкими и затем умирают.

В этом явлении умирания определенных индивидов колонии, которое является последствием дифференцировки клеток и соответственного разделения труда, нельзя не видеть совершенно нового принципа на пути развития индивидуальности.

Одноклеточные организмы нельзя не признать бессмертными. по крайней мере, принципиально; путем последовательных делений каждый одноклеточный организм дает начало все большему и большему числу индивидов, которые под влиянием внешних воздействий могут умирать; но эта смерть есть нечто случайное, внешнее, не входящее в основные

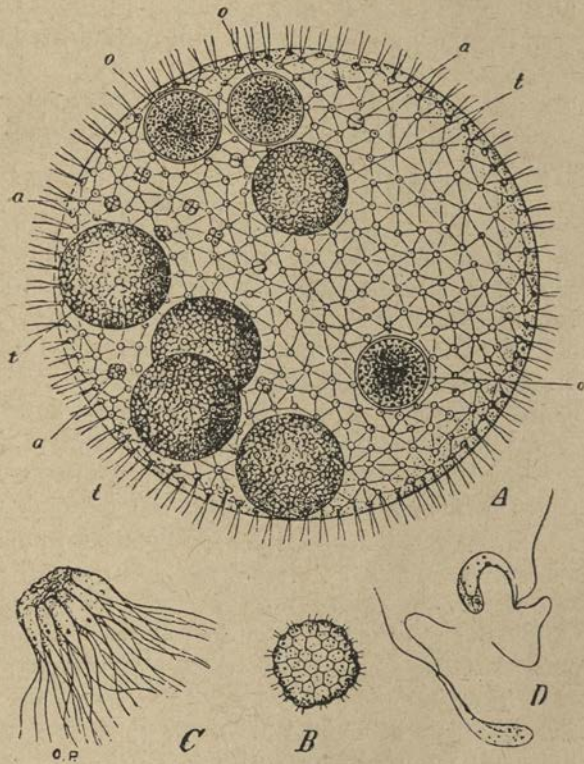


Рис. 90. *Volvox aureus*; А—колония с тремя оплодотворенными яйцами о, с значительным числом антеридиев а, и пятью дочерними колониями т, В— группа сперматозоидов, С— та же группа сбоку, D—отдельные сперматозоиды.

принципы организации. Также бессмертными являются и члены тех колоний, типом которых является, например, колония *Eudorina*. И здесь каждый индивид путем деления способен дать новую колонию и, следовательно, жить в потомках до бесконечности.

Принцип разделения труда в многоклеточной колонии *Volvox* приводит прежде всего к тому, что некоторая определенная часть индивидов лишается способности умножать свое потомство до бесконечности; эту роль берут на себя лишь некоторые индивиды, вследствие чего в потомство переходит не вся колония, а лишь некоторая ее часть.

Какой же смысле этого явления? Вопрос этот не легко решить, так как здесь мы встречаемся с основным свойством живой материи, которое заключается в тенденции к усложнению организации и применению принципа разделения труда.

Тенденция эта ясно выражена уже в построении одноклеточных организмов и организации клетки. Выше уже было указано, что основным живым элементом клетки является протоплазма; другие элементы, как ядро, пластиды и хондриозомы представляют образования вторичного характера и потому присутствие их не обязательно. Появление этих вторичных элементов можно, конечно, рассматривать как следствие применения принципа разделения труда уже в пределах одной клетки. Хотя, например, нам неизвестны в точности функции ядра, однако, на основании имеющихся данных мы вправе заключить, что оно несет определенную физиологическую работу. Еще более ясно обособление пластид, как органов фотосинтетической функции.

Ближайшие причины дифференцировки этих органоидов клетки, однако, нам остаются неизвестными, так как выполнение какой-либо определенной работы по существу не может быть причиной обособления специальной и притом постоянной морфологической единицы. Мы можем высказать лишь общее предположение, что истинный смысл непрерывного движения и эволюции формы в живой материи заключается в поддержании жизнедеятельности организма до бесконечности. У одноклеточных организмов по неизвестным нам причинам цель эта не достигается для отдельных индивидов; каждый индивид имеет очень ограниченную продолжительность жизни, которая, например, у бактерий измеряется часами и даже минутами. Чтобы достигнуть непрерывного поддержания жизни, единственным средством служит постоянное умножение числа индивидов. При каждом делении материнский индивид исчезает, но это не смерть в обычном смысле этого слова, а лишь распыление первоначальной индивидуальности на новые единицы.

Переход от одноклеточного организма к колонии знаменателен не только в смысле морфологического построения, но также и в смысле увеличения продолжительности жизни новой индивидуальной единицы. Многоклеточные индивиды в общем оказываются уже более долговечными, чем индивиды одноклеточные. Позже мы узнаем, что многоклеточные растительные индивиды могут существовать сотни и тысячи лет. Правда, и при таком построении индивидуальной единицы бессмертия для нее не

достигается, вследствие чего определенные клетки берут на себя специальную роль умножения числа индивидуумов. Но долговечный индивидуум может служить источником многократного возникновения новых индивидуумов, как это в действительности и наблюдается у высших растений; поэтому удлинение жизни индивидуума можно рассматривать как попытку создать более прочные очаги для возникновения новых особей, хотя бы и в ущерб некоторого запаса живой материи, обреченной заранее на смерть.

Несмотря на большой теоретический интерес этого вопроса, мы лишены возможности дать ему более полное освещение за отсутствием специальных исследований.

Мы можем характеризовать переход от одноклеточного индивидуума к многоклеточному лишь с чисто внешней стороны, как стремление увеличить продолжительность жизни каждого индивидуума.

Построение колонии *Volvox* крайне интересно в том отношении, что организм этот стоит как раз на границе между колонией и многоклеточным организмом. При дальнейшем усложнении организации растения мы уже не найдем ничего принципиально нового. В каждом более сложном, чем *Volvox* индивиде найдем те же две существенные составные части: соматическую или вегетативную, предназначенную для поддержания жизни индивида, и репродуктивную, служащую для умножения числа индивидов и поддержания жизни вида. Продолжительность жизни вегетативной части определяется продолжительностью жизни индивида, а продолжительность жизни репродуктивной части — продолжительностью жизни вида.

Прежде чем, перейти к дальнейшей характеристике усложнения организации многоклеточных растительных организмов, скажем несколько слов еще о некоторых особых формах, которые не получили широкого распространения.

Раньше мы уже неоднократно упоминали о гигантских одноклеточных организмах, типичным представителем которых являются морские зеленые водоросли из рода *Caulerpa* (рис. 9). Гигантская клетка *Caulerpa* не имеет внутри перегородок, включает много ядер и, таким образом, представляет, по удачному выражению Сакса, полиэнергидный организм. Как мы уже знаем, обычно клетка включает всего одно ядро, и многоклеточный индивид слагается из большего или меньшего числа одноядерных клеток.

Но *Caulerpa* дает нам образец особого направления в развитии индивидуальности, которое характеризуется увеличением массы протоплазмы и числа ядер. Зеленые водоросли *Botrydium* (рис. 8) и *Vaucheria*, более просто построенные, чем *Caulerpa*, также могут служить образчиками этого направления.

Одноклеточные полиэнергидные организмы, однако, не пошли далеко по пути усложнения организации, и *Caulerpa* является среди них самой совершенной формой.

Любопытно, что полиэнергидное направление шло и по другому пути, сходному с моноэнергидным. Среди зеленых водорослей известны полиэнергидные колониальные формы, типичным представителем которых является водяная сеточка, *Hydrodictyon reticulatum* (рис. 91). Далее мы встречаем уже настоящие многоклеточные полиэнергидные формы в группе водорослей из рода *Cladophora* (рис. 92). Ряд этот заключается харавами водорослями или харами (канделяберники или лучи-

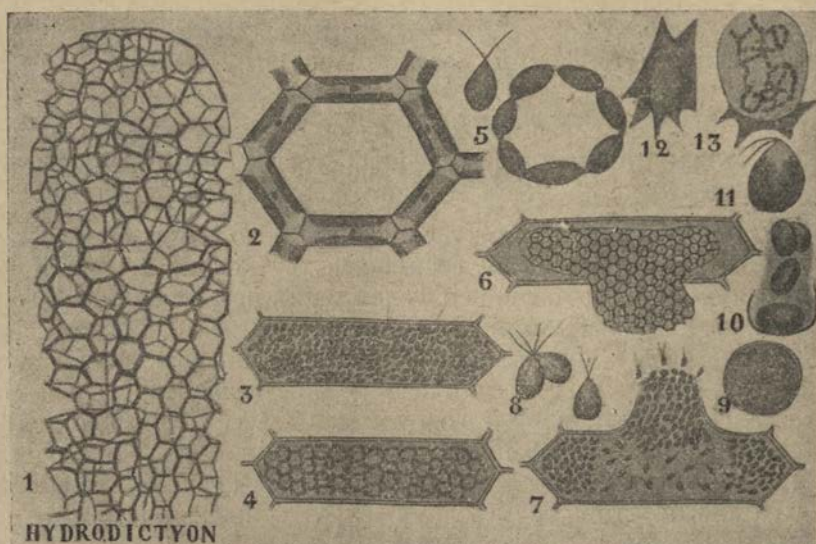


Рис. 91. *Hydrodictyon reticulatum* по Klebs'у, Warming'у и Артари; 1—сетевидная колония, 2—одна из петель сети, сильнее увелич., 3—образование зооспор, 4—зооспоры соединяются в молодую сетку, 5—отдельная зооспора; несколько зооспор соединились в петлю сетки, 6—освобождение сетки, возникшей бесполом путем, 7—образование гамет, 8—слияние гамет, 9—зигота, 10—внутри зиготы возникли 4 крупные зооспоры, 11—крупная зооспора отдельно, 12—полиэдр, 13—образование сетки внутри полиэдра.

цы, рис. 93), у которых тело состоит из стебелька и мутовчаторасположенных веточек. В тех местах, где отходят ветки, стебель слагается из многих мелких одноядерных клеток, а промежуточные между мутовками части стебля или междоузлия у *Nitella*, например, состоят из гигантских клеток с многими ядрами.

Харами, однако, и заканчивается многоклеточное полиэнергидное направление в построении индивидуума.

Нельзя не отметить еще одного крайне своеобразного способа построения многоклеточного индивида, способа, который наблюдается у слизевых грибов (*Mucophyta*), лишенных клеточной оболочки. У этих организмов одноклеточные индивиды имеют вид амёб, т. е. голых комочков протоплазмы, которые размножаются некоторое время самостоятельно, а затем соединяются вместе, образуя один индивид, называемый плазмодием (рис. 94). У одних слизевиков слияние протоплазмы от-



Рис. 92. Часть *Cladophora glomerata*. Увелич. 48.



Рис. 93. *Chara fragilis*; А—часть растения, в натур. величину, В—часть ветви ϕ с веточками β — β'' , антеридием *a* и оогонием *c*, С—щиток стенки антеридия с рукояткой и нитями. *Nitella flexilis*; D—нить из антеридия со сперматозоидами, E—освободившиеся сперматозоиды. (По Warming'у).

дельных одноклеточных индивидов совершается вполне, и в результате получается полиэнергидный организм с общей массой протоплазмы, называемый слитным плазмодием (группа *Mycogasteres*, пример *Fuligo septica*); у других в плазмодии можно отличить границы между соединившимися индивидами, вследствие чего плазмодий, называемый в данном случае сборным, напоминает колонию или многоклеточный организм (группа *Sorophorae*, пример *Polyspondylium violaceum*).



Рис. 94. Образование плазмодия *Physarum album*; 1—спора, 2—прорастание ее, 3, 4 и 5—амебы со жгутиками, 6 и 7—амебы после потери жгутиков, 8, 9, 10 и 11—сливание амёб друг с другом, 12—маленький плазмодий.

На основании изложенного мы видим, что присущая живой материи тенденция увеличить массу индивида и упрочить его жизнь выразилась в целом ряде попыток, существенно отличных друг от друга, но имеющих одну и ту же общую цель. В конце концов восторжествовало то моноэнергидное направление, которое хорошо иллюстрируется построением *Volvox* и которое сводится к соединению в одно целое одноклеточных индивидов.

Общим типом развития подобного моноэнергидного многоклеточного индивида является последовательное деление одной клетки, при чем часть продуктов этого деления идет на образование и поддержание жизни индивида, а другая служит поддержанию жизни вида.

Отсюда вытекает общий биологический закон: как бы ни был сложно построен многоклеточный индивид, он всегда возникает из одной клетки.

ГЛАВА XXIV.

Организационные и приспособительные черты организации. Дифференцировка тела у неклеточных растений. Обособление стебля, листа и корня. Морфологии стебля и листа у высших растений. Характеристика побега. Ветвление стебля. Долговечность стебля. Строение листа и формы его. Формации листьев. Жилкование. Листорасположение. Понятие о симметрии в строении тела растения. Метаморфозы стебля и листа. Морфология корня и его метаморфозы.

Формулированный выше закон развития многоклеточного растения устанавливает только общий принцип усложнения организации. Самый же процесс усложнения у разных форм растений протекает различно и у каждой формы останавливается на некоторой определенной ступени, которая устанавливается наследственностью. Именно по этой причине многочисленные виды одноклеточных растений в своем развитии не могут перейти в многоклеточные формы точно так же, как многоклеточные организмы не могут существовать только на стадии одной клетки.

Независимо от присущих наследственных свойств, развитие соматической и репродуктивной частей многоклеточного индивидуума находится в определенном соотношении с физиологической работой и подвержено влиянию внешних агентов среды. Отсюда понятно, что процесс развития индивидуума протекает весьма сложно и для удобства рассмотрения организации целесообразно отделить соматическую часть от репродуктивной.

Оставляя пока в стороне репродуктивную часть, остановимся ближе на усложнении организации соматической части растительного организма и на ее морфологии. С физиологической точки зрения на долю соматической части выпадают две важнейшие физиологические функции, а именно, рост и питание индивида как целого. Обе эти функции теснейшим образом связаны с обменом веществом и энергией с окружающей средой. Отсюда понятно, что строение и организация соматической части должны

находиться в определенном соответствии с внешними условиями или факторами, принимающими участие в этом процессе обмена. Понятно также, что строение соматической части должно сильно варьировать вместе с вариациями внешних условий. Соматическая часть, таким образом, является наиболее доступным для внешних воздействий элементом организма.

В эволюции формы и строения соматической части можно отличать: 1) некоторые основные черты организации, которые являются внешним выражением присущей живой материи тенденции к усложнению организации и которые можно назвать внутренними организационными чертами или признаками; 2) такие черты организации, которые находятся в полном соответствии с внешними факторами и которые можно свести в категорию черт или признаков приспособительных.

Чтобы пояснить сказанное примером, обратимся к строению колонии *Volvox*, которая вместе с тем может служить прототипом многоклеточного индивида. Соматическая часть *Volvox* состоит из одинаковых мелких одноядерных клеток с хроматофором и двумя ресничками или жгутиками, представляющими протоплазменные выросты; клетки эти располагаются одним слоем по периферии шара.

С физиологической точки зрения, а именно с точки зрения питания, совершенно безразлично, будут ли иметь соматические клетки по две одинаковых реснички или одна из них будет несколько короче другой, будет ли две или три реснички, будет ли в клетке один или два хроматофора — все эти черты являются типичными внутренними организационными признаками, которые могут варьировать во внешней форме без всякого ущерба для функции питания и без всякой прямой связи с состоянием внешних факторов.

Напротив, расположение соматических клеток только по периферии шара может служить образчиком типичного приспособительного признака, а именно, признака рассчитанного на утилизацию света.

Если бы весь шар был заполнен соматическими клетками, то большинство их было бы лишено возможности получать в необходимом количестве свет и углекислый газ для осуществления фотосинтеза и, таким образом, перестало бы выполнять функцию питания.

Точно также присутствие ресничек, независимо от их относительной длины и формы, является признаком приспособительным, дающим возможность колонии *Volvox* вращаться и передвигаться и всеми частями шара использовать свет в надлежащей мере. Действительно, если бы шарик *Volvox* лежал неподвижно на земле, то при одностороннем освещении некоторые части его всегда оставались бы слабо освещенными. Принцип отделения признаков внутренней организации от признаков приспособительных, без сомнения, сильно затрудняет анализ строения растительного организма; но он вместе с тем является единственно правильным, и потому мы будем придерживаться его в дальнейшем изложении, насколько это возможно на основании современных сведений.

Для надлежащего выполнения функции питания, прежде всего необходимо, чтобы организм обладал достаточной поверхностью для поглощения веществ и энергии из окружающей среды. У одноклеточных организмов вся поверхность их тела может служить этой цели; у многоклеточных при плотном соединении клеток поглощающей поверхностью служит лишь некоторая определенная часть поверхности каждой клетки.

Отсюда понятно, что развитие поглощающей поверхности должно идти у многоклеточных индивидов в определенном соответствии с увеличением их объема.

Типичные водные растения получают все необходимые питательные вещества из окружающей их воды, и потому для них нет необходимости дробить функцию питания на усвоение минеральных солей и усвоение углекислого газа; все эти вещества находятся в воде, окружающей все тело. Но при одностороннем освещении, которое вообще господствует в водных бассейнах, строение тела у фотосинтетиков необходимо должно соответствовать условиям освещения.

У низших водных организмов это достигается различными способами. Если форма тела шарообразна, как это мы наблюдаем у *Volvox*, равномерное освещение достигается специальным двигательным аппаратом, состоящим из ресничек и позволяющим поворачивать все части шара к источнику света.

Той же цели удовлетворяет форма тела в виде цилиндрической тонкой нити, образчиком которой может служить спирогира или вошерия. Но в то время как спирогира является свободно плавающим организмом, вошерия прикрепляется к твердому субстрату. Трудно сказать какие выгоды она извлекает из этого прикрепления, однако, последнее вызывает специальный приспособительный признак; именно часть клетки превращается в особые бесцветные выросты, называемые ризоидами, которые проникают в субстраты и удерживают организм на определенном месте. Подобная же дифференцировка разных частей одной единственной клетки наблюдается и у зеленых водорослей из рода *Botrydium*. У вошерии, кроме того, наблюдается ветвление нити, значение которого, однако, пока трудно объяснить с физиологической точки зрения. Когда клетка достигает таких гигантских размеров, как это мы наблюдаем у водорослей *Caulerpa*, то прямым последствием является более сложная дифференцировка отдельных частей, неизбежно вытекающая из физиологических условий функции питания.

У *Caulerpa* мы видим те же бесцветные ризоиды, прикрепляющие организм к субстрату, но фотосинтезирующий аппарат уже представлен в форме листовидных пластинчатых образований, которые соединяются друг с другом и с ризоидами при помощи шнуровидной, полой внутри части клетки. Подобная дифференцировка одной клетки, когда она достигает значительной величины, без сомнения, является результатом приспособления к условиям питания, и существенные черты этой приспособительной дифференцировки мы затем встречаем у всех высших многоклеточных индивидов.

Соответственно только-что рассмотренным трем основным частям клетки *Caulerpa*, в соматической части многоклеточных индивидов мы находим три основных типичных органа: корень, стебель и лист.

Корень соответствует ризоидам, стебель — шнуровидной части *Caulerpa*, а лист — пластинчатым ассимиляторами этой водоросли. Относительное развитие этих главных органов опять-таки находится в полном соответствии с условиями питания.

У типичных водных растений, как, например, у морских водорослей, безусловно преобладающей частью тела индивида является пластинчатый ассимилятор; отделы же, соответствующие стеблю и корню по своему развитию и относительной величине отступают на задний план. У сухопутных растений, напротив, сильно развиваются стебель и корень, при чем последний служит не только органом прикрепления, но также и органом поглощения минеральных солей из почвы.

Но независимо от этих чисто приспособительных изменений в относительном развитии указанных трех главных органов, существует также ряд изменений внутреннего порядка, обусловливаемых усложнением организации.

Усложнение это внешним образом выражается прежде всего в том, что как форма, так и положение его на теле индивида приобретают все больше и больше определенности, вследствие чего отличие отдельных органов все более и более возрастает или, как принято говорить, усиливается дифференцировка их.

Стремление придать постоянство внешней форме отдельных частей соматического отдела индивида мы наблюдаем уже у сравнительно низко организованных растений из группы водорослей. Но у этих организмов как внутренняя дифференцировка, так и положение отдельных частей соответствующих корню, листу и стеблю, недостаточно фиксированы; между органами нет еще ясных границ, вследствие чего соматическая часть или сома таких организмов по старой терминологии называлась *слоевидным*.

Возьмем в качестве примера какую-либо водоросль из группы бурых или красных, например, фукус (*Fucus serratus*, рис. 95); в строении тела ее мы видим уже все намеки на дифференцировку корня, стебля и листа, но все эти части еще недостаточно постоянны в форме и положении, недостаточно отграничены друг от друга.

Только в группе мхов мы находим ясное разделение между стеблем и листом, при чем листья приобретают постоянную форму и вполне определенное положение на стебле; но настоящего корня еще нет, его заменяют ризоиды (рис. 96, 97 и 98). У растений более высоко организованных мы находим уже вполне развитыми все три органа сомы, при чем их взаимное расположение неизменно следует общему плану, по которому корень является продолжением стебля, а листья располагаются на стебле вполне определенным и точно фиксированным порядком.

Переходя от более просто устроенных растений к сложным формам, мы найдем все переходы в постепенной дифференцировке каждого из ука-

Для надлежащего выполнения функции питания, прежде всего необходимо, чтобы организм обладал достаточной поверхностью для поглощения веществ и энергии из окружающей среды. У одноклеточных организмов вся поверхность их тела может служить этой цели; у многоклеточных при плотном соединении клеток поглощающей поверхностью служит лишь некоторая определенная часть поверхности каждой клетки.

Отсюда понятно, что развитие поглощающей поверхности должно идти у многоклеточных индивидов в определенном соответствии с увеличением их объема.

Типичные водные растения получают все необходимые питательные вещества из окружающей их воды, и потому для них нет необходимости дробить функцию питания на усвоение минеральных солей и усвоение углекислого газа; все эти вещества находятся в воде, окружающей все тело. Но при одностороннем освещении, которое вообще господствует в водных бассейнах, строение тела у фотосинтетиков необходимо должно соответствовать условиям освещения.

У низших водных организмов это достигается различными способами. Если форма тела шарообразна, как это мы наблюдаем у *Volvox*, равномерное освещение достигается специальным двигательным аппаратом, состоящим из ресничек и позволяющим поворачивать все части шара к источнику света.

Той же цели удовлетворяет форма тела в виде цилиндрической тонкой нити, образчиком которой может служить спирогира или вошерия. Но в то время как спирогира является свободно плавающим организмом, вошерия прикрепляется к твердому субстрату. Трудно сказать какие выгоды она извлекает из этого прикрепления, однако, последнее вызывает специальный приспособительный признак; именно часть клетки превращается в особые бесцветные выросты, называемые ризоидами, которые проникают в субстраты и удерживают организм на определенном месте. Подобная же дифференцировка разных частей одной единственной клетки наблюдается и у зеленых водорослей из рода *Botrydium*. У вошерии, кроме того, наблюдается ветвление нити, значение которого, однако, пока трудно объяснить с физиологической точки зрения. Когда клетка достигает таких гигантских размеров, как это мы наблюдаем у водорослей *Caulerpa*, то прямым последствием является более сложная дифференцировка отдельных частей, неизбежно вытекающая из физиологических условий функции питания.

У *Caulerpa* мы видим те же бесцветные ризоиды, прикрепляющие организм к субстрату, но фотосинтезирующий аппарат уже представлен в форме листовидных пластинчатых образований, которые соединяются друг с другом и с ризоидами при помощи шнуровидной, поллой внутри части клетки. Подобная дифференцировка одной клетки, когда она достигает значительной величины, без сомнения, является результатом приспособления к условиям питания, и существенные черты этой приспособительной дифференцировки мы затем встречаем у всех высших многоклеточных индивидов.

Соответственно только-что рассмотренным трем основным частям клетки *Caulerpa*, в соматической части многоклеточных индивидов мы находим три основных типичных органа: корень, стебель и лист.

Корень соответствует ризоидам, стебель—шнуровидной части *Caulerpa*, а лист — пластинчатым ассимилятором этой водоросли. Относительное развитие этих главных органов опять-таки находится в полном соответствии с условиями питания.

У типичных водных растений, как, например, у морских водорослей, безусловно преобладающей частью тела индивида является пластинчатый ассимилятор; отделы же, соответствующие стеблю и корню по своему развитию и относительной величине отступают на задний план. У сухопутных растений, напротив, сильно развиваются стебель и корень, при чем последний служит не только органом прикрепления, но также и органом поглощения минеральных солей из почвы.

Но независимо от этих чисто приспособительных изменений в относительном развитии указанных трех главных органов, существует также ряд изменений внутреннего порядка, обусловливаемых усложнением организации.

Усложнение это внешним образом выражается прежде всего в том, что как форма, так и положение его на теле индивида приобретают все больше и больше определенности, вследствие чего отличие отдельных органов все более и более возрастает или, как принято говорить, усиливается дифференцировка их.

Стремление придать постоянство внешней форме отдельных частей соматического отдела индивида мы наблюдаем уже у сравнительно низко организованных растений из группы водорослей. Но у этих организмов как внутренняя дифференцировка, так и положение отдельных частей соответствующих корню, листу и стеблю, недостаточно фиксированы; между органами нет еще ясных границ, вследствие чего соматическая часть или сома таких организмов по старой терминологии называлась слоевищем.

Возьмем в качестве примера какую-либо водоросль из группы бурых или красных, например, фукус (*Fucus serratus*, рис. 95); в строении тела ее мы видим уже все намеки на дифференцировку корня, стебля и листа, но все эти части еще недостаточно постоянны в форме и положении, недостаточно отграничены друг от друга.

Только в группе мхов мы находим ясное разделение между стеблем и листом, при чем листья приобретают постоянную форму и вполне определенное положение на стебле; но настоящего корня еще нет, его заменяют ризоиды (рис. 96, 97 и 98). У растений более высоко организованных мы находим уже вполне развитыми все три органа сомы, при чем их взаимное расположение неизменно следует общему плану, по которому корень является продолжением стебля, а листья располагаются на стебле вполне определенным и точно фиксированным порядком.

Переходя от более просто устроенных растений к сложным формам, мы найдем все переходы в постепенной дифференцировке каждого из ука-



Рис. 95. *Fucus serratus*. (По Н. Бушу).

занных главных органов. Возьмем для примера постепенную эволюцию листа. У мхов мы находим листья в виде пластинчатых выростов стебля, при чем форма и положение на стебле оказываются уже фиксированными, но само строение еще очень просто, и жилка, например, может вовсе отсутствовать. У мхов более высоко организованных можно найти намек на жилку в виде ряда вытянутых клеток. У папоротников строение жилок усложняется, и появляется различие между верхней и нижней сторо-



Рис. 96. Печеночный мох *Marchantia polymorpha*; 1 — женское, 2 — мужское растение. Оба с корзинками выводковых почек. Стебель и лист еще не дифференцированы. Естественная величина.

ной листа; у однодольных мы видим в листе систему жилок почти параллельных, а у двудольных целую сеть расходящихся под острыми углами жилок, вследствие чего внутреннее строение листа значительно усложняется, а верхняя и нижняя стороны становятся резко отличными. Подобное же усложнение внутреннего строения мы находим также по отношению к корню и стеблю; в конце концов устанавливаются ясные границы не только между отдельными органами, но также и между разными частями одного и того же органа.

Корень, стебель и лист являются как бы основными мотивами в архитектурной постройке сомы растения, при чем взаимное положение этих органов остается неизменным, начиная с мхов, но зато внешняя форма и строение чрезвычайно разнообразятся, соответственно внутренней организации.

Рассмотрим теперь ближе морфологию и анатомию этих органов у высших растений, так как у низших мы найдем лишь постепенное упрощение их.

Стебель и лист. У растений снабженных ризоидами, как, например, у мхов стебель и лист являются основными органами в построении тела. В порядке эволюции формы оба эти органа являются, следовательно, наиболее ранними продуктами дифференцировки и настолько тесно связанными друг с другом, что они как бы представляют одно целое, для которого корень служит лишь дополнением. Растения, у которых дифференцировались стебель и лист, называются листо-стебельными (*Cortophyta*) в отличие от слоевковых (*Tallophyta*), еще не достигших такого усложнения организации.



Рис. 97. *Plagiochila asplenoides* со спорогонием s. Печеночный мох с дифференцированным стеблем и листом. Естеств. велич.



Рис. 98. Лиственный мох *Polytrichum commune*; 1—растения с цветами, 2—растения со спорогониями, из которых два покрыты каллиптрой. Стебель и лист дифференцированы, корни заменены ризоидами.

Стебель вместе с листьями называется побегом. У простейших форм, например, у мхов листья представляют простые пластинчатые выросты стебля, расположенные строго определенным порядком. Затем, по мере усложнения организации, та часть стебля, где прикрепляется лист, претерпевает определенные изменения в строении и нередко является утолщенной; ее называют узлом, а промежуточные части стебля — междоузлиями.

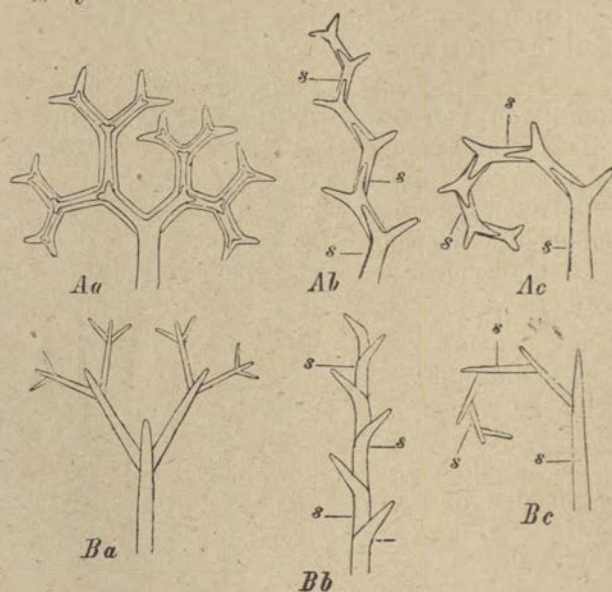


Рис. 99. Схематическое изображение некоторых систем разветвления; А — дихотомическое разветвление и притом: Аа — вилообразная дихотомия, Аб — извилинообразная дихотомия, Ас — завиткообразная дихотомия. В — моноподиальное разветвление и притом: Ва — ложная дихотомия (так назыв. дихазия), Вб — извилина, Вс — завиток, ss — симподий.

Развитие междоузлий в длину обуславливает внешний вид побега, большую или меньшую скученность листьев. Соответственно развитию междоузлий, различают два типа побегов: обыкновенные или длинные с длинными междоузлиями и укороченные с короткими междоузлиями. У многих даже высокоорганизован-

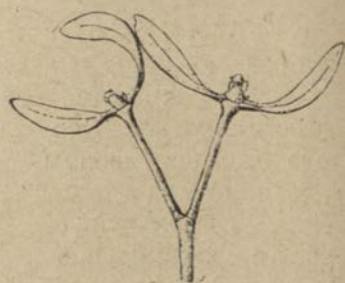


Рис. 100. Часть ветви *Viscum album*, показывающая ложную дихотомию. 1/2 естеств. велич.

ных растений стебель не ветвится вовсе, например, у многих пальм. В большинстве же случаев наблюдается ветвление стебля, подчиняющееся законам симметрии. У низших растений, а также и у некоторых листо-стебельных наблюдается дихотомическое ветвление, при котором нарастающая верхушка органа разделяется на два новых пункта роста, и в результате получается вилка, например, у обыкновенного плауна (*Lycopodium*).

Вторым типом ветвления является моноподиальное, когда новые точки роста залагаются под верхушечной, например, у ели.

У низших растений, например, у папоротников заложение новых точек роста не стоит в определенной зависимости от расположения листьев; у высших же форм ветвление стебля строго приурочено к расположению листьев, именно зачаток нового бокового побега, называемый

почкой, всегда помещается в узловой части стебля, между ним и местом выхода почки или, как обыкновенно говорят, в пазухе листа. Так как верхушка стебля также заканчивается почкой, то эту точку называют главной или верхушечной, а почки ветвей — боковыми или пазушными.

От типичного моноподиального ветвления стебля, когда верхушечная почка дает непрерывно продолжение главного стебля, а пазушные почки дают начало ветвям его, отличаются еще симподиальное, когда верхушечная почка быстро отмирает и продолжение главного стебля берут на себя боковые почки; в этом последнем случае главный стебель отсутствует, а ось его заменяющая состоит из боковых ветвей в последовательном порядке развития боковых почек. Указанные две формы ветвления



Рис. 101. Верхушка побега семяного растения; *v* — конус нарастания, *f* — листовые зачатки, *g* — зачатки пазушных почек. Увелич. 10.



Рис. 102. Зимующие почки красного бука (*Fagus sylvatica*); *kns* — почечные чешуи. Естественн. велич.

не стоят в определенной связи со сложностью организации растения. Моноподиальное ветвление наблюдается, например, у сосны, дуба, осины, симподиальное — у липы, вяза, граба, лещины, ивы, березы. Вследствие неравномерного развития главной и боковых осей, ветвление стебля принимает разные внешние формы (рис. 99 и 100).

В отличие от корня, зачатки побега, т. е. почки закладываются экзогенно, на поверхности стебля; зачатки стебля появляются в качестве вторичных бугорков, в пазухе первичных бугорков, из которых развиваются листья (рис. 101).

Часть главной оси растения, находящаяся на границе между главным корнем и стеблем и имеющая особое анатомическое строение, называется корневой шейкой.

Ветвление стебля может усложняться таким образом, что на ветвях, непосредственно отходящих от главного стебля, появляются новые ветви.

на последних опять ветви и т. д. В таком случае различают ветви первого, второго, третьего и т. д. порядков. Когда стебель получает мощное развитие, как, например, у деревьев, то его называют стволом, а систему его боковых ветвей во всей их совокупности — кроной.

Будучи зачатком побега, почка заключает молодую верхушку побега и зачатки листьев и боковых побегов на разных стадиях развития. Органами защиты для молодых зачатков стебля в почке служат особые листья, которые называются почечными чешуями и которые осыпаются, когда начинается развитие стебля (рис. 102).

Помимо пазушных почек, на стебле, а также и на корне и листьях возникают еще особые придаточные почки; они закладываются эндотенно и у высших растений легко отличаются от пазушных тем, что возникают независимо от расположения листьев.



Рис. 103.



Рис. 104.

Рис. 103. Клен (*Acer platanoides*); 2-летний побег с двумя укороченными: *a* — с чешуеобразными листьями и *b* — побег, который дал в первом году лишь чешуйки (видны следы их), а в следующем листья срединной формации (на рисунке видны только основания черешков).

Рис. 104. То же; 2-летний побег с парой т. н. „спящих почек“. Слева почка, еще не сбросившая почечных чешуй, справа — сбросившая.

Придаточные почки, следовательно, могут дать начало новым побегам, положение которых выходит из рамок характерной для данного растения симметрии. У древесных растений придаточные почки особенно часто образуются на корневой шейке и на корнях.

Придаточные почки следует отличать от спящих почек, распространенных у древесных растений и представляющих скрытые в древесине укороченные побеги. Ось такого побега не выходит наружу, а остается в стволе, нарастая ежегодно на такую величину, которая соответствует толщине годичного прироста древесины в главном стволе. Сама почка, таким образом, остается все время снаружи ствола и при известных условиях может дать обыкновенный побег. Так как спящие почки являются обыкновенными пазушными почками, то и расположение их подчиняется расположению листьев (рис. 103 и 104).

Продолжительность жизни стебля обыкновенно определяет и продолжительность жизни всего растения. Особенным долголетием отличаются

деревья; вот некоторые данные, характеризующие продолжительность жизни отдельных деревьев:

Тисс (<i>Taxus baccata</i>)	3000 лет.
Кипарис (<i>Cypressus fastigiata</i>)	3000 "
Каштан (<i>Castanea sativa</i>)	2000 "
Дуб (<i>Quercus pedunculata</i>)	2000 "
Ливанский кедр (<i>Cedrus Libani</i>)	2000 "
Ель (<i>Picea excelsa</i>)	1200 "
Липа (<i>Tilia grandifolia</i>)	1000 "
Кедр сибирский (<i>Pinus Cembra</i>)	700 "
Лиственница (<i>Larix europaea</i>)	600 "
Сосна (<i>Pinus silvestris</i>)	570 "
Бук (<i>Fagus silvatica</i>)	300 "
Граб (<i>Carpinus betulus</i>)	150 "

Развитие стебля в длину и его ветвей определяет высоту надземной части растения и ее общий вид или габитус (*Habitus*).

По ориентировке в пространстве различают стебли: прямостоячие, ползучие, вьющиеся и лазающие. Само собой разумеется, что и весь облик растений с ползучими, вьющимися и лазающими, нуждающимися в посторонней опоре стеблями, резко отличается от облика растений со стеблями прямостоящими.

Хотя долголетние растения обычно являются в то же время и очень крупными, однако, величина надземных частей и длина стебля не находятся в постоянном отношении с долголетием. Растения, у которых стебли сохраняют характер травянистых, называются травами, в отличие от деревьев и кустарников, имеющих сравнительно долговечные деревянистые стебли.

Деревом называют такое растение, у которого главный стебель, называемый стволом, получает особенно мощное развитие, по сравнению с отходящими от него ветвями. У кустарников же сильное развитие получают ветви, начиная от основания стебля, вследствие чего главного ствола отличить нельзя. Травянистые растения могут быть однолетними, если они заканчивают свое развитие в один год и затем умирают, или многолетними, если известная часть стебля их сохраняется и дает новые побеги каждый следующий год на место отмерших побегов предыдущего года. Растения, заканчивающие свое развитие в два года, называются двулетними.

Для обозначения продолжительности жизни и характера растения в ботанических описаниях употребляют следующие знаки:

Растение однолетнее	○ или ①
" двулетнее	⊙ или ②
" многолетнее травянистое	4
" кустарник	5
" дерево	5

Наиболее крупными растениями являются деревья; так, например, некоторые породы эвкалиптов (*Eucalyptus amygdalina*) достигают 150 метр. высоты; мамонтово дерево (*Wellingtonia gigantea*) достигает 140 метр. высоты. У деревьев же достигает громадных размеров и диаметр стебля; например, у каштана до 20 метр., у чинара — 15 метр., у мамонтова дерева — до 11 метр.

Наиболее длинным стеблем, однако, обладают, повидимому, некоторые породы пальм-ротангов, у которых стебли достигают 300 метров длины при толщине приблизительно в палец.

Стебель растет в длину своей верхушкой, которая называется конусом нарастания или точкой роста, при чем рост в длину не ограничен (рис. 101).

Лист залагается в виде бугорка на конусе нарастания стебля; никогда он не возникает



Рис. 105. *Prunus avium* (черешня); почечные чешуи 1—3 и переходные формы 4—6 к настоящему листу, 7. *sp*—листовой отгиб (пластинка), *s*—листовой черешок, *nb*—прилистники. Несколько уменьшено.



Рис. 106. Сидячие листья; *A*—стеблеобъемлющий лист *Nieracium amplexicaule*, *B*—проросший лист *Vupleurum rotundifolium*. *C*—сросшиеся листья *Lonicera caprifolium*, *D*—низбегающие листья *Centaurea montana*.

ниже точки роста из более старых частей стебля; в противоположность стеблю он имеет ограниченный рост. Удлинение листа происходит у его основания, у папоротников листья, однако, нарастают верхушкой и их называют вайями в отличие от обыкновенных листьев.

Вполне развитый лист состоит из следующих частей: расширенной плоской пластинки; узкого черешка, переходящего в основную расширенную часть, которой лист обхватывает стебель и которую называют влагалищем; двух придатков листовидной формы — прилистников, сидящих у основания листа. Лишь в редких случаях лист имеет все только что поименованные части; обычно одной или даже нескольких не бывает. Так, например, часто отсутствуют прилистники и влагалище; нередко отсутствует черешок; в таком случае лист называется сидячим в отличие от черешкового, т. е. снабженного черешком (рис. 105 и 106).

У некоторых растений, например, у злаков влагалище листа имеет особый отросток наверху, который называется язычком (рис. 107):

Наибольшее разнообразие внешней форме листа придает форма пластинки. Если лист имеет одну пластинку, то его называют простым, если несколько — сложным. Но так как и одна пластинка глубокими вырезами может быть разделена на несколько частей, то не всегда легко бывает решить, имеем ли мы простой или сложный лист. В морфологии принято называть сложным такой лист, у которого каждая пластинка соединена с общим черешком особым сочленением и при старении листа опадает самостоятельно (рис. 108). У простого же, хотя бы и глубоко вырезанного листа опадает вся пластинка со всеми ее частями.

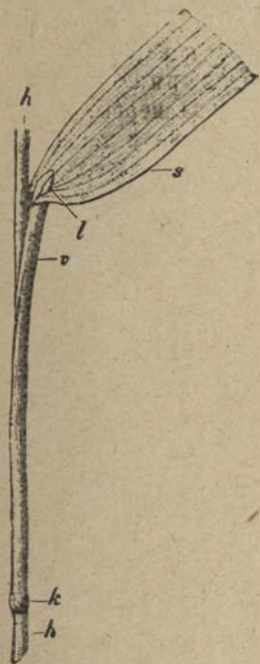


Рис. 107. Часть стебля и листа растения из сем. злаков; *h*—соломка, *v*—влагалище, *k*—вздутая часть влагалища над стеблевым узлом, *s*—часть листовой пластинки, *l*—язычек. Естеств. велич.



Рис. 108. *Aesculus Hippocastanum* — конский каштан. Сложные (пальчато-сложные) листья. Листопад. (По Кернеру).

Различают: пальчатосложные листья, когда отдельные листочки прикрепляются лучеобразно к верхушке, например, у конского каштана; перистосложные листья, когда отдельные листочки прикрепляются на продолжении черешка, называемого стержнем, попарно на подобие бородок пера. Если стержень заканчивается одним непарным листочком, то лист называется непарноперистосложным, а если парю листочков, то парноперистосложным. Если стержень дает веточки первого и второго порядка, на которых располагаются листочки, то сложный лист называется двояко- и тройко-перистосложным.

По форме и общему очертанию пластинки, независимо от вырезов, различают листья: игловидные, линейные, ланцетовидные, овальные, округлые, яйцевидные, обратнояйцевидные, ромбические, треугольные, сердцевидные, стреловидные, копьевидные, почковидные, и друг. (рис. 109). Очень разнообразны бывают также очертания краев пластинки; по форме этих очертаний различают листья: цельнокрайные, пильчатые, зубчатые, городчатые, выемчатые, лопастные. Крупные зубцы пильчатых или городчатых пластинок могут нести еще более мелкие зазубрины, вследствие чего получаются двойко-пильчатые, двойко-городчатые или двойко-зубчатые листья.

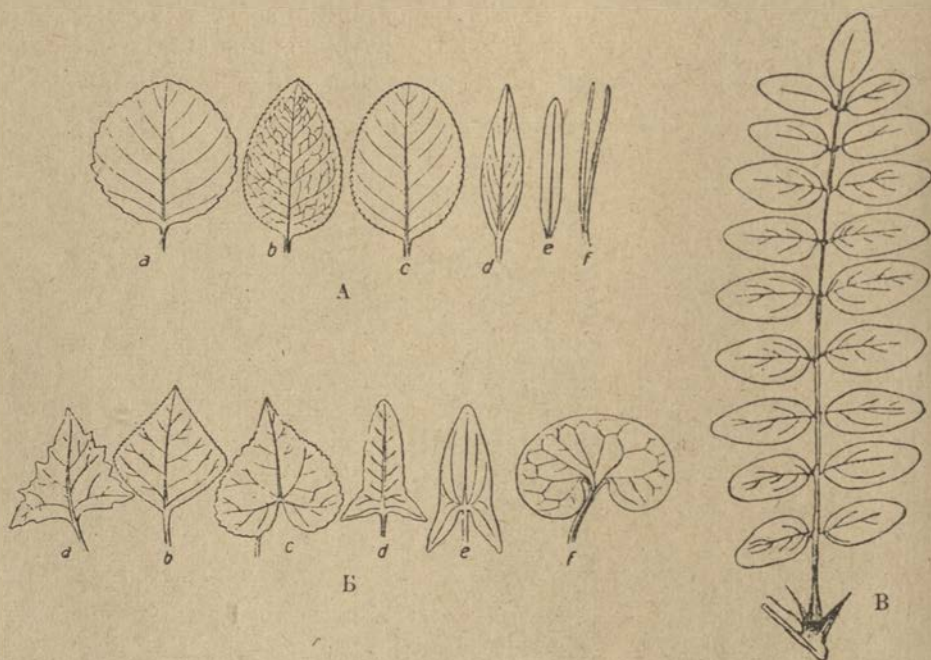


Рис. 109. В — непарноперистый (сложный) лист *Robinia Pseudacacia* — белой акации
А и Б — формы простого листа и его основания.

Если выемки в пластинке листа достигают не более $\frac{1}{4}$ общей ширины пластинки, то лист называется лопастным, при чем, смотря по расположению лопастей, пальчато или перистолопастным.

Рассеченным называют лист в том случае, когда выемки идут глубже, но еще не достигают середины пластинки; в зависимости от расположения сегментов отличают пальчато- и перисторассеченные листья. Наконец, когда вырезы достигают середины пластинки или ее основания, то лист называют перисто- или пальчатораздельным, а отдельные части листа — долями. Нередко рассечение пластинки усложняется тем, что отдельные доли ее разделяются на доли второго и третьего порядков, вследствие чего получается, например, двойко- или тройко-перистораздельный лист.

Усложнение формы листа и развитие описанных выше частей его явилось результатом известной эволюции. Действительно, у мхов, где мы впервые встречаемся с вполне дифференцированным листом, как форма, так и строение еще очень просты. У высших растений при развитии побега лист как бы повторяет эволюцию в сокращенном виде. Листья, сидящие у основания побега, имеют сравнительно простое строение и форму и потому их отличают как листья низовой формации. За низовыми листьями следуют листья срединной формации, которые достигают наиболее полного развития в смысле усложнения формы и строения. Далее, к верхушке побега идет верховая формация листьев более упрощенной формы, приближающихся к листьям низовым.

Переход от листьев низовой формации к листьям срединной нередко совершается с большой постепенностью; точно также постепенным упрощением формы и строения характеризуется переход от листьев срединных к верховым (рис. 105).

Когда хотят охарактеризовать форму листа какого-либо растения, то обыкновенно берут листья срединной формации.

Особую формацию составляют листья окружающие репродуктивную часть растения, называемую у высших растений цветком.

Обыкновенно форма листа остается постоянной у одного и того же растения; у некоторых растений, однако, листья срединной формации отличаются по форме друг от друга весьма значительно; явление это известно под термином гетерофилии (напр., у шелковичного дерева, водяного лютика и друг., рис. 110). Весьма характерно для морфологии листа также жилкование, т. е. расположение в пластинке листа жилок, иногда называемых нервами.

Различают два типа жилкования: дугонаервное и углонаервное. При дугонаервном жилковании жилки идут почти параллельно друг другу, при углонаервном жилки отходят от одной главной под углом, вследствие чего при повторении ветвления в конце концов получается сетка жилок; этот тип жилкования называют также сетчатонаервным (рис. 111).

Листья обладают вообще говоря меньшей долговечностью, чем стель; часто они живут лишь один вегетационный период, т. е. несколько



Рис. 110. Гетерофилия. Водный лютик (*Ranunculus aquatilis*). *ub* — подводные листья, *sb* — надводные листья, *b* — цветок, *f* — незрелый плод. Уменьшено.

месяцев; у некоторых древесных пород встречаются многолетние листья. Например, у сосны листья живут два года, у падуба (*Ilex Aquifolium*) также два года, у ели 12—13 лет.

Растения с многолетними листьями обычно называются вечнозелеными. У многих многолетних растений листья, однако, опадают на зиму все и растение остается оголенным; на побегах в таком случае остаются от листьев особые следы, называемые листовыми следами или подушечками.

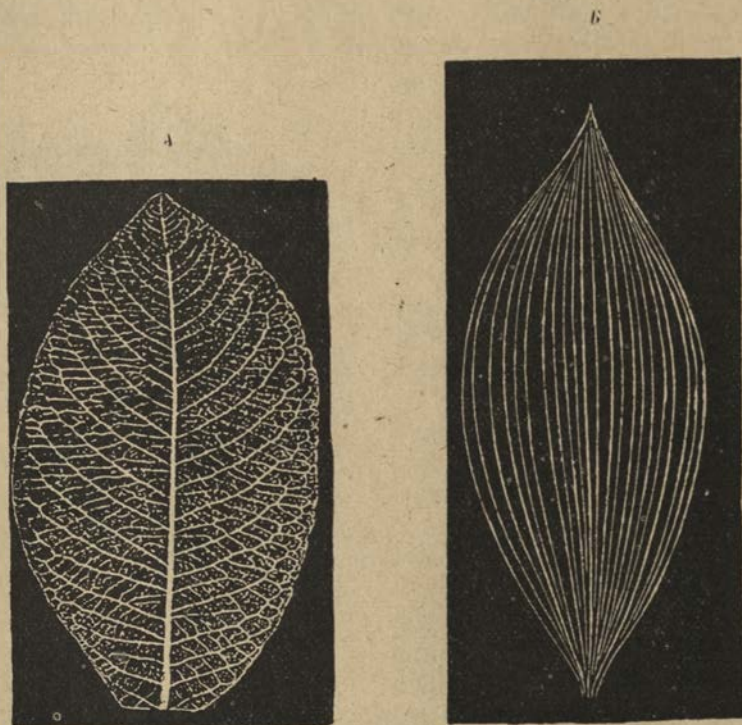


Рис. 111. А — Углонервный (перистонервный) лист *Salix Caprea* — ивы, Б — дуго-нервный лист *Convallaria majalis* — ландыша. (По Ettingshausen'у).

Выше уже было замечено, что расположение листьев на стебле подчиняется строгой законности. Различают два типа расположения листьев: супротивное или мутовчатое и очередное или спиральное.

Супротивным листорасположением называется тогда, когда листья на стебле сидят друг против друга. Так как при этом листья одной пары чередуются с листьями другой, образуя в плане крест, то такое расположение иногда называют перекрестнопарным (рис. 112). Если узел несет не два, а три и более листьев, то такое листорасположение называется мутовчатым.

При очередном или спиральном расположении каждый узел несет всего один лист и если соединить линией узлы в последовательном порядке расположения листьев, то получится спираль. При таком расположении листья размещаются по стеблю продольными рядами, которые называются ортостихами, при чем листорасположение подчиняется определенным математическим формулам. Если листья образуют всего два ряда или две ортостихи, то такое листорасположение можно выразить дробью $= \frac{1}{2}$; это значит, что в плане лист удален от листа на $\frac{1}{2}$ окружности, считая по угловому расстоянию. Если листья сидят тремя рядами, то угловое расстояние ортостих $= \frac{1}{3}$ окружности. В дробях $\frac{1}{2}$ до $\frac{1}{3}$ числитель в то же время обозначает число оборотов спирали по стеблю, необходимых для получения полного круга в плане, т. е. до достижения того листа, который находится на той же ортостихе, с которой было начато ведение спирали.

Если листья образуют 5 продольных рядов, то листорасположение $= \frac{2}{5}$; это значит, что спираль делает два оборота и угловое расстояние ортостих $= \frac{2}{5}$ окружности (рис. 113).

При листорасположении $\frac{3}{8}$ спираль делает три оборота и над первым листом сидит на той же ортостихе 9-ый лист; число ортостих $= 8$ и угловое расстояние их $= \frac{3}{8}$ окружности.

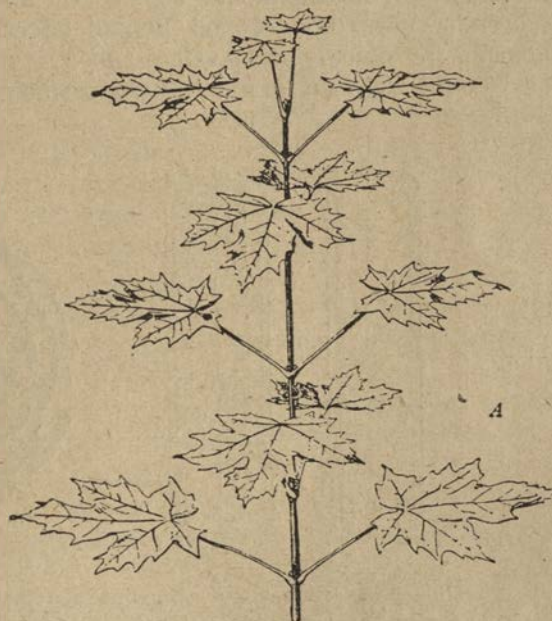


Рис. 112. Клен (*Acer platanoides*). Перекрестно-парное листорасположение.

Чаще всего листорасположение выражается дробями $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, $\frac{8}{21}$ и т. д.; в этом ряду каждая последующая дробь получается простым сложением числителей и знаменателей двух предыдущих дробей таким образом, что из суммы числителей получается числитель, а из суммы знаменателей — знаменатель новой дроби.

Встречаются, однако, листорасположения, которые выражаются рядами других дробей, например: $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{2}{9}$ и т. д.; $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{7}$, $\frac{3}{11}$, $\frac{5}{18}$ и т. д.

В качестве примеров можно указать: для листорасположения $\frac{1}{2}$ — липа, вяз, бук; $\frac{1}{3}$ — ольха, орешник; $\frac{2}{5}$ — дуб, ива, вишня; $\frac{3}{8}$ — роза, малина, груша.

Будучи строго математическим при заложении листьев в почке, спиральное листорасположение затем при развитии побега может претерпевать

различные уклонения вследствие сдвигов узлов, которые наступают под влиянием внешних причин. Во многих случаях, однако, листорасположение сохраняется неизменным и на выросших побегах, как это подтвердили специальные исследования.

Та строгая определенность в расположении листьев на стебле, которая позволяет выразить его точными математическими формулами, может служить доказательством наличия симметрии в построении тела растения. В этом отношении стебель является органом с ясно выраженной лучевой симметрией, между тем, как листу свойственна двусторонняя симметрия. В виду того, что у большинства растений листья имеют неодинаковые верхнюю и нижнюю стороны, остается только одна плоскость, по которой можно расщепить лист на две симметричные половины; такое построение носит название моносимметрического или дорзивентрального.

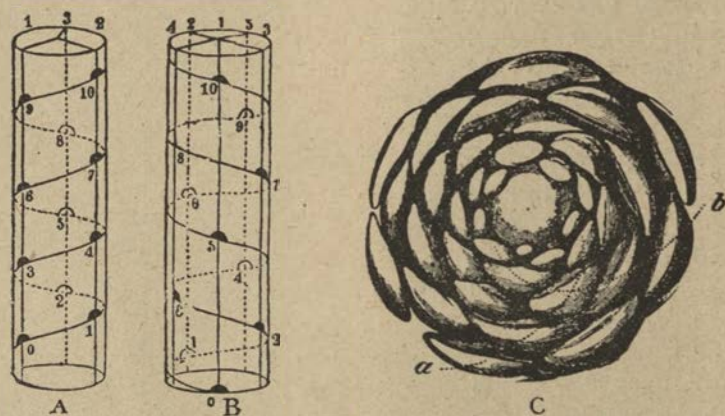


Рис. 113. Спиральное листорасположение; А — по формуле $\frac{1}{3}$, В — по $\frac{2}{5}$, С — точка роста пихты, *Abies pectinata*, сверху, *ab* — парастих. (А и В по Франку, С по Сакеу.)

Таким образом, независимо от внешней формы, построение стебля и листа принципиально отличается по закону симметрии.

Если принять, однако, во внимание, что лист является органом выполняющим фотосинтетическую функцию и предназначен поглощать лучистую энергию солнца, то в его строении нельзя не видеть прямого приспособления именно к этой функции. Одностороннюю симметрию листа мы можем, поэтому, рассматривать не как следствие какого-то особого идеального плана в построении тела растения, а как признак приспособительного характера, выработанный организмом в интересах определенной физиологической функции.

Лучевая симметрия господствует и в построении побегов растений; но нередко также побеги с двусторонней симметрией, например, при листорасположении $\frac{1}{2}$, и дорзивентральные.

Первичный план построения побега часто нарушается под влиянием внешних агентов в пользу физиологической работы. Так, например, побеги пихты со спиральным расположением листьев при обычном одностороннем освещении превращаются в дорзивентральные, вследствие того, что пластинки листьев поворачиваются в сторону наиболее яркого освещения.

Под влиянием внешних агентов нередко нарушается система листорасположения и вообще происходят всевозможные отклонения от того плана построения, который свойственен данному растению.

Одни из этих уклонений можно назвать обратимыми, так как под влиянием соответствующего изменения во внешней среде первоначальный план строения возвращается. В качестве примера укажем на гетерофилию водяного лютика (*Ranunculus aquatilis*, рис. 110). У этого растения листья развивающиеся под водой имеют пластинку рассеченную на мелкие доли, тогда как надводные снабжены обыкновенными пластинками. Если выращивать растение так, чтобы все листья развивались в воздухе, то все они оказываются снабженными обыкновенными нерассеченными пластинками; подводная форма листа в данном случае исчезает и восстанавливается первоначальное строение.

Другие уклонения, напротив, оказываются необратимыми; уклонения этого типа настолько закреплены наследственностью, что первоначальный план строения не возвращается ни при какой комбинации внешних условий.

В действительности между обратимыми и необратимыми уклонениями резкой границы провести нельзя, так как необратимость имеет скорее не качественный, а количественный характер.

Во всяком случае при обычных условиях развития растения необратимые уклонения как бы входят в план основной организации и потому их можно отличать под термином метаморфозы.

Ниже, в отделе о пластичности растительного организма, мы рассмотрим более подробно различные признаки приспособительного характера, а теперь укажем лишь наиболее обыкновенные случаи метаморфоз стебля и листа.

Помимо обыкновенных надземных стеблей, у большого числа сухопутных и водных растений развиваются стебли подземные, которые носят название корневищ. Последние особенно характерны для многолетних

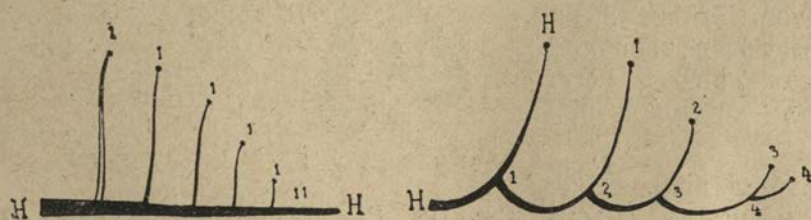


Рис. 114. Налево схема моноподиального корневища, направо — симподиального. (По Бородину).

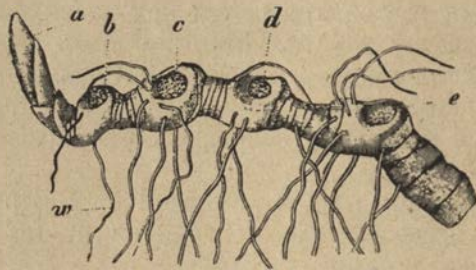


Рис. 115. Корневище *Polygonatum multiflorum*; *a*—почка для надземного побега следующего года, *b*—след побега вышедшего года, *c* и *d*—следы побегов прошедшего и позапрошлого года, *w*—корни. — Уменьш. на $\frac{3}{4}$.

жение подземной оси получается из почек боковых, вследствие чего ось определенного корневища оказывается составленной из побегов разного порядка (рис. 114).

Корневища по своему внешнему виду и строению значительно приближаются к корням и стеблевая природа их обнаруживается, главным образом, благодаря присутствию низовых листьев, в пазухах которых развиваются почки (рис. 115).

Корневища нередко принимают мясистое строение и служат местом для отложения запасных веществ. По положению в земле корневища бывают горизонтальными и вертикальными.

Более редкой формой подземного стебля являются клубни, типичным примером которых могут служить клубни картофеля.

Клубень представляет собой мясистый, сильно утолщенный участок стебля более или менее оваль-

травянистых растений. Подобно надземным побегам, корневища могут быть моноподиальными или неопределенными и симподиальными или определенными.

В первом случае главная ось корневища удлиняется при посредстве верхушечной почки; из боковых же почек развиваются обыкновенные надземные побеги. В определенном корневище, наоборот, надземные побеги развиваются из верхушечных почек, а продол-



Рис. 116. Развитие клубней картофеля (*Solanum tuberosum*); *ct*—семядоли, *f*—зеленые листья, *b*—подземные ветви с низовыми листьями *ec*, *tb*—клубни, *br*—глазки (почки).

ной формы с очень мелкими низовыми листьями в форме чешуек, в пазухах которых сидят почки (так называемые глазки).

Так как клубни служат местом отложения запасов, то ткань их обычно переполнена различными органическими веществами (рис. 116).

В то время как у корневищ и клубней преимущественное развитие получает стебель, у подземных побегов, известных под именем лукович, сильно разрастаются листья. Луковица гиацинта или обыкновенного огородного лука может служить примером подобных метаморфозированных побегов.



Рис. 117. Луковица тюльпана (*Tulipa Gesneriana*) в продольном разрезе; *zk*—донце луковицы, *zs*—луковичные чешуи, *v*—верхушечная почка, *k*—зачаток молодой луковицы, *w*—корень.

Стеблевая часть в луковице представлена донцем, густо усаженным обхватывающими друг друга мясистыми листьями.

Из почек донца развиваются надземный побег и новые луковицы, которых может быть одна или несколько (рис. 117).

Метаморфозированные и наполненные питательными веществами листья луковицы, носят название луковичных чешуй.

Помимо подземных известны также и надземные луковицы, развивающиеся у некоторых растений вместо обыкновенных почек. Вследствие малых размеров надземных луковиц их обыкновенно называют луковичками (рис. 118).

Между типичными клубнем и луковицей существуют переходные формы, в зависимости от того, в какой степени развиваются листья и стеблевая часть.

В зависимости от того, какая почка дает надземный побег, верхушечная или боковая, различают моноподиальные и симподиальные луковицы. Луковица нарцисса, у которой верхушечная почка донца дает новую луковицу, может служить примером моноподиальной луковицы; луковицы тюльпана, гиацинта и огородного лука являются симподиальными, так как дают надземный побег из верхушечной почки донца.

У некоторых луковичных растений чешуи луковицы налегают друг на друга черепичато (например, у лилии); такие луковицы называются черепичатыми в отличие от пленчатых, у которых чешуи облекают друг друга, как например, у обыкновенного лука (рис. 119).



Рис. 118. *Dentaria bulbifera* (Луковичная зубанка) с выводковыми почками (луковичками) *br*. — Естественная велич.



Рис. 119. Чешуйчатая
луковица лука.

нает развиваться стеблевая почка и получается новое растение.

Наиболее замечательным случаем метаморфозы стебля является превращение его в плоский орган, по внешнему виду неотличимый от листа; подобные образования, известные у нескольких растений, называются кладодиями или филлокладиями (наприм., у *Ruscus*, рис. 121).

Стеблевая природа этих образований обнаруживается наличием низовых листьев и цветочных почек, из которых развиваются цветы.



Рис. 120. Усы земляники (*Fragaria vesca*).

Между корневищами и типичными надземными побегами существуют переходные формы; таковы, например, ползучие отпрыски земляники и клубники, имеющие длинные междоузлия и низовые листья; их называют усами или плетями (рис. 120).

Отпрыски эти обладают способностью выпускать из узлов корни; после укоренения начи-



Рис. 121. 1 — молодая ветвь *Ruscus Hypoglossum*, 2 — та же ветвь, с цветами на кладодиях, 3 — молодая ветвь *Ruscus aculeatus*, 4 — та же ветвь, с цветами на кладодиях. На всех фигурах видно, что кладодии сидят в пазухах слабо развитых (чешуевидных) настоящих листьев, опадающих впоследствии. (По Кернеру).

Весьма своеобразную форму принимают стебли у кактусов, где ткань стебля служит резервуаром для запасов воды.

Очень часто наблюдается превращение побегов в колючки. Колючки стеблевого происхождения развиваются в пазухах листьев и обыкновенно несут остатки низовых листьев. Колючки могут быть простыми и разветвленными (рис. 122).

Наконец, весьма распространено также превращение побегов в усики и разного вида прицепки, служащие растению органами прикрепления к какой-либо опоре (рис. 123).

Не менее многочисленны метаморфозы листа.

Выше мы уже видели, что на побеге отличаются три формации листьев: низовые, срединные и верховые или верхушечные. Типичной формой низовых листьев являются почечные чешуи, облегающие почки снаружи; как форма, так и строение их весьма просты. От низовых к срединным листьям совершается весьма постепенный переход путем

усложнения формы. Под влиянием приспособительной деятельности растения листья срединной формации претерпевают различные метаморфозы. Выше уже было упомянуто, что у водных растений листья развивающиеся под водой имеют пластинку рассеченную на мелкие доли. У некоторых же видов, например, у обыкновенного стрелолиста (*Sagittaria*



Рис. 122. Стеблевая колючка растения *Gleditsia triacanthos*. $\frac{1}{2}$ натур. велич.



Рис. 123. *Ampelopsis Veitchii*. RR — стеблевые „усики“ (прицепки). $\frac{3}{4}$ натур. величины.

sagittaeifolia) подводные листья, напротив, имеют простую лентовидную пластинку, тогда как надводные снабжены стреловидными пластинками.

У водяного папоротника *Salvinia natans* в каждом узле стебля прикреплены три листа, из которых два имеют обычную форму, между тем, как третий превращен в корневидное образование и служит вместо корня. У некоторых растений листья приобретают характер мясистых лепешек и нередко вовсе утрачивают обычную пластинчатую форму (например, у разных представителей *Crassulaceae*, у агав, алоэ и друг.).

Весьма распространены метаморфозы листьев в усики, служащие специальными органами прикрепления (рис. 124), а также в колючки (рис. 125). Нередко в колючку превращается лишь отдельная часть

листа, напр., стержень сложного листа (у видов *Astragalus*) или прилистники (например, у *Acacia eburnea*). У нашего барбариса (*Berberis vulgaris*) можно найти все переходные формы от типичного листа к разветвленной колючке.



Рис. 124.
Часть стебля чины (*Lathyrus Aphaca*); *s*—стебель, *n*—прилистники, *b*—усия. 1/2 естеств. велич.

В некоторых сравнительно редких случаях черешок превращается в пластинчатый орган и начинает выполнять роль пластинки листа, а сама пластинка атрофируется; пластинчатые черешки носят название филлодий (например, у австралийских акаций, рис. 126). Чрезвычайно своеобразны метаморфозы листа у так называемых насекомоядных растений, у которых листья служат органами улавливания насекомых и имеют приспособления для переваривания пой-

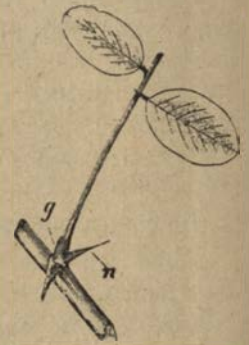


Рис. 125. Часть ствола *Robinia Pseudacacia* с нижней частью перистосложного листа и его прилистниками, изменившимися в две колючки, *n*; *g*—сочленение (подушечка). 1/2 естеств. велич.



Рис. 126. Проросток *Acacia rusnantha*. Семядоли уже отпали. Нижние листья 1—4 просто-перистые, следующие — двоякоперистые. У листьев 5 и 6 листовая черешок уже отвесно расширился в плоскость. У следующих листьев (7, 8, 9) он развился в филлодий; *n*—нектарники на филлодиях. Увелич. около 1/2.

манной таким образом добычи. Так, например, у нашей обыкновенной пузырчатки (*Utricularia vulgaris*), отдельные сегменты рассеченного листа превращаются в мешковидные органы с отверстием, предназначенным для входа мелких водяных животных (рис. 127).

У тропического насекомоядного *Nepenthes* очень сложно метаморфозирован черешок листа: его основная часть расширена и построена по типу обыкновенной пластинки; следующая средняя часть имеет вид стержня, к которому прикрепляется верхняя часть в форме кувшина; на верхушке этого кувшина укрепляется крышечка, которая соответствует пластинке обыкновенного листа (рис. 128).

Метаморфозированные мешковидные листья встречаются также

у некоторых растений не принадлежащих к группе насекомоядных. Таковы, например, кувшинчатые листья *Dischidia*, которая использует свои кувшины для собирания влаги и гумуса и развивает внутри кувшинов корни (рис. 129).

Корень. Прототипом корня являются ризоиды, с которыми мы уже познакомились выше у прикрепляющихся к твердому субстрату водорослей. У одноклеточных растений, например, у *Botrydium* это просто нитевидные выросты клетки, появляющиеся на определенной ее части.

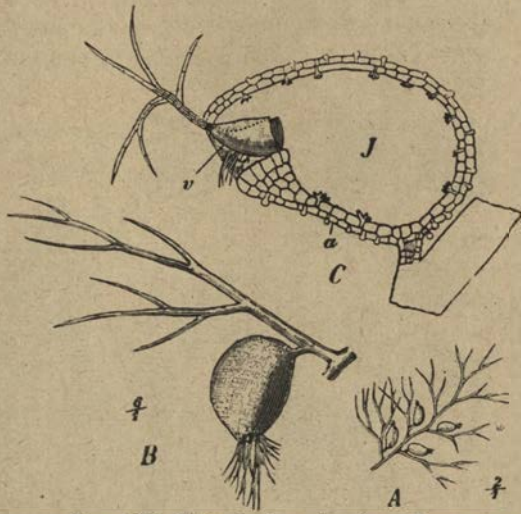


Рис. 127. *Utricularia vulgaris*; А — часть листа со многими пузырьками. Увелич. в 2 раза. В — один листочек с пузырьком. Увелич. в 6 раз. С — продольный разрез пузыря. Увел. около 28. С — по Гёбелю; v — клапан, а — стенки пузыря.



Рис. 128. *Nepenthes robusta*. $\frac{1}{2}$ естеств. велич. (с оранжерейного экземпляра).

У простейших многоклеточных растений ризоиды могут быть одноклеточными или многоклеточными образованиями. При переходе от низших форм к высшим дифференцировка корня совершилась позже дифференцировки стебля и листа. Действительно, у листовых мхов, обладающих стеблями и листьями, еще нет настоящих корней; их функции выполняются ризоидами, которые служат как для укрепления растения в почве, так и для поглощения питательных веществ.

У типичных сухопутных растений с высшей организацией ризоиды заменяются системой настоящих корней, которые мы наблюдаем, начиная с папоротников, у всех остальных более высокоорганизованных форм.

У этих растений корень является уже важным органом питания и, так как задача его сво-

дителя к поглощению растворов солей из почвы, то он должен обладать достаточной поглощательной поверхностью. Последнее достигается системой ветвления. Подобно

стеблю, корень нарастает верхушкой и его рост в длину неограничен.

Если корень развивается как непосредственное продолжение стебля, то его называют главным, а ветви его боковыми корнями. Корни, которые возникают на стебле или даже на листьях в качестве боковых органов наз. придаточными.

Нередко главный корень рано отмирает или же слабо развивается; в таком случае развивающиеся придаточные корни заменяют ветви главного корня и вся корневая система называется мочковатой, в отличие от стержневой, когда главный корень сохраняется (рис. 130).



Рис. 129. Мешковидные листья *Dischidia Rafflesiana*.

Ветки главного корня и придаточные корни возникают эндогенно, т. е. закладываются внутри тела растения и при развитии пробивают покры-

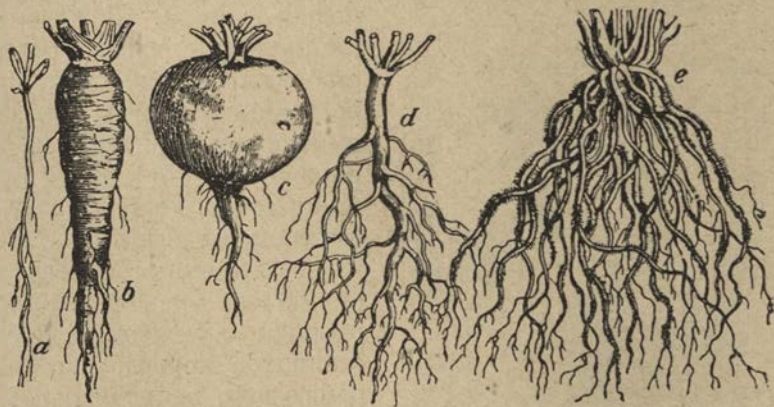


Рис. 130. Различные виды корней: *a* — нитевидный, *b* — веретенообразный, *c* — репчатый, *d* — ветвистый, *e* — мочковатый.

вающие их ткани, чтобы выйти наружу. Расположение веток главного корня подчиняется некоторой закономерности, а именно: ветки распола-

гаются продольными рядами, число которых определяется внутренним анатомическим строением (см. ниже анатомию корня).

Однако, в самых рядах заложение ветвей произвольно, т. е. они могут быть редки или часты.

Чрезвычайно важным морфологическим признаком корня является корневой чехлик; это особый колпачек, покрывающий верхушку каждого корня и служащий органом защиты. Очень характерны для корня корневые волоски; это выросты поверхностных клеток корня, покрывающие густым слоем самые тонкие разветвления его. Корневые волоски входят в непосредственное соприкосновение с твердыми частичками поч-

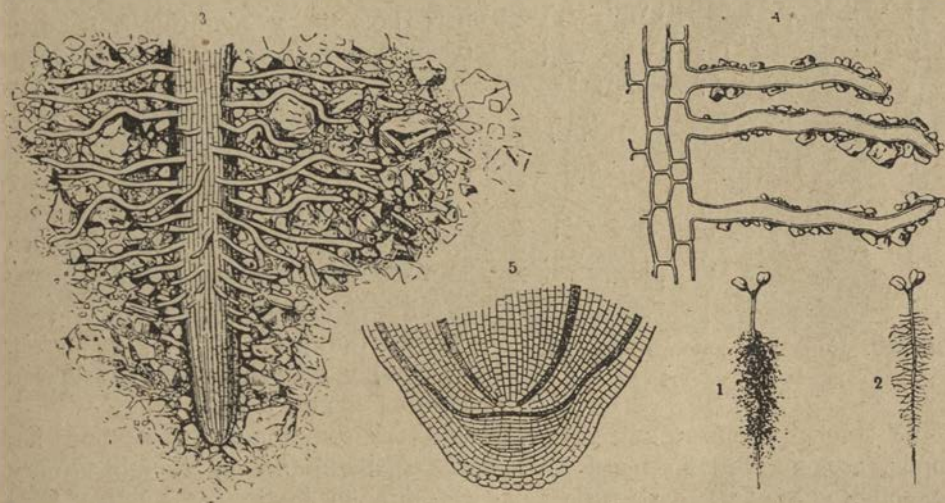


Рис. 131. Корневые волоски *Pentstemon*; 1—проросток; к корневым волоскам при- стали частички почвы, 2—эти частички отмыты, 3—кончик корня с волосками в почве, увелич. в 10 раз, 4—отдельные волоски, соединенные с частичками почвы, 5—продольный разрез через кончик корня с чехликом, увелич. в 60 раз. (По Kerner'у).

вы и служат как раз органами поглощения минеральных веществ; сильное развитие корневых волосков необычайно увеличивает поглощающую поверхность корневой системы (рис. 131).

Насколько сильно должна увеличиваться поглощающая поверхность корня благодаря его разветвлению, показывают данные *Ноббе*, который измерил длину всех веточек корней у однолетних сеянцев пихты, ели и сосны. Оказалось, что общая длина всех корней у сеянца пихты достигает 1, у сеянца ели — 2, а у сеянца сосны 12 метров; поверхность же корней у однолетней сосны превышает 2 кв. метра. По данным *Мюллера-Тургау* общая поверхность корней одной особи пшеницы равна 4,16 кв. метра, а поверхность всасывающих частей достигает 1 кв. метра и превышает общую поверхность надземных частей в 6 раз.

Обильное же развитие корневых волосков по данным *Шварца* увеличивает поглощающую поверхность корней в 5—12, а иногда даже в 18 раз.

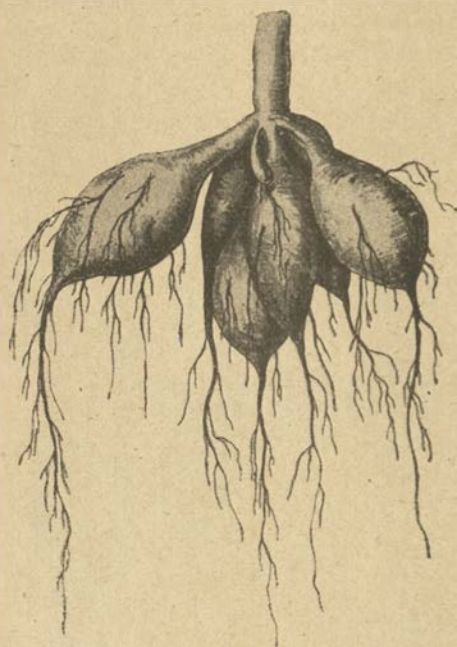


Рис. 132. Корневые клубни георгины.

У некоторых растений корни служат складочным местом для накопления запасов питательных веществ; в таком случае корни приобретают мясистый характер, как, например, у свеклы, моркови; придаточные же корни нередко образуют характерные клубневидные утолщения, как, например, у георгины (рис. 132).

Помимо обыкновенных подземных корней, у некоторых растений образуются воздушные корни, которые служат для поглощения влаги из воздуха и обладают особыми приспособлениями для конденсации водяного пара. Корни этого типа, по происхождению придаточные, характерны для эпифитов, растений, ведущих наземную жизнь.

У некоторых пальм придаточные корни (например, у *Acanthorrhiza*, *Iriartea*) у основания ствола превращаются в колючки.

У многих тропических растений придаточные корни играют роль подпорок, поддерживающих все растение или отдельные части его. Корни-подпорки сначала растут в воздухе и затем, по достижении земли, укрепляются в почве. Так, например, многие виды *Ficus*, представляющие крупные деревья, выпускают из ветвей корни, которые dorостают до земли и превращаются в типичные подпорки (рис. 133).

Особую разновидность воздушных корней составляют дыхательные корни некоторых тропических растений, растущих на мангровых болотах по берегам морей. Корни этого типа служат для поддержания газового обмена и обладают специальным строением (рис. 134).

У растений лазающих по другим растениям или по скалам придаточные корни превращаются в особые присоски, при помощи которых растение прикрепляется к своей опоре (например, у плюща).

У паразитных растений корневая система обыкновенно превращается в особые сосательные органы или гаустории, которые проникают в тело питающего растения и высасывают соки. Таковы, например, корни нашей обыкновенной повилики (*Cuscuta*, рис. 135). В некоторых, правда, редких случаях корни служат, ассимилирующими органами и заключают зеленые пластиды, например, у яванской орхидеи (*Taeniophyllum Zollingeri*) и друг. (рис. 136).

Корень и стебель вместе образуют ось растения и потому их называют осевыми органами в отличие от органов боковых, како-



Рис. 133. Мангрова. *Rhizophora mucronata* с ходульными корнями. (По Engler-Prantl).



Рис. 134. Мангрова. *Sonneratia alba*, ствол с дыхательными корнями во время отлива. (По Schmidt'у в Karsten-Schenck).

выми являются листья. Ниже, в отделе об истории развития растения мы будем говорить более подробно о построении тела растения и о взаимоотношениях различных органов его.

Теперь же скажем несколько слов о тех морфологических признаках, которые являются наиболее характерными для каждого из основных органов.

Уже из краткой характеристики метаморфоз, претерпеваемых органами под влиянием приспособительной деятельности растения, ясно, что по внешнему виду и по физиологической функции далеко не всегда можно решить, к какому же из основных органов следует отнести то или другое метаморфозированное образование.

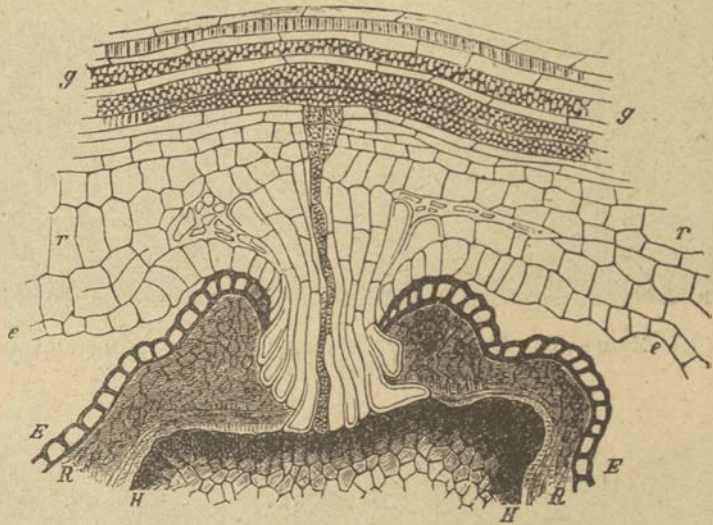


Рис. 185. Разрез через корень повилки (*Cuscuta*) внедрившийся в стебель крапивы; *E*—эпидермис, *R*—кора, *H*—древесина стебля крапивы. Присоска повилки проникла до древесины.

В самом деле, отличить подземный стебель от корня, решить, принадлежат ли колючки или усики данного растения стеблю или листу, часто бывает в высшей степени затруднительно. Именно по этой причине корневидные листья *Salvinia* долгое время принимались за настоящие корни.

Как видно из предшествующего очерка, план построения тела соматической части высшего растения основан на развитии двух поглотительных аппаратов, соединенных друг с другом одною общою осью.

Наиболее полного выражения этот план построения достигает у древесных растений. Здесь мы наблюдаем два мощно развитых поглотительных аппарата, крону и корневую систему, соединенных друг с другом стволом.

Крона служит для поглощения лучистой энергии солнца и газов атмосферы, а корневая система для поглощения растворов питательных

веществ из почвы. Соединяющий же их ствол выполняет, помимо чисто механической функции, также роль аппарата, проводящего соки от корней к листьям и от листьев к корням.

На этом физиологическом принципе разделения труда в сущности и построено морфологическое различие в форме и развитии основных органов: корня, стебля и листа. Принимая во внимание, что функция питания является основной функцией в жизнедеятельности растения, как жи-

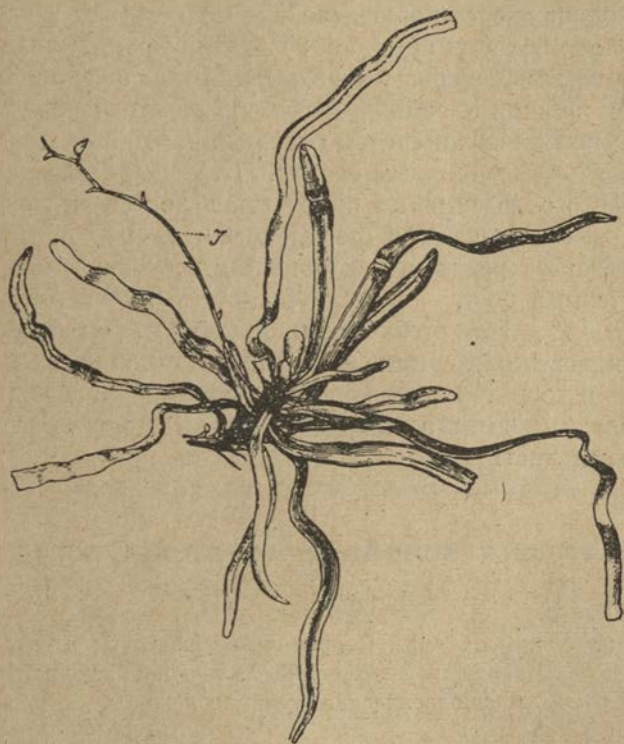


Рис. 136. *Taeniophyllum Zollingeri*. Зеленые лентообразные воздушные корни, заменяющие листья; 1—цветочный побег.

вого организма, естественно ожидать закрепления морфологических отличий между основными органами путем наследственности в формы постоянные, которые можно отнести к признакам организационным.

Действительно, несмотря на огромное разнообразие во внешнем виде высших растений, у каждого из них мы находим те же три основные органа. Применяясь, однако, к внешним условиям среды, растение, по образному выражению одного из ботаников, «не стесняется морфологическими соображениями» и приспособляет любой из основных органов к самым разнообразным функциям.

Таким путем возникли те замечательные метаморфозы корня, стебля и листа, о которых мы говорили выше. Но и в метаморфозированном виде основные органы сохраняют некоторые признаки, по которым удастся определить происхождение различных метаморфоз.

Характерными признаками корня и образований корневого происхождения являются: 1) присутствие чехлика; 2) отсутствие листьев; 3) эндогенное или внутреродное возникновение боковых ветвей.

На корнях и корневых образованиях, однако, могут возникать стебли и листья; но в этих случаях в ткани корня закладываются описанные выше придаточные почки, т. е. зачатки стебля и листьев, по строению сходные с обыкновенными стеблевыми почками.

В противоположность корню, стебель 1) не имеет чехлика; 2) несет листья в качестве боковых органов; 3) дает боковые ветви из экзогенных, т. е. поверхностных зачатков. Стебель легко дает описанные выше придаточные корни; в ткани его также могут образоваться придаточные почки.

Стебель и корень сходны в том отношении, что оба нарастают верхушкой и обладают неограниченным ростом. Стебли и органы стеблевого происхождения легко определить по присутствию листьев и экзогенных почек. Лист, будучи боковым органом стебля, отличается от последнего тем, что не несет листьев; за редкими исключениями, он нарастает основанием и имеет ограниченный рост.

Лист не может давать стеблей или корней в качестве боковых органов; но в его ткани могут образоваться придаточные почки, из которых развиваются стебель и корни. На этой способности листьев развивать придаточные почки, между прочим, основан в садоводстве способ размножения бегоний кусочками листьев.

Анатомия основных органов растения.

ГЛАВА XXV.

Понятие о ткани. Ложная ткань. Первичная образовательная ткань и продукты ее дифференцировки. Кожица и ее строение. Устьица. Гидатоды. Волоски. Шипы. Физиологические функции кожицы.

Как уже замечено выше, мы не знаем хорошенько тех ближайших факторов, под влиянием которых в растительном царстве шло усложнение и упрочение индивидуума. Мы можем лишь констатировать это присущее живой материи стремление и чисто теоретически восстановить ход эволюции в этом направлении, пользуясь аналогиями, которые мы находим у современных, известных нам, растений. Исходя из простейших одноклеточных организмов, мы можем установить длинную цепь постепенных переходных форм, которые соединяют бактерию с высшим цветковым растением. Главным мотивом в этом постепенном усложнении организации индивида можно предположительно считать упрочение жизни индивида. Позже мы будем говорить о необходимых коррективах, которые следует внести в это общее положение. Теперь же обратимся к тому основному принципу, на котором основана внешняя дифференцировка соматической части растения. Обычно принимают, что в основе этой дифференцировки лежит применение принципа разделения труда. Действительно, мы видим, что выработка трех основных органов — корня, стебля и листа — покоится

на разделении физиологических функций у сухопутного растения. Для питания сухопутного растения необходимо развитие двух поглощающих аппаратов: одного в почве и другого в воздухе. Строение корневой системы вполне удовлетворяет поглощению необходимых питательных минеральных солей из почвы, и строение кроны с листьями — улавливанию лучистой энергии солнца и CO_2 атмосферы.

Что же касается стебля, то он служит соединительным звеном между этими двумя поглощающими аппаратами; на нем лежит задача придать необходимую устойчивость всему растению и передавать продукты поглощения от кроны к корню и обратно.

Таким образом, в основе своей дифференцировка соматической части растения может быть рассматриваема, как внешнее выражение приспособления растительного индивида к наиболее успешному выполнению физиологической функции питания.

Однако, уже самая возможность подобного приспособления, самый факт применения принципа разделения труда ясно говорит за присутствие в организме особой организующей силы, которая пока не поддается никакому наблюдению и контролю.

В самом деле, как бы мы ни усложняли смесь из известных нам органических веществ, сколько бы мы ни прибавляли к этой смеси различных энзим, мы никогда не получили бы возможности искусственно привить этой смеси принцип разделения труда. Мы не были бы в состоянии заставить одни части смеси работать в одном направлении, а другие в другом.

Отсюда понятно, что когда говорят о принципе разделения труда, как ближайшей причине дифференцировки тела растения, то подобное утверждение заключает в самом себе логическую ошибку. Ближайшей причиной, без сомнения, является организационная сила организма, которая имеет возможность применять и действительно применяет принцип разделения труда, подобно тому, как архитектор пользуется силой тяжести при постройке здания, придавая его частям необходимую прочность и согласованность.

Если мы перейдем теперь от внешней формы главных органов к их внутреннему анатомическому строению, то значение принципа разделения труда обнаружится с еще большею рельефностью. На том главном пути, по которому пошла организация индивида в растительном царстве, а именно на пути сложения его из микроскопически малых клеток, естественно ожидать постепенного подавления индивидуальности каждой клетки под влиянием принципа разделения труда.

Действительно, на примере *Volvox* мы видели, что прежде всего ограничивается и подавляется функция размножения у соматических клеток. Последние сохраняют способность деления, но продукты этого деления уже не носят самостоятельной индивидуальности, а являются лишь составными частями многоклеточного индивида. Соматические клетки *Volvox*, однако, еще в полной мере сохраняют функции фотосинтеза и совершенно тождественны друг с другом. Дальнейшая дифференцировка, основанная

на применении принципа разделения труда, ведет к ограничению функции самостоятельного питания и приспособлению клетки к некоторой определенной работе. В результате соматические клетки индивида ориентируются в определенные группы, для некоторой определенной физиологической работы, и между разными группами возникают внешние различия морфологического характера. Подобные комплексы морфологически сходных клеток, обычно выполняющих одну и ту же физиологическую функцию в жизни индивида, называют в анатомии растений тканями. Нужно заметить, что понятие о ткани не вполне поддается строгому и точному определению, так как классификацию тканей нельзя построить ни на чисто физиологическом, ни на чисто морфологическом принципе; дело в том, что нередко одна и та же ткань по истории своего развития и происхождения выполняет разные физиологические функции; с другой стороны, нередко такие случаи, когда одну и ту же физиологическую функцию выполняют ткани разного морфологического происхождения.



Рис. 137. Продольный разрез пенька белого гриба: типичная войлочная ткань. Увелич. 300.



Рис. 138. Поперечный разрез через пеньек белого гриба (*Boletus edulis*). Увелич. 300.

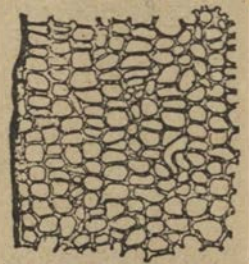


Рис. 139. Рожок спорынья (*Claviceps purpurea*) в продольном разрезе: ложная паренхима. Увелич. 300.

Принимая, однако, во внимание, что для нас представляет большой интерес раскрытие первичной организации растения, мы предпочтем для дальнейшего изложения морфологический принцип классификации тканей, т. е. принцип происхождения при последовательном развитии индивида; но в то же время мы будем принимать также во внимание и физиологическую функцию, выполняемую каждой тканью.

Прежде всего от настоящей ткани следует отличать войлочную ткань, из которой слагается тело некоторых низших растений, напр., грибов. Тело даже высших общеизвестных шляпных грибов состоит из тонких нитей, называемых гифами, которые тесным сплетением образуют нечто цельное, живо напоминающее в обыкновенном микроскопическом разрезе паренхимную ткань высших растений (рис. 137, 138 и 139).

Войлочная грибная ткань, однако, получается не последовательным делением паренхимных клеток, а сплетением ветвистых нитей, из которых каждая обладает верхушечным ростом; подобное сплетение в анатомии называют ложной тканью в отличие от настоящей, получающейся делением морфологически сходных клеток.

Выше уже было замечено, что развитие каждого многоклетного индивида проходит через стадию одноклеточную; одна единственная клетка последовательно делится и вначале дает однообразные продукты, дифференцировка которых начинается позднее.

Однообразные продукты, получаемые путем деления одной клетки в начальной стадии развития индивидуума, в своей совокупности, носят название первичной образовательной ткани, первичной паренхимы или перистилы.

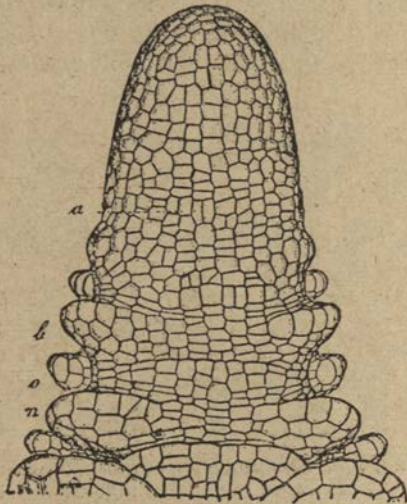


Рис. 140. Конус нарастания стебля злодеи; единственная ткань конуса — первичная образовательная ткань или меристема. (Из Ван Тиггема).

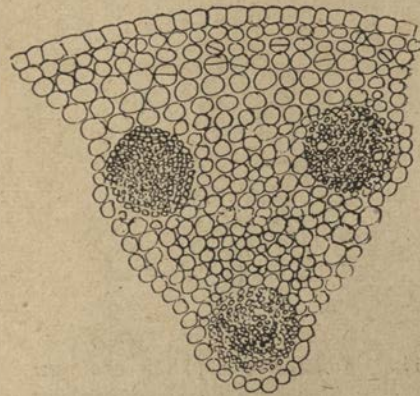


Рис. 141. Часть поперечного разреза стебля спаржи в области развития прокамбияльных пучков. В верхнем правом пучке заметно заложение двух крупных сосудов. (По Комарову).

Для изучения этой ткани вовсе нет необходимости исследовать постепенные стадии развития высшего растения, начиная с одной клетки. Ее можно наблюдать и на вполне развитом стебле, именно на верхушке его или, как говорят, в точке роста. Если мы сделаем микроскопический срез, то увидим, что тело стебля здесь состоит из однообразных полиэдрических паренхимных клеток с тонкими оболочками, выполненных протоплазмой, в которой наблюдается ядро и нежные лейкопласты (рис. 140).

Первичная образовательная ткань служит материалом, из которого дифференцируются все постоянные ткани данного растения. Первый признак дифференцировки выражается в том, что среди паренхимных кле-

ток некоторые группы их вытягиваются в длину и превращаются в прозенхимные. Эти группы прозенхимных клеток вместе составляют вторичную образовательную ткань или прокамбий. Прокамбий дает начало сосудисто-волокнистым пучкам, которые, сливаясь друг с другом в группы, образуют жилки, хорошо видимые в листе. Остальная часть меристемы распадается затем на две ткани: самый наружный слой клеток дает кожицу, а остальная масса образует основную ткань, по терминологии Сакса (рис. 141).

У некоторых растений дифференцировка дальше не идет, и в результате получаются в качестве постоянных тканей: кожица, основная ткань и сосудисто-волокнистые пучки. В некоторых случаях, однако, из основной ткани дифференцируется особая механическая ткань, состоящая из прозенхимных элементов с сильно утолщенными оболочками. Уже из самого названия видно, что назначение этой ткани заключается в придании крепости телу растения. Будучи одного морфологического значения с основной тканью, она, однако, резко отделяется от нее по своей специальной физиологической функции.



Рис. 142. Кожица с верхней стороны листа *Mercurialis perennis*, рассматриваемая с поверхности. Увел. 300.

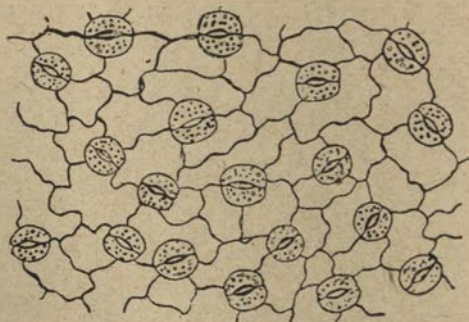


Рис. 143. Кожица с устьицами, с нижней стороны листа *Helleborus niger*. Увел. 120.

Только что указанные четыре ткани можно назвать первичными, и на дифференцировке этих первичных тканей у многих растений заканчивается дифференцировка соматической части индивидуума. У других же наступают вторичные изменения, появляются вторичные ткани, как пробка, вторичная древесина и вторичная кора.

Рассмотрим теперь строение первичных тканей, начиная с кожицы.

Кожица, как уже замечено выше, формируется из самого поверхностного слоя меристемы и представляет собой как бы чехол, одевающий тело растения. Обыкновенно она состоит из одного слоя клеток; но иногда бывает двуслойная и даже многослойная кожица, при чем слои получаются делением клеток параллельно поверхности органа. Отличительной особенностью кожицы является способность ее клеток размножаться делением по мере разрастания и увеличения объема того органа, который она облекает. Если бы клетки кожицы были лишены

этой способности, то она подвергалась бы чисто механическому разрыву под влиянием увеличения объема органа.

Клетки кожицы по форме чрезвычайно разнообразны у органов, быстро вытягивающихся в длину, они также имеют вытянутую форму, например, на листьях злаков; чаще, однако, клетки кожицы являются типичными паренхимными или сжатыми перпендикулярно поверхности органа. Нередко стенки перпендикулярные к поверхности органа имеют очень извилистое очертание, например, в кожице листьев у большинства высших растений (рис. 142 и 143).

Очень характерно для строения кожицы чрезвычайно плотное соединение клеток друг с другом, т. е. по стенкам, перпендикулярным к поверхности органа, вследствие чего кожица приобретает сходство с чехлом. Напротив, соединение клеток кожицы с клетками лежащей под ней мякоти уже значительно более рыхлое; поэтому кожица нередко сдвигается, например, с листа в виде прозрачной сплошной пленки.

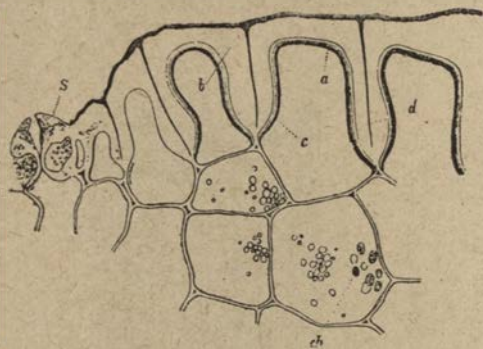


Рис. 144. Поперечный разрез листа *Ficus rubricalis*; *a* — кутикула, *b* — кутикулярные слои, *c* — целлюлезные слои, *d* — отростки кутикулы, *s* — устьице.

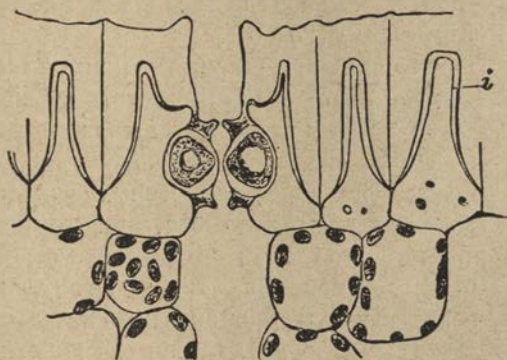


Рис. 145. Поперечный разрез через кожицу *Aloe nigricans*; *i* — внутренний, не кутинизированный слой утолщения. Увел. 240.

Что касается содержимого клеток кожицы, то в той стадии развития, когда клетки еще сохраняют способность делиться, оно состоит из протоплазмы, ядра, лейкопластов и вакуоли с клеточным соком, нередко окрашенным антоцианином или желтыми растворимыми в воде пигментами. У некоторых водных растений, а также на листьях папоротников клетки кожицы содержат, вместо лейкопластов, хлоропласты.

Весьма характерно для клеток кожицы неодинаковое утолщение их стенок: именно, наружная стенка всегда утолщена сильнее, чем остальные. Кроме того, самая наружная пластинка стенки подвергается особому изменению, называемому кутинизацией; кутинизация состоит в пропитывании оболочки особым пробковым веществом — суберином или кутином, состав которого в точности неизвестен. Повидимому, это смесь нескольких веществ из группы жиров. Кутинизованная оболочка непроницаема для воды и газов, и потому физиологическая роль ее сводится к защите от высыхания внутренних частей клетки (рис. 144 и 145).



Рис. 146. Поперечный разрез через узел стебля сахарного тростника; *e* — кожа с восковыми палочками. Увелич. 142.

корней и подводных растений вовсе не имеет кутикулы; ее заменяет легкопроницаемая для воды пленочка, которую *Чапек* предлагает называть *мукозой*.

Очень часто кожа покрыта сверху налетом воска, присутствие которого легко определить уже на глаз по особому блеску и сизому цвету наружной поверхности органа. У некоторых пальм слой воска достигает до 5 милл. толщины и является объектом технического добывания и применения. Воск состоит из углерода, водорода и очень небольшого количества кислорода. Воск выделяется из клеток кожицы в виде зернышек, палочек или призм; он отсутствует в содержимом клеток, но зато пропитывает наружные стенки и это пропитывание наблюдается даже у растений, лишенных воскового налета. Благодаря содержанию воска в кутикуле поверхность ее трудно смачивается водой (рис. 146 и 147).

Если бы в коже не было никаких отверстий, то при описанном плотном соединении ее клеток и малой проницаемости наружных стенок их, газовый обмен растений с окружающей средой был бы чрезвычайно затруднен. На самом деле кожа имеет специальные отверстия, называемые устьицами (рис. 148, 149, 150 и 151).

Устьице есть межклетное пространство, чаще всего имеющее вид щели, огра-

кутинизованные пленки отдельных клеток кожицы сливаются в одну общую пленку, покрывающую весь орган; ее называют кутикулой или надкожицей.

Кутикулу можно отделить действием H_2SO_4 , в которой она не растворяется. Помимо кутикулы, в утолщенной наружной стенке кожицы наблюдаются еще особые кутинизованные слои оболочки, называемые кутикулярными слоями.

Таково строение кожицы у органов, находящихся в воздухе; кожа же

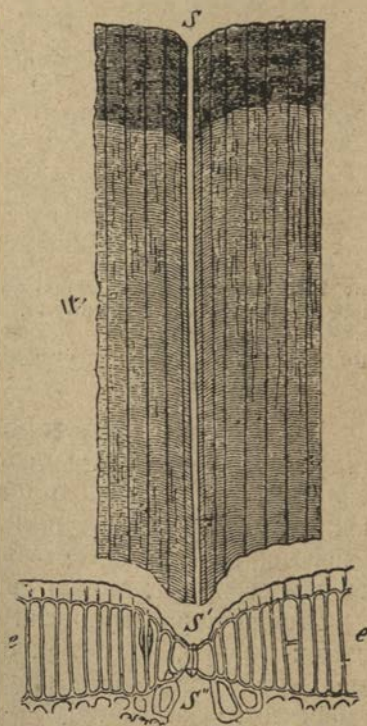


Рис. 147. *Klopstockia cerifera*. Поперечный разрез стебля; *S' S''* — устьичное отверстие, *W* — слой воска, *S S''* — канал, ведущий через слой воска к устьичному отверстию. Увелич. 116.

ниченной двумя замыкающими клетками, которые отличаются от других клеток кожицы своей формой и присутствием хлоропластов. На поперечном разрезе, сделанном через устьице, ясно видно, что щель его ведет в большое межклетное пространство, дыхательную полость, которая сообщается с другими межклетниками, пронизывающими массу мякоти, и которые, следовательно, облегчают готовый обмен тканей, покрытых кожицей, с окружающей средой.



Рис. 148. Развитие устьиц на листе гнацинта. Увелич. 800.

На поперечном разрезе можно видеть также, что стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно: именно

стенки перпендикулярные к поверхности органа остаются сравнительно тонкими, между тем, как параллельные сильно утолщаются. Такое строение стенок облегчает раскрывание и открывание щелей устьиц под влиянием тургора. Вместе с увеличением тургора увеличивается внутренняя полость клетки, при чем тонкие стенки, граничащие с соседними клетками кожицы, выпячиваются, и щель раскрывается. С уменьшением тургора, и с ним полости клетки, тонкие стенки спадаются, и щель закрывается. Механизм открывания и закрывания устьиц был впервые объяснен Швейденером; как увидим ниже, механизм этот имеет большое значение для физиологической функции испарения воды у сухопутных растений (рис. 152).

Число устьиц на единице поверхности варьирует в весьма широких пределах; иногда оно очень велико, например, до 600 и более на 1 кв.



Рис. 149. Кожица традесканции при большом увеличении; клетки с четкообразно утолщенными стенками, протоплазмой, ядрами и пластидами; устьице, его замыкающие клетки, передний дворик и щель (замкнутая). (По Комарову).

орган остаются сравнительно тонкими, между тем, как параллельные сильно утолщаются. Такое

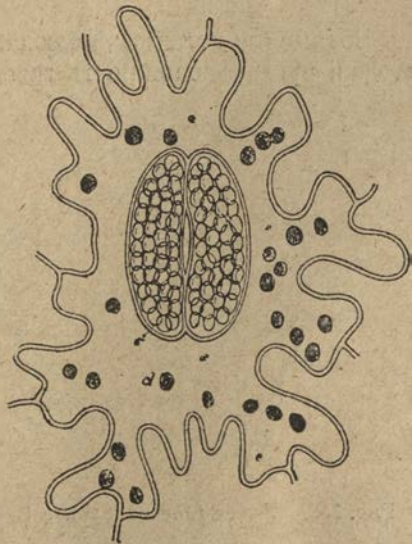


Рис. 150. Устьице папоротника Aneimia с поверхности. Увелич. 400.

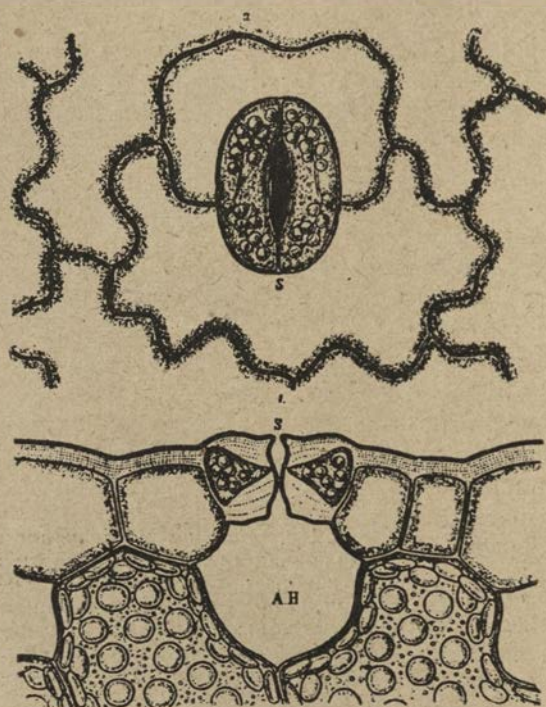


Рис. 151. Устьице *Thymus Serpyllum*; 1—с поверхности, 2—в разрезе, *S*—щель устьица, *АН*—дыхательная полость.

миллиметре площади кожицы.

Помимо только что описанных обыкновенных устьиц, существуют еще водяные щели, водяные устьица или гидатоды, которые служат для выделения воды из тела растения в капельно-жидком виде. Нужно заметить, что первый тип устьиц, которые можно назвать газовыми, действительно служит обмену газов; лучшим доказательством справедливости этого мнения является тот факт, что газовые устьица развиваются только в кожице сухопутных растений на органах, находящихся в воздухе; кожица водных растений вовсе лишена устьиц, а у растений с листьями, плавающими на воде, газовые устьица развиваются только на верхней поверхности листьев, соприкасающейся с воздухом.

Водные же устьица наблюдаются и у водных растений. Строение гидатод, в противоположность газовым устьицам, весьма разнообразно; на-

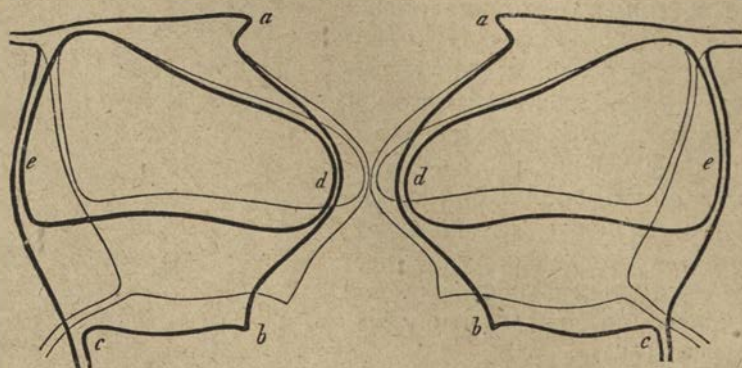


Рис. 152. Устьичное отверстие *Helleborus* в открытом и закрытом состоянии.

ряду с одноклеточными встречаются более сложные с замыкающими клетками; иногда они очень велики, и под ними лежит особая нежная парен-

химная ткань, называемая эпителией, находящаяся в сообщении с сосудами, проводящими воду. Вода выдавливается через гидатоды в виде капель; у сухопутных растений гидатоды обычно находятся на листьях, на верхушке их и по краю на зубцах (рис. 153 и 154).

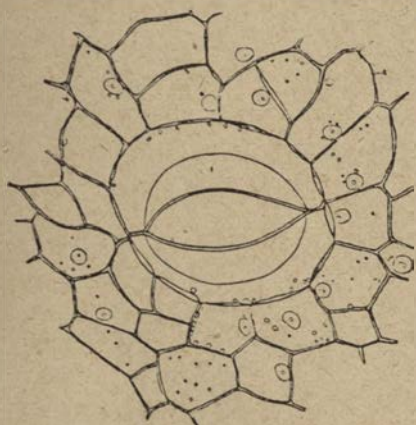


Рис. 153. Водное устьице с края листа *Thymus praecox*, с прилегающими к нему клетками кожицы. Увел. 240.

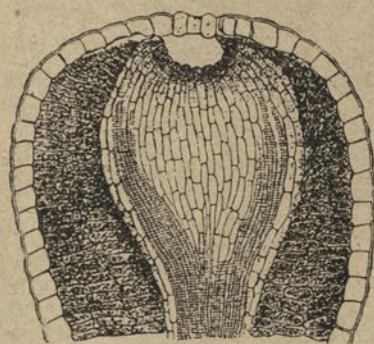


Рис. 154. Продольный разрез через зубчик листа фуксии с водным устьицем (гидатодой).

Клетки кожицы весьма часто образуют на наружной части особые выросты, которые в анатомии называют волосками. Простейшей формой волосков являются сосочки; это конусообразные выпячивания наружных стенок клеток кожицы, придающие бархатистый вид лепесткам цветов у многих растений. Сосочки обыкновенно не отделяются особой перегородкой от клеток кожицы и представляют настоящие выросты клетки. Точно также не отделяются перегородками от производящих клеток кожицы корневые волоски, образующиеся на мелких разветвлениях корня (рис. 155).



Рис. 155. Верхняя кожица с лепестка полевой фиалки, *Viola tricolor*. Клетки с выступами в виде складок на боковых стенках и с выдающимися сосочками. Увел. 250.

Более сложную форму получают волоски, отделяющиеся перегородкой от производящей клетки. Они могут быть одноклетными или многоклетными, если клетка волоска делится (рис. 156 и 157). Если верхняя клетка служит для выделения каких-либо веществ, то волосок называется железистым или железкой (рис. 158 и 159).

Нередко верхняя клетка волоска распадается на целую группу клеток, выделяющих слизь, смолу, эфирное масло и пр. Выделяющие клетки не содержат этих веществ внутри; выделяемое вещество появляется в стенке под кутикулой, которая вздувается и лопаается, а на стенке образуется

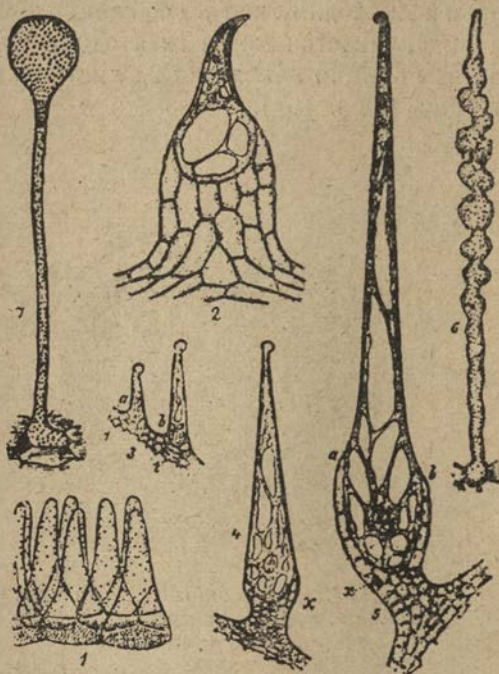


Рис. 156. Одноклетные волоски, 1—из трубки венчика *Primula*, 2 — на стебле марены, 3 — развитие жгучих волосков крапивы, 4 — 5 — развитие жгучих волосков крапивы, 6 — из цветка фиалки, 7 — из трубки венчика *Antirrhinum*.



Рис. 157. Многоклетные волоски с листа *Hieracium piliferum*. Увелич. 90.

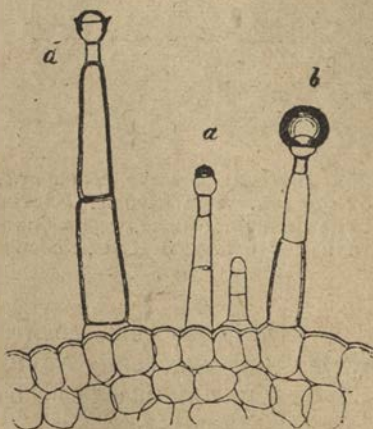


Рис. 158. Железистые волоски на листовом черешке *Primula sinensis*. В *a* выделение начинается, в *b* оно образовало большой пузырь, в *d* пузырь этот лопнул.

новый слой кутикулы, и процесс повторяется.

Иногда клетки кожицы, окружающие основание волоска, разрастаются и образуют бугор, на котором сидит волосок; таково строение волосков жгучей крапивы, по существу одноклетных, но основанием скрытых в многоклетном бугре. В волосках крапивы находится жгучее вещество, которое вследствие ломкости волоска при прикосновении легко вытекает и попадает в ранку, образующуюся в коже на месте, где волосок вонзается.

К накожным образованиям морфологически должны быть отнесены и шипы, рассеянные без порядка на поверхности стебля, листьев и др.

органов растения. Шипы состоят из большого числа клеток, но они легко снимаются вместе с кожей, так как являются продуктами деления и разрастания ее клеток (например, шипы у малины). Впрочем, в образовании шипов иногда принимают участие и клетки подложной паренхимной ткани; подобные образования называют иногда *выростами*.

От шипов следует отличать *колючки*, представляющие собой превращенные органы или части органов.

В последнее время под влиянием работ *Габерландта* коже стали приписывать значение органа, воспринимающего механические раздражения и свет при помощи особых чувствительных сосочков. Действительно, у некоторых растений наружные или внутренние стенки клеток кожи имеют форму чечевиц; а у других растений в плоских стенках роль чечевиц играют чечевицеобразные утолщения из воска, кремнезема, пектиновых веществ и пр. В этих случаях свет собирается и направляется по определенным путям всеми клетками кожи. У некоторых же растений наблюдается дифференцировка особых *глазков* (глаза растений), представляющих собой сосочки с чечевицеобразной клеткой на верхушке.

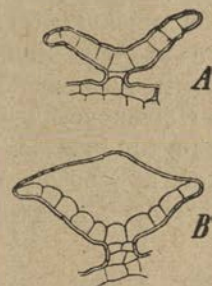


Рис. 159. Железка хмея: А — молодая, до выделения, В — кутикула оттопырена выделением.

Нужно заметить, однако, что гипотеза *Габерландта* о специальном строении клеток кожи для восприятия света в настоящее время не может еще считаться прочно обоснованной.

Таковы вкратце строение и морфологические особенности кожицы. Спрашивается, какова же ее физиологическая функция. У сухопутных растений на органах, находящихся в воздухе, кожа, без сомнения, играет роль типичной защитной ткани; утолщение наружных стенок кожицы и кутинизация их могут служить образцами приспособительных признаков, выработанных растением в целях защиты от высыхания внутренних тканей. На самом деле не вполне понятно, почему растение расходует для этой цели целый слой, а иногда и несколько слоев клеток; казалось, для защиты достаточно было бы одной кутикулы. Некоторые ученые предполагают, что кожа служит также и запасным резервуаром воды, как бы влажным покрывалом, облегающим внутренние ткани и отдающим им воду в случае нужды. Действительно, измерения показали, что когда внутренние ткани терпят недостаток в воде, то кожа спадается, отдавая часть своего запаса. Более определенных данных о роли кожицы, как запасного резервуара воды, мы, однако, пока не имеем. На корнях и у подводных растений, где нет надобности в защите внутренних тканей от высыхания, кожа приобретает уже иное строение, соответственно новой физиологической функции. Она служит здесь органом поглощения растворенных в воде газов и солей. На корнях она образует специальные *выросты* для увеличения поглощающей поверхности.

Функция поглощения не вполне устраняется для кожицы, также и на органах воздушных; именно в кожице этих органов выработался такой сложный аппарат, как устьица, специально в целях облегчения и регулирования газового обмена. В форме разных накожных выростов и образований кожица принимает участие также в выделении капельножидкой воды и разных других веществ из тела растения.

Все эти факты с несомненностью показывают нам, что кожица, будучи тканью однородного морфологического происхождения, в то же время оказывается приспособленной к выполнению самых разнообразных физиологических функций. Таким образом, первоначальный план дифференцировки соматической части растения на ряд тканей соответственно основным физиологическим функциям может подлежать дальнейшему развитию в том смысле, что одна и та же ткань по происхождению подвергается новой приспособительной дифференцировке в связи с разнообразием физиологических функций, которые приходится выполнять.

ГЛАВА XXVI.

Сосудистоволокнистые пучки. Замкнутые и открытые пучки. Пучки общие и специальные. Следование пучков в стебле. Строение замкнутого пучка кукурузы и характеристика элементов, входящих в состав пучка. Строение стебля у растений с замкнутыми пучками. Строение стебля у растений с открытыми пучками. Сердцевинные лучи первичные и вторичные. Годичные слои в древесине.

Сосудистоволокнистые пучки (проводящая ткань). Как уже замечено выше, первым признаком дифференцировки тканей в точке роста стебля является обособление групп прозенхимных элементов, из которых формируются сосудистоволокнистые пучки; последние в виде плотных шнуров пронизывают тело растения, многообразно разветвляясь и извиваясь. У нежных травянистых растений систему сосудистоволокнистых пучков нередко можно изолировать путем мацерации, которая проще всего достигается вымачиванием в воде; при этом более нежные ткани сгнивают, а пучки остаются. Различают два типа пучков: замкнутые и открытые. Отличие их сводится к тому, что прозенхимные элементы первых превращаются прямо в постоянные клетки, лишенные способности делиться; у вторых же превращается в постоянные элементы лишь некоторая часть; другая же часть, именно клетки, находящиеся посредине пучка, сохраняет способность к дальнейшему делению, вследствие чего и весь пучок оказывается способным к разрастанию. Совокупность нежных клеток пучка, сохраняющих способность делиться, называется камбием (рис. 160 и 161).

Превращение известной части прозенхимных клеток прокамбия в постоянные элементы обычно сопровождается процессом одревеснения оболочек. Одревесневшие оболочки не обнаруживают реакций клетчатки, так как они пропитаны различными веществами, которые рань-

ше были известны под сборным названием лигнина. В состав лигнина входят, по видимому, глюкозиды ваниллина и кониферин, ароматический альбегид гадромал, древесная камедь ксилан, дающая особый сахар ксилозу с 5 атомами С, и другие вещества. Лигнин можно удалить из оболочки обработкой КОН или смесью Шульца (HNO_3 и бертоллетова соль); на этом основана техническая переработка древесины на бумагу, так как по удалении лигнина одревесневшие оболочки обнаруживают реакцию на целлюлозу.

Микрохимическими реакциями на одревесневшие оболочки служат: желтое окрашивание от солей анлина, краснофиолетовое от флороглюцина или пирокатехина и HCl , красное от индола, фиолетовое от скатола, синее от фенола и др.

Обычно считают, что одревеснение оболочек способствует увеличению прочности ткани; на самом деле оказалось, однако, что целлюлезные оболочки при одинаковой толщине прочнее одревесневших. В конце концов истинное биологическое значение одревеснения пока остается неизвестным.

Постоянные элементы, входящие в состав сосудистого пучка, распадаются на две группы: элементы древесины или ксилемы и элементы луба или флоэмы. Различие между ксилемой и флоэмой сводится к тому, что в состав первой в готовом пучке входят главным образом элементы мертвые с одревесневшими оболочками, из которых наиболее характерными являются сосуды; в состав же второй входят по преимуществу клетки живые, при чем наиболее важными элементами являются ситовидные трубки. Но самое дело различие это не очень резко, так как в ксилеме есть наряду с мертвыми и живые элементы, и во флоэме элементы мертвые.

Сосудистоволокнистые пучки называются неполными в том случае, когда они представлены только флоэмой или только ксилемой.

Обычно в стебле сосудистоволокнистые пучки ориентированы таким образом, что ксилема обращена к оси стебля, а флоэма к его периферии.

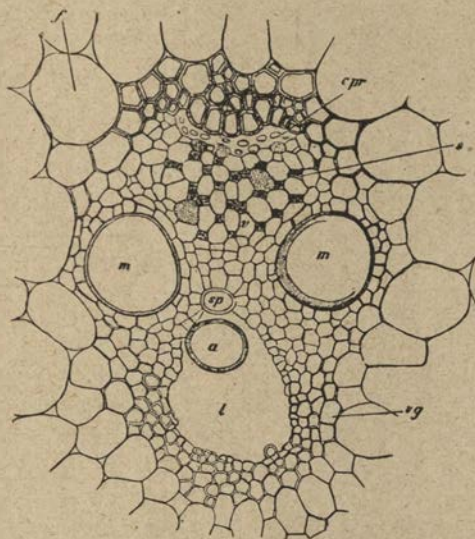


Рис. 160. Поперечный разрез сосудистого пучка из стеблевого колена кукурузы, *Zea Mays*; *a* — кольцо кольчатоутолщенной трахеиды, *sp* — спирально-утолщенная трахеида, *m* и *m'* — широкие точечные сосуды (с окаймленными порами), *v* — ситовидные трубки, *s* — сопровождающие клетки - спутницы, *l* — межклетный ход, *vg* — механическая ткань.
Увел. 180.

Такие пучки носят название коллатеральных или бокобочных; их ксилема в листе обращена к морфологически верхней, а флоэма к морфологически нижней стороне. Кроме коллатеральных, встречаются еще концентрические пучки, у которых либо ксилема окружает флоэму, либо наоборот. (Например, в корневищах встречаются концентрические пучки, у которых ксилема окружает флоэму).

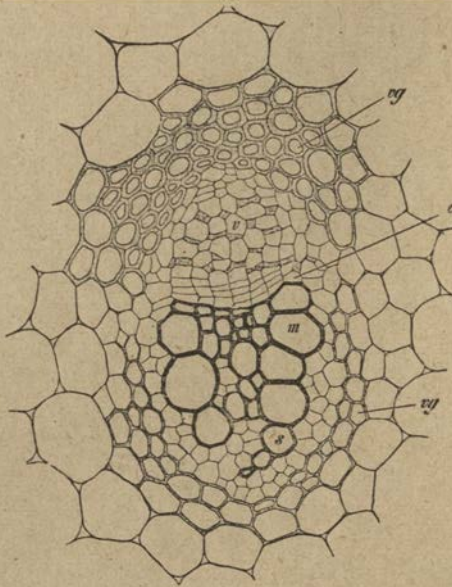


Рис. 161. Поперечный разрез сосудистого пучка из побега *Ranunculus геренс*; *s* — спиральные трахеиды, *m* — сосуды с окаймленными порами, *c* — камбий, *v* — ситовидные трубки, *vg* — механическая ткань. Увел. 180.

Нередко, однако, концентрические пучки получаются слиянием нескольких пучков во время развития растения (например, у папоротников); продуктами слияния оказались также и выделенные ранее в особый тип би-коллатеральные пучки, у которых к ксилеме прилегает с двух противоположных сторон флоэма.

В конце концов в полном открытом сосудистоволокнистом пучке формируются в сущности три ткани одинакового морфологического происхождения из прокамбия, но разных физиологических функций: две проводящие ткани, ксилема и флоэма, и одна образовательная — камбий.

В замкнутом же пучке мы находим только ксилему и флоэму. Кроме того, очень часто некоторые клетки прокамбия превращаются в механические элементы, составляющие механическую обкладку пучка.

Анатомический анализ показывает, что пучки, тянущиеся вдоль стебля, переходят в листья; это общие пучки, у которых часть, находящаяся в стебле, называется листовым следом. В зависимости от числа пучков, переходящих из одного листа в стебель, различают однопучковые и многопучковые листовые следы. Когда листья деревьев опадают на зиму, то на стебле остается листовая подушечка, указывающая место прикрепления листа; на этой подушечке в виде точек или пятнышек заметны поперечные разрезы пучков листового следа.

Общие пучки листового следа в стебле тянутся через несколько междоузлий, вследствие чего на поперечном разрезе одного междоузлия мы будем иметь пучки, принадлежащие листьям разных возрастов и число

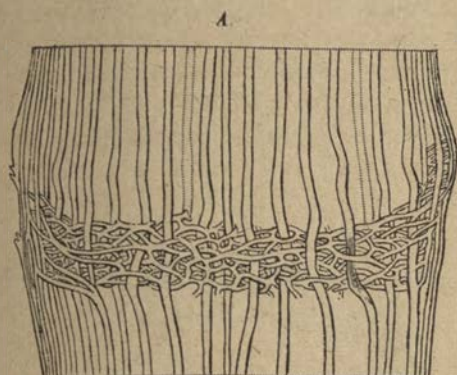


Рис. 162. Сплетение специальных пучков в узле кукурузы на продольном разрезе стебля.

молодых пучков с пучками, ранее сформировавшимися.

пучков, если следы однопучковые, будет соответствовать числу междоузлий, проходимых каждым пучком.

Настоящий листовой след никогда не оканчивается в стебле свободно: обычно он прикладывается сбоку к средней или верхней части более старого листового следа; иногда он расщепляется на две ветви и соединяется с двумя нижеследующими старыми листовыми следами. В результате в стебле получается сеть разветвления старых пучков; история развития показывает, однако, что на самом деле происходит не разветвление, а слияние более



Рис. 163. Схема следования пучков *Aspidistra*; *v* — конец стебля, *b* — основания листьев. Пучки скрещиваются (пальмовый тип).

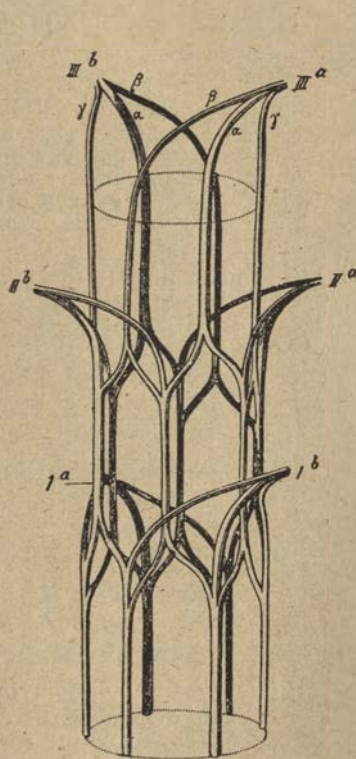


Рис. 164. Схема следования общих пучков в стебле *Clematis integrifolia*. Листья сидят парами и из каждого выходят три пучка, проходящих лишь одно междоузлие.



Рис. 165. Схема следования общих пучков в стебле *Iberis amara*. Листья сидят спирально $\frac{5}{13}$ и посылают по одному пучку, который тянется не отвесно, а изгибаясь в тангентальной плоскости.

Прежде всего возникает та часть общего пучка, которая соединяет лист и стебель; от этой, следовательно, наиболее старой части пучек разрастается с одной стороны в лист, а с другой в стебель, где и соединяется с более старыми пучками. Слияние пучков происходит еще в почке. Кроме общих пучков, наблюдаются также пучки, принадлежащие исключительно стеблю, называемые специальными; они развиваются главным образом в узлах стебля (рис. 162, 163, 164 и 165).

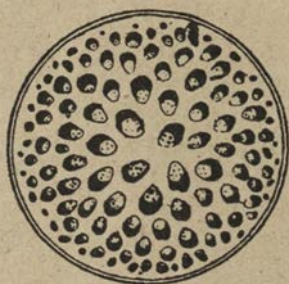


Рис. 166. Схема расположения пучков на поперечном разрезе стебля пальмы.

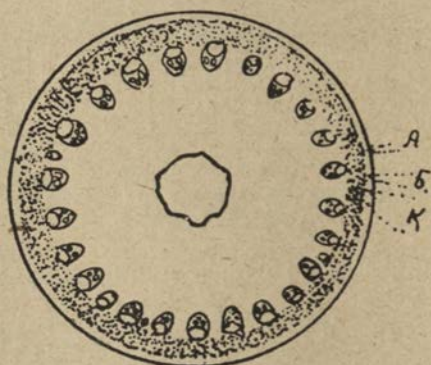


Рис. 167. Поперечный разрез молодого стебля аконита; А — эпидермис, В — зеленая коровая паренхима, К — кольцо механической ткани; глубже кольцо проводящих пучков, основная ткань и центральная полость. (По Комарову).

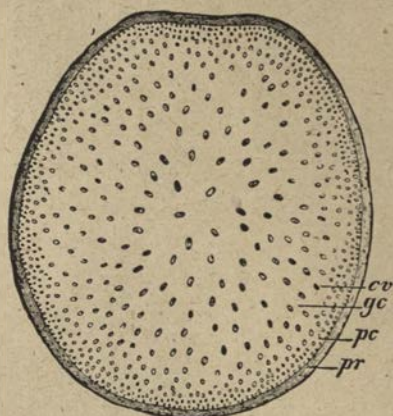


Рис. 168. Поперечный разрез через стеблевое колено кукурузы, *Zea Maus*; *pr* — первичная кора, *pc* — перидикл, *cv* — сосудистые пучки, *gc* — основная ткань центрального цилиндра. Увелич. 2.

Что касается расположения пучков на поперечном разрезе стебля, то отличаются два типа: разбросанный и кольчатый. Первый тип наблюдается у однодольных растений и он характерен для растений с замкнутыми пучками. Типичным примером может служить расположение пучков в стебле пальм или таких злаков с мясистым стеблем, как, например, кукуруза (рис. 166 и 168). Второй тип принадлежит двудольным растениям с открытыми пучками; здесь пучки образуют кольцо, разделяющее основную ткань на две части: внешнюю — кору и внутреннюю — сердцевину.

Рассмотрим теперь ближе отдельные элементы пучка и возьмем в качестве примера замкнутый пучек у кукурузы.

На поперечном разрезе (рис. 160) здесь прежде всего бросаются в глаза два крупных отверстия; это широкие точечные сосуды с очень характерным неравномерным утолщением стенок.

История развития показывает, что сосуды, представляющие собой длинные, лишенные живого содержимого трубки, образуются из продольного ряда прозенхимных, расположенных друг над другом, клеток, у которых разделяющие их поперечные стенки растворяются. Боковые же стенки получают неравномерное утолщение, в котором наблюдается чередование более тонких мест с более толстыми (рис. 169).

Тонкие места носят название пор. Пору называют простой, если она представляет собой просто слепой канал в толще оболочки; при рассмотрении сверху такая пора представляется в виде простого кружка. Но иногда, поры имеют более сложное строение и в плане представляются в виде двух concentрических кружков; такие поры называются окаймленными. На поперечном разрезе такой поры видно, что наружный круг представляет очертание полости, где стенка осталась тонкой, а внутренний — отверстие канала, ведущего в эту полость. Тонкая часть стенки в таком случае играет роль клапана, закрывающего отверстие канала, через который сообщаются две смежные клетки, причем вследствие гибкости, клапан может закрывать канал то со стороны одной, то со стороны другой клетки (рис. 170).

Точечные сосуды пучка кукурузы как раз снабжены окаймленными порами.

Несколько ниже точечных сосудов располагаются кольчатые сосуды; последние отличаются от точечных формой внутреннего утолщения стенок, которое здесь имеет вид колец, чередующихся с тонкими местами. При развитии пучка кольчатые сосуды появляются раньше других, и потому их называют иногда первичными. Окружающие кольчатые сосуды нежные тонкостенные элементы рано разрушаются, и на их месте в пучке остается полость. Между точечными сосудами помещается группа мелких сосу-



Рис. 169. Образование спирального сосуда из клеток основной ткани; 1 — столбик паренхимных клеток, 2 — те же клетки, вытянувшиеся, но еще живые и с тонкими стенками, в них энергичные продольные токи, 3 — начало одревеснения, поперечные перегородки еще сохранились, 4—5 — исчезновение поперечных перегородок и окончательная форма сосуда. (По Комарову).

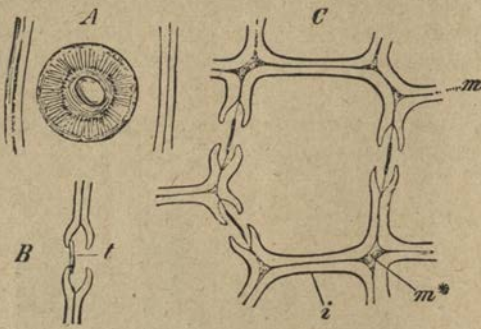


Рис. 170. Из древесины сосны (*Pinus silvestris*); *A* — окаймленная пора при рассмотрении ее с поверхности, *B* — она же, в тангентальном продольном разрезе, *t* — клапан (torus), *C* — поперечный разрез трахеиды, *m* — срединная пластинка, *m** — так назыв. „межклеточное вещество“ в ней, *i* — третичный или самый внутренний слой утолщения. Увелич. 540.

исчезают, а сохраняются, и в них образуются довольно крупные отверстия, вследствие чего перегородки напоминают сито или решето. В противоположность стенкам сосудов, стенки ситовидных трубок остаются тонкими и окрашиваются хлороцинкиодом в фиолетовый цвет (след. не деревенеют). Кроме того, ситовидные трубки сохраняют живую протоплазму,

частью точечных, частью сетчатых; у последних утолщенные места оболочки образуют сетку.

Все только-что описанные элементы с характерным и разнообразным внутренним утолщением оболочки вместе составляют клеточную часть пучка.

С другой стороны к точечным сосудам примыкает флоэмная часть, состоящая из ситовидных трубок и их спутников. Ситовидные трубки представляют такие же продольные ряды прозенхимных клеток, как и сосуды, но разделяющие клетки поперечные перегородки не

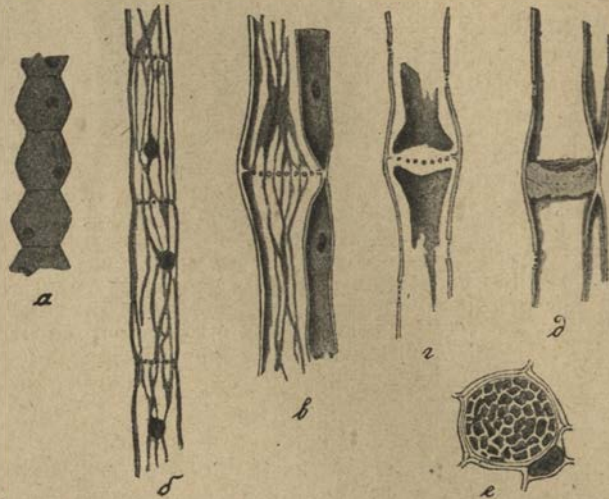


Рис. 171. Развитие ситовидной трубки из паренхимных клеток; *a* — паренхимные клетки, *b* — клетки вытянулись, образовались продольные токи протоплазмы и поры в поперечных стенках, *c* — отделились спутники, живое содержимое отошло к ним или исчезло, возникли пластические токи, *г* — ситовидная трубка с еженным содержимым, поперечным ситом и ситами в боковых стенках, *д* — поперечное сито, закрытое мозолью, *e* — поперечный разрез ситовидной трубки и ее спутника на уровне сита. (По Комарову).

облегающую вакуоли с клеточным соком, богатым белковыми веществами. Клеточные ядра, присутствующие по одному в каждом первичном одноклеточном членике трубки, при дальнейшем развитии исчезают; это обстоятельство чрезвычайно интересно, так как обычно клетка без ядра нежизнеспособна. На ситах или решетках ситовидных трубок иногда откладывается особое вещество, утолщающее промежутки между отверстиями; оно называется просто мозолистым веществом (каллеза), так как состав его неизвестен. Если ситовидная трубка прилегает к другой трубке, то ситовидные пластинки образуются и на продольных стенках (рис. 171).

У споровых и голосемянных ситовидные трубки не имеют спутников, у однодольных и двудольных, напротив, последние всегда имеются; это тонкостенные клетки, прилегающие к трубкам; они содержат протоплазму и ядро, но значение их хорошенько неизвестно.

Кроме сосудов и ситовидных трубок, в состав сосуdivо-волокнутого пучка входят еще стереиды или механические элементы, называемые также склеренхимными волокнами или клетками, образующими склеренхиму или механическую ткань.

По своему происхождению из прокамбия они ничем существенно не отличаются от описанных выше элементов пучка, но физиологическая роль их другая. Сосуды и ситовидные трубки вместе составляют проводящие элементы пучка, и физиологическая роль их сводится к проведению растворов различных веществ из одной части тела растения в другую. Назначение же стереид заключается в том, чтобы придавать крепость пучку; это толстостенные прозенхимные клетки с одревесневшими оболочками и косыми щелевидными порами; в пучках, вполне развитых, они лишены живого содержимого, наполнены воздухом и окружают проводящие элементы снаружи кольцом (рис. 172).

Таково строение замкнутого сосуdivо-волокнутого пучка. Как мы видим, в нем нет элементов, которые могли бы размножаться и тем способствовать разрастанию самого пучка, т. е. утолщению его.

Если мы теперь проследим следование общих пучков в стебле кукурузы или пальмы, то увидим, что каждый пучок, войдя в стебель, описывает дугу и сначала приближается к оси стебля, а затем удаляется от нее, утончается и прикладывается к более старому пучку (рис. 163).

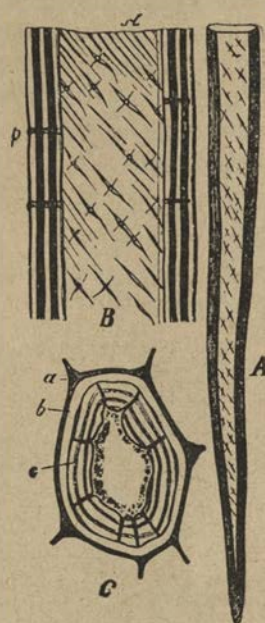


Рис. 172. *Pteris aquilina*; А—половина склеренхимного волокна из ствола, В—часть его же, более сильно увеличенная, р—поровые канальцы, С—поперечный разрез волокна.

Таким образом, средняя часть пучка, считая по длине, будет самой толстой, и так как она и располагается ближе всего к оси стебля, то в результате на поперечном разрезе его мы увидим наиболее крупные пучки близ центра, а самые мелкие у периферии. Характерное изгибание пучков и дает картину разбросанности их на поперечном разрезе стебля однодольных (рис. 166 и 168).

У многих растений, примером которых могут служить пальмы, анатомическая картина строения стебля дополняется еще кольцом механической ткани, расположенной периферическим слоем как раз под кожицей. Таким образом, в окончательном виде мы имеем в стебле: 1) основную ткань, 2) замкнутые сосудистоволокнистые пучки с обкладками из механической ткани, 3) периферическую механическую ткань и 4) кожицу. Если в основной ткани нет деятельных, способных к размножению клеток, то и весь стебель после окончательной дифференцировки только-что указанных тканей сохраняет свою толщину, как бы долго не жило растение.



Рис. 173. Часть поперечного разреза стебля драцены; *e*—кожица, *k*—пробка, *r*—первичная кора, *b*—разрез пучка, отходящего в лист, *x*—деятельное кольцо, *g*—вторичные пучки, *m*—мякоть.

Действительно, пальмы и дают нам пример долговечных растений, у которых стебель не утолщается с возрастом. У растений с замкнутыми пучками, напр., у драцен, после дифференцировки первичных пучков в основной ткани формируется особое кольцо утолщения; оно состоит из деятельных элементов, которые повторными делениями дают, с одной стороны, новые клетки основной ткани и, с другой, новые прозенхимные пучки; из них формируются новые замкнутые пучки, которые называются вторичными и которые отличаются от первичных прежде всего тем, что они не заходят в листья и, следовательно, являются пучками специальными. У вторичных пучков есть еще и другие отличия от первичных, но мы не будем на них останавливаться, так как для нас важно лишь отметить тот своеобразный способ утолщения стебля, который наблюдается у некоторых растений с замкнутыми пучками. Действительно, благодаря деятельности кольца утолщения число пучков в стебле увеличивается, и он получает возможность прирастать в толщину вместе с возрастом растения (рис. 173).

Нельзя не указать еще на строго определенное расположение механической ткани в стеблях многих растений. Механические элементы очень часто образуют в стебле как бы подкожный футляр, одевающий стебель. Как показал Швенденер (1874 г.), такое расположение механиче-

ской ткани вовсе не случайно, но строго соответствует механическому принципу.

Если мы представим себе горизонтальную балку, подпертую на обоих концах и нагруженную посредине, то при изгибе частицы верхней ее части будут сближаться, а нижней — расходиться, т. е. частицы будут находиться в напряжении. Напряжение это будет уменьшаться по направлению к средней части балки, где будет помещаться как бы нейтральная ось балки, частицы которой не испытывают никакого напряжения; в этой части балки взаимно противоположные направления в напряжении будут уничтожаться. Отсюда понятно, что для достижения некоторой необходимой крепости вовсе нет необходимости строить всю балку из материала одинакового качества. Достаточно

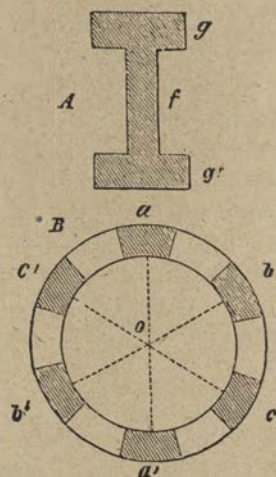


Рис. 174. А—одна простая балка, В—сложная балка, составленная из трех простых aa' , bb' , cc' .

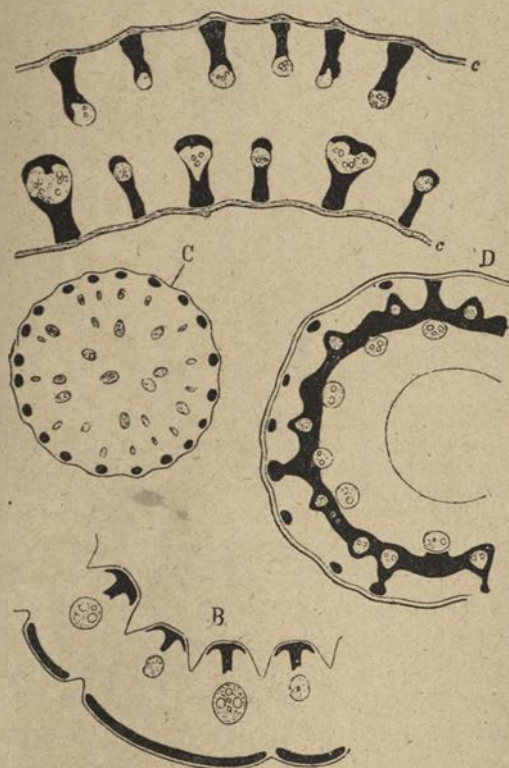


Рис. 175. Расположение механических элементов (черные места) на поперечных разрезах; А—листа *Dasyliirion*, В—листа злака *Cynerium argenteum*, С—в ножке соцветия аroidного *Atherurus*, D—стебля злака *Bromus*.

наиболее крепкий материал расположить в верхней и нижней частях балки, а если она цилиндрическая, то по периферии ее. Внутренняя часть цилиндрической балки может быть даже полой, если балка должна быть построена по принципу экономии более прочного вещества (рис. 174). Именно этому механическому принципу расположения наиболее прочного материала по периферии как раз и удовлетворяет расположение механических элементов в стебле однодольных растений. Открытие Швейденера послужило могучим толчком для развития физиологической школы в анатомии растений, школы, которая стремится классифицировать ткани исключительно по их физиологической работе, не считаясь с их происхождением (рис. 175).

Действительно, механическая ткань в стебле однодольных имеет двойственное происхождение: периферическая возникает из основной ткани, а облегающая пучки — из прокамбия. Но, соединяя механические элементы под общим термином механическая ткань, мы все же считаем более рациональным указывать также и происхождение отдельных частей ее. Механическая ткань осуществляет собой дальнейший шаг в дифференцировке тканей вообще; но, будучи однородной по физиологической функции, она в то же время не может считаться морфологической единицей такого



Рис. 176. Поперечный разрез стебля кумыра; э. — эпидермис, ккл. — колленхима, к. п. — коровая паренхима, м. — механические волокна, л. — лубяная часть пучка, к. м. б. — камбий, с. — сосуды, д. п. — древесинная паренхима, д. в. — древесинные волокна, а. т. — основная ткань, в. п. — внутренняя полость. (По Комарову).

же значения, как кожица или сосудистоволокнистые пучки; в качестве вторичного образования она может возникать из основной ткани, из прокамбия и даже иногда из кожицы (в стеблях *Juncaginaceae*).

Обратимся теперь к открытым пучкам двудольных растений. Общие пучки здесь при переходе из листа в стебель не описывают дуг и не приближаются к оси стебля, а идут отвесно на одном и том же расстоянии от периферии стебля.

Отсюда понятно, что на поперечном разрезе стебля пучки располагаются кольцом, вследствие чего основная ткань делится на две части; внутренняя называется сердцевинной, а наружная первичной корой. Так как пучки не прилегают друг к другу, то между ними

остаются элементы основной ткани, соединяющие сердцевину с корой; эти элементы в своей совокупности называются первичными сердцевинными лучами (рис. 176).

У многих однолетних травянистых растений дифференцировка тканей стебля на этом и заканчивается; у них мы находим: 1) кожицу; 2) подкожный слой механической ткани особого типа (колленхима), 3) паренхиму первичной коры, 4) кольцо пучков с сердцевинными лучами между ними и 5) паренхиму сердцевины.

У других происходит разрастание стебля в толщину, которое достигается таким образом. Во время развития пучка между ксилемой и флоэмой образуется слой деятельных клеток, называемый камбием,

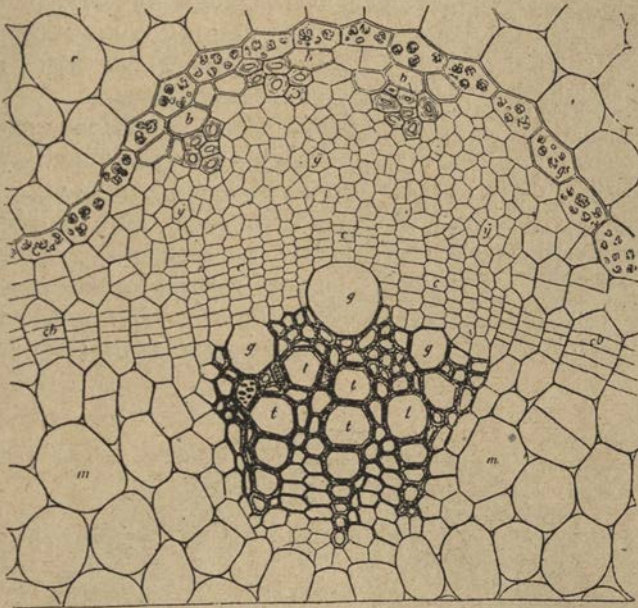


Рис. 177. Поперечный разрез одного открытого пучка в стебле клещевины (*Ricinus*); *r* — мякоть коры, *m* — мякоть сердцевины, *c* — пучковый, *cb* — межпучковый камбий. Книзу (внутри) — ксилемная часть пучка с сосудами *g* и *t*; кверху (кнаружи) флоэмная часть с пучками толстостенного луба *b*.

и пучек из замкнутого превращается в открытый (рис. 176). Такое превращение, однако, происходит лишь в той части общего пучка, которая принадлежит стеблю; часть же пучка, остающаяся в листе, продолжает сохранять строение пучка замкнутого. Далее камбий, находящийся в пучках, или так называемый пучковый камбий, соединяется в одно непрерывное кольцо, благодаря вставкам межпучкового камбия, формирующегося в первичных сердцевинных лучах (рис. 177).

Согласно новейшим исследованиям *Костычева*, группа растений, образующих вторичный межпучковый камбий, немногочисленна (примеры: клещевина, подсолнечник) и является скорее исключением. У большинства же двудольных в основной ткани формируется сплошное прокамбиальное кольцо, составленное из прозенхимных элементов. В этом

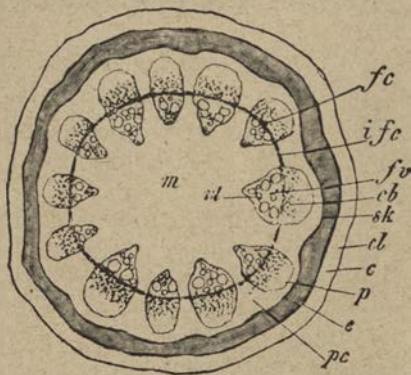


Рис. 178. *Aristolochia Siphon*. Поперечный разрез ветви, толщина которой 5 мм.; *m*—сердцевина, *fv*—сосудистый пучок, *vt*—сосудистая его часть, *cb*—ситовидная его часть, *fc*—пучковый камбий, *ifc*—межпучковый камбий, *p*—лептомная (флоэмная) паренхима с наружной стороны ситовидной части, *pc*—перикцикл, *sk*—склеренхимное кольцо, *c*—первичная кора в ней, *cl*—колленхима. Увел. 9.

кольце залагается также сплошное камбиальное кольцо, которое сразу начинает откладывать элементы ксилемы и элементы флоэмы. Таким образом, вся древесина и вся флоэма таких растений должны быть отнесены к тканям первичным.

Этот последний вывод *Костычева*, однако, требует дальнейших исследований, так как возможно, что заложение пучкового и межпучкового камбия сближаются во времени, и весь цикл развития происходит в сокращенном виде.

Когда образовалось сплошное камбиальное кольцо в стебле, то дальнейшее утолщение стебля легко достигается деятельностью этого камбия, который последовательным делением клеток отлагает элементы ксилемы ко внутри, а элементы флоэмы кнаружи стебля (рис.178).

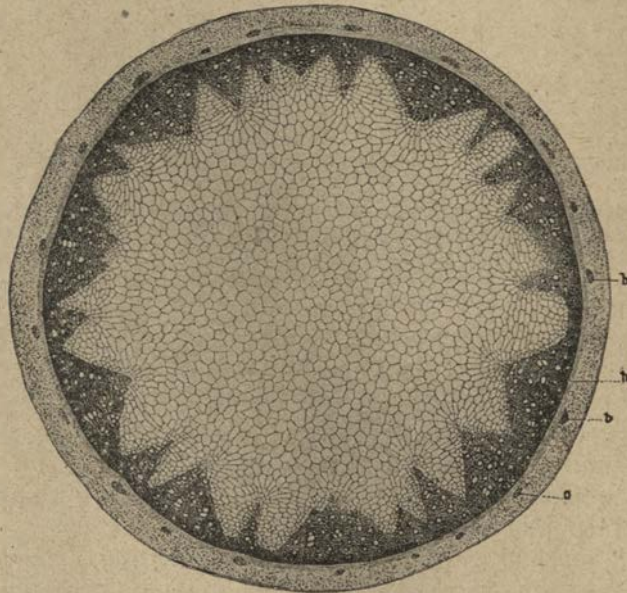


Рис. 179. Поперечный разрез стебля подсолнечника. Слияние судоволокнистых пучков наступило поздно, и массы первичной древесины резкими клиньями вонзаются в сердцевину, которая имеет поэтому вид звезды; *h*—узкое сплошное кольцо вторичной древесины, *bb*—слабые пучки толстостенного луба в коре.

Продукты деятельности сплошного камбиального кольца называются вторичной древесиной и вторичной флоэмой, в отличие от первичных древесины и флоэмы, находившихся в пучках. Само собой разумеется, что самые молодые элементы древесины и луба будут находиться по соседству и по обе стороны камбиального слоя. Самая старая древесина будет внутри стебля, а самый старый луб — на периферии его (рис. 179).

Камбиальные клетки обыкновенно откладывают новые элементы древесины и луба радиальными рядами; по данным Санио название камбия заслуживает только один слой клеток, в котором каждая клетка может дать делением либо клетку ксилемы, либо клетку флоэмы. Обычно преобладают древесинные элементы, вследствие чего на поперечном разрезе ствола дерева большая часть приходится на древесину, которую луб облекает лишь сравнительно узкой периферической полосой. Так как по мере накопления из камбия элементов древесины и луба диаметр стебля увеличивается, то понятно, что от времени до времени камбиальные клетки делятся радиальными перегородками, увеличивая длину камбиального слоя по окружности, соответственно увеличению диаметра стебля.

После образования камбиального кольца наступает изменение и в сердцевинных лучах: на ряду с первичными сердцевинными лучами, которые подвергаются иногда полной редукции и во всяком случае не разрастаются в ширину, как следовало бы ожидать, вследствие увеличения диаметра стебля, появляются вторичные сердцевинные лучи. Последние возникают таким образом, что прозенхимная камбиальная клетка делится поперечными перегородками на ряд паренхимных клеток и дает начало полоске паренхимной ткани, прорезывающей ксилему и флоэму. Вторичные лучи отличаются от первичных тем, что не доходят до сердцевины и первичной коры (рис. 180).

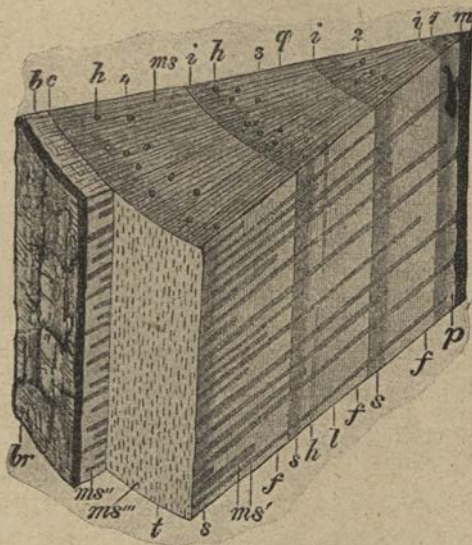


Рис. 180. Часть четырехлетнего ствола сосны (*Pinus silvestris*), вырезанная зимою; *q* — поперечное направление, *l* — радиально-продольное, *t* — тангентально-продольное, *f* — весенняя древесина, *s* — осенняя древесина, *m* — сердцевина, *p* — первичные сосудистые части, 1, 2, 3 и 4 — четыре последовательных годичных слоя древесины, *i* — граница между двумя соседними годичными слоями, *ms* — вид сердцевинных лучей в поперечном разрезе древесины, *ms'* — они же в продольном разрезе древесины, *ms''* — они же внутри пояса луба, *ms'''* — они же в тангентальном продольном разрезе, *c* — камбиальное кольцо, *b* — пояс луба, *h* — смоляные ходы, *br* — корка, соответствующая первичной коре и лежащая перед первыми слоями перидермы. Увелич. 6.

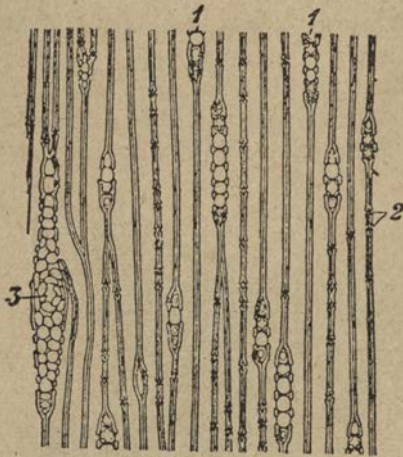


Рис. 181. Тангентальный разрез древесины ствола сосны; 1 — сердцевинные лучи, 2 — окаймленные поры трахеид, 3 — смоляной ход в сердцевинном луче. Большая же часть рисунка занята параллельно расположенными стенками и полостями трахеид. (Из Веттштейна).

заметную уже невооруженным глазом на поперечном сечении стебля. Если стебель многолетний, то на разрезе виден ряд концентрических кругов, ограничивающих элементы древесины, отложенные в течение последующих друг за другом годов. По ширине слоя, заключенного между двумя следующими друг за другом концентрическими кругами и называемого годичным слоем древесины, можно судить об энергии прироста ее в течение следующих друг за другом лет, а по числу годичных слоев можно определить возраст стебля и, следовательно, всего растения (рис. 183 и 184).

Мы не будем здесь входить в обсуждение различных объяснений, которые ученые пытались дать явлению образования годичных слоев; заметим только, что все вы-

На поперечном разрезе стебля сердцевинные лучи легко отличаются от прочих элементов радиальным расположением клеток; в зависимости от числа клеток в этом ряду различают узкие однорядные и широкие или многорядные лучи (рис. 181).

Деятельность камбиального кольца в стволах деревьев нашего климата продолжается лишь в течение летнего вегетационного периода; на зиму деление камбиальных клеток прекращается, чтобы весной возобновиться. Наблюдение показывает, что элементы древесины, отложенные осенью перед наступлением периода покоя у камбия, отличаются мелкостью и более толстыми стенками по сравнению с весенними (рис. 182); это внешнее отличие создает ясно видимую границу между осенними и весенними элементами древесины,

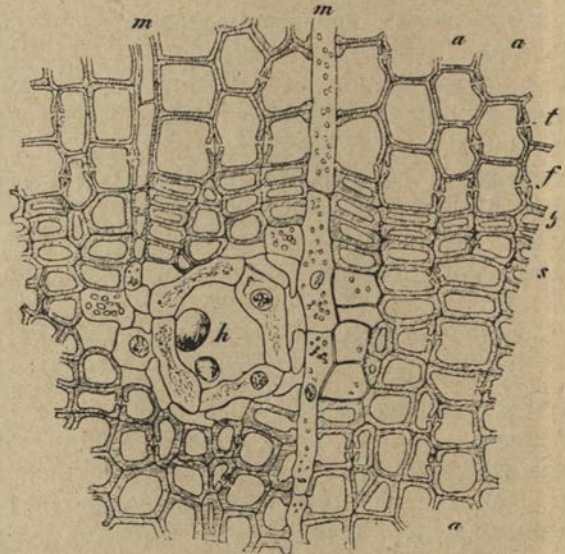


Рис. 182. Часть поперечного разреза через границу годичного слоя из древесины сосны; *f* — весенняя древесина, *s* — осенняя древесина, *t* — окаймленные продушины, *a* — ряд трахеид, удваивающийся кнаружи, *h* — смоляной ход, *m* — сердцевинные лучи. Увелич. 210.

сказанные до сих пор объяснения о причине различия между осенними и весенними элементами древесины не могут считаться безусловно достоверными



Рис. 183. Сердцевинные лучи и годовичные слои на поперечном разрезе 18-тилетнего ствола дуба. В центре звездообразная сердцевина.

От настоящих годовичных слоев отличаются еще ложные слои, которые образуются у некоторых растений под влиянием внешних воздействий случайного характера.

Замечательно, что в флоэме, несмотря на такую же периодичность отложения ее элементов, годовичных слоев не наблюдается вовсе (рис. 185).

Нельзя не указать также, что элементы флоэмы вообще нарастают гораздо медленнее элементов ксилемы; напр., по некоторым подсчетам у сосны на 100 элементов ксилемы, отложенных камбием в течение лета, приходится не более 10 элементов флоэмы.

Кроме того, элементы флоэмы снаружи ствола, как увидим ниже, сбрасываются, вследствие чего прирост коры дерева в толщину вообще очень слаб по сравнению с приростом древесины.

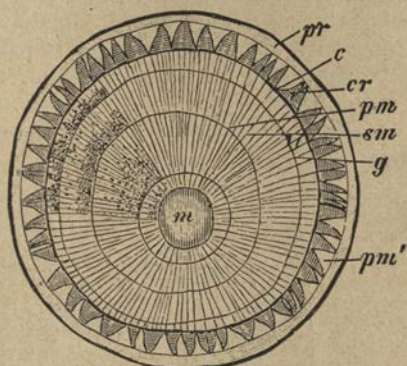


Рис. 184. Поперечный разрез четырехлетней ветки мелколистной липы (*Tilia parvifolia*); *pr* — первичная кора, *c* — камбиальное кольцо, *cr* — луб, *pm* — первичные сердцевинные лучи, *pm'* — наружный расширенный конец первичного сердцевинного луча, *sm* — вторичный сердцевинный луч, *g* — граница двух годовичных слоев, *m* — сердцевина. Увелич. 6.

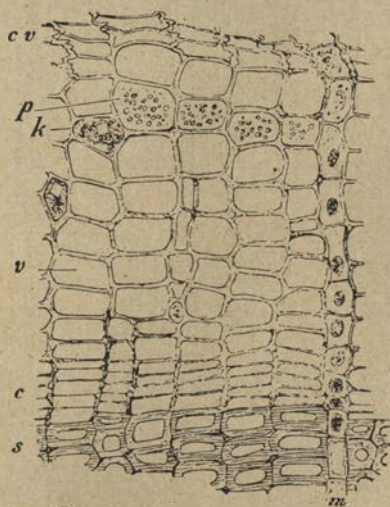


Рис. 185. Поперечный разрез ствола сосны, заключающий в себе самый наружный край древесины, камбий и часть прилегающего к нему луба; *s* — осенняя древесина, *c* — камбий, *v* — ситовидные трубки, *p* — лубяная (флоэмная) паренхима, *k* — она же, содержащая кристаллы, *cv* — ситовидные трубки, переставшие функционировать, *m* — сердцевинные лучи. Увелич. 240.

ГЛАВА XXVII.

Характеристика элементов, возникающих из камбия. Строение первичной коры. Колленхима. Эндодерма. Перицикл. Пробковая ткань. Перидерма. Кorka. Чечевички. Моностелия. Полистелия, строение точки роста стебля. Анатомия корня: первичное строение, вторичные изменения. Анатомия листа.

Раз заложившееся камбиальное кольцо у древесных растений остается деятельным всю жизнь.

Рассмотрим теперь ближе дифференцировку элементов, возникающих из камбия. Наилучшую классификацию этих элементов дал *Санио*, который различает во вторичной древесине три группы элементов, хорошо характеризующихся формой пор, а именно:

- 1) паренхимная, состоящая из типичной древесной паренхимы и прозенхимных тонкостенных заменяющих волокон, с простыми круглыми порами (рис. 186);
- 2) лубовидная или механическая, которая слагается из простого и перегородчатого либриформа с щелевидными порами (рис. 186);
- 3) сосудистая, состоящая из сосудов и трахеид с окаймленными порами или спиральным утолщением.

Клетки либриформа по своему строению очень сходны с знакомыми нам механическими клетками или стереидами; это прозенхимные, нередко очень длинные элементы, образующие главную массу вторичной древесины; стенки утолщены и всегда являются одревесневшими, поры малочисленны в виде косых щелей. Главное назначение либриформа придавать прочность стеблю; но исчерпывается ли только этим его роль, трудно сказать, так как в клетках либриформа, называемых часто древесными волокнами, встречается крахмал (например, у кленов, бузины); этот факт указывает на возможность откладывания запасных органических веществ в либриформе.

Рис. 186. Изолированные элементы древесины; *hp* — волокно древесной паренхимы (неполное), *ef* — заменяющее волокно, *h* — простой, *gh* — перегородчатый либриформ.

Перегордчатый либриформ встречается сравнительно редко (напр., у плюща, винограда); клетки его отличаются от клеток простого либриформа присутствием тонкостенных перегородок, разделяющих прозенхимное волокно на ряд паренхимных клеток. Тонкостенность поперечных перегородок объясняется тем, что они возникают уже после утолщения продольных стенок. Зимой клетки перегородчатого либри-

форма набиваются крахмалом и потому его следует рассматривать, как ткань, служащую для отложения запасных веществ и в то же время могущую играть роль ткани механической.

Группа сосудистая также состоит из двоякого рода элементов, а именно: из сосудов или трахей и сосудовидных клеток или трахеид. Раньше уже было указано, что сосуды образуются слиянием продольных рядов клеток, при чем поперечные перегородки, разделяющие отдельные клетки, растворяются. В конце концов получаются сплошные трубки, которые по длине могут равняться длине всего

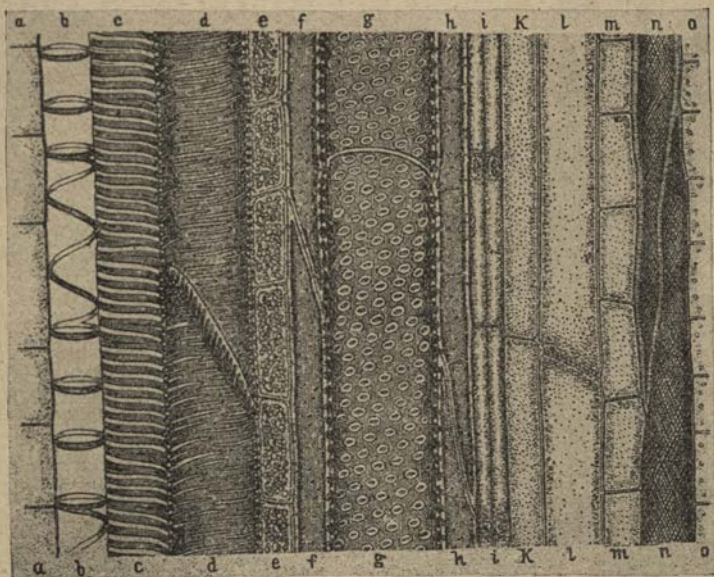


Рис. 187. Продольный разрез жилки из стебля двудольного растения. В жилке собраны элементы с разнообразным внутренним утолщением стенки; *b*—сосуд с кольцами и спиралью, *d*—сетчатый, *g*—с окаймленными порами, *i*—камбий; направо от него лубяные, а налево древесинные элементы жилки.

растения. Обычно, однако, длина сосудов не превосходит 10 см., но у дуба, например, встречаются сосуды длиной до 2 метров. Иногда поперечные перегородки не вполне растворяются, а только продырявливаются.

Стенки сосудов очень рано деревенеют, раньше, чем стенки других элементов ксилемы.

По форме утолщения стенок сосуды называют: спиральными, кольчатыми, сетчатыми, точечными и лестничными. Диаметр сосудов очень сильно варьирует у одного и того же растения (у лиан диаметр сосудов доходит до $\frac{1}{2}$ миллиметра, рис. 187).

Обыкновенно сначала, когда междоузлие еще вытягивается в длину, появляются раньше других спиральные и кольчатые сосуды, так как характер утолщения стенок их не препятствует растяжению трубки сосуда в длину; позже развиваются сетчатые и точечные сосуды.

Прежде считали сосуды воздухоносными трубками, так как обыкновенно на разрезах они лишены содержимого. Позже выяснилось, однако, что сосуды играют важную роль в передаче воды по растению. Сосуды

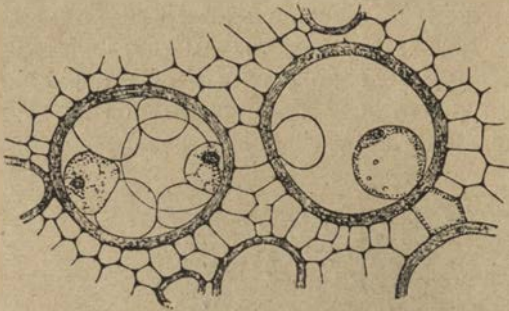


Рис. 188. Выполнение двух сосудов тиллами на поперечном разрезе черешка тыквы. В правом сосуде хорошо заметна связь обеих тилл с нежными живыми клетками, окружающими сосуд. Увелич. 290. (По Ротерту).

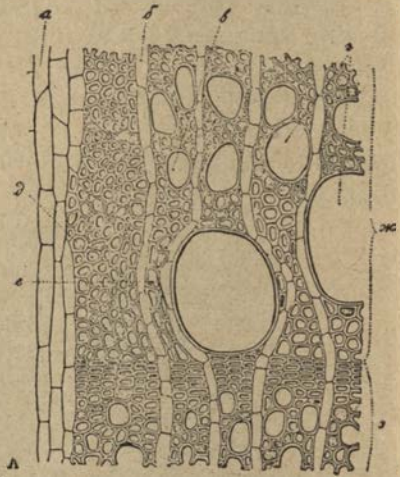


Рис. 189. Часть поперечного разреза древесины луба; а—широкий, б—узкий сердцевинный луч, в—трахеиды, г—сосуды, д—древесинные волокна (либриформ), е—древесная паренхима. ж—весенняя и з—осенняя древесина. (Из Боннье).

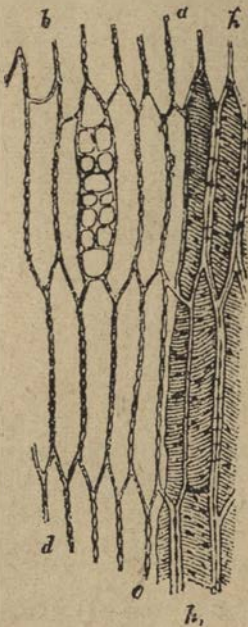


Рис. 190. Камбий *abcd* на тангентальном разрезе ветви *Sycitis Laburnum* зимою; *h*—осенняя прошлогодняя древесина, примыкающая к камбию. В камбие виден сердцевинный луч (группа мелких клеток). Увел. 145.

нередко закупориваются особыми выростами живых паренхимных клеток древесной паренхимы, обычно прилегающих к сосудам. Выросты эти называются тиллами или выполняющими клетками. У некоторых растений, например, у белой акации, сосуды ежегодно на зиму закупориваются тиллами. Тиллы закупоривают сосуды регулярно в листовых следах при опадении листьев на зиму, а также при случайном перерезывании сосудов вследствие механических повреждений стебля. Впрочем, роль тилл далеко еще не может считаться выясненной (рис. 188).

Второй элемент сосудистой группы составляют трахеиды или сосудовидные клетки: они отличаются от сосудов отсутствием сквозного сообщения в продольном направлении и в этом отношении сходны с клетками либриформа, но трахеиды снабжены окаймленными порами и играют ту же роль, как и сосуды. Древесина хвойных, например, почти целиком состоит из трахеид; у лиственных деревьев трахеиды часто группируются вокруг сосудов.

Морфологическая классификация *Санио* элементов древесины хорошо совпадает с классификацией физиологической: паренхимная система, состоящая из живых клеток древесной паренхимы и заменяющих волокон, служит местом скопления органических запасных веществ; простой и перегородчатый либриформ составляют систему механическую; наконец, сосуды и трахеиды — систему водоносную.

Лишь в исключительных случаях можно найти все шесть элементов в древесине одного и того же растения; обычно преобладает один из элементов и к нему прибавляются некоторые другие (рис. 189).

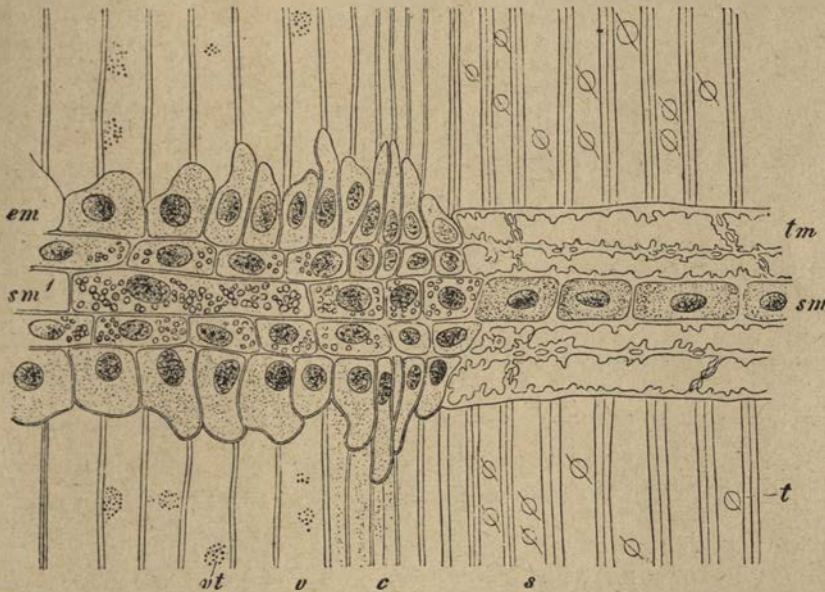


Рис. 191. Радиальный продольный разрез ствола сосны, захватывающий собою наружный край древесины, камбий, часть прилегающего к нему луба и сердцевинный луч; *s*—осеиные трахеиды, *t*—окаймленные поры, *c*—камбий, *v*—ситовидные трубки, *vt*—ситовидные продушины, *tm*—трахеидальные клетки сердцевинных лучей, *sm*—крахмалосные клетки сердцевинных лучей в древесине, *sm'*—в лубяном поясе (флоэме), *em*—клетки сердцевинных лучей, содержащие белковые вещества. Увел. 240.

Что касается вторичных сердцевинных лучей, то они обыкновенно состоят из паренхимных, несколько вытянутых в горизонтальном направлении, живых клеток, сходных с клетками древесной паренхимы. В некоторых случаях, например, у сосны, луч состоит из мертвых краевых водоносных клеток и внутренних живых (рис. 190 и 191).

Перейдем теперь к элементам флоэмы; здесь также можно различать три системы: паренхимная представлена лубяной паренхимой, вполне сходной с древесной паренхимой. Механическую систему во флоэме образует толстостенный луб, состоящий из прозенхимных толстостенных клеток с щелевидными порами и одревеневшими вполне или отчасти оболочками (рис. 192).



Рис. 192. Поперечный разрез через лубяной пояс *Tilia parvifolia*; *v*—ситовидные трубки, при *v+* разрез прошел через ситовидную пластинку, *c*—клетки-спутницы, *p*—лубяная (лептомная) паренхима, *k*—клетки лубяной паренхимы, содержащие кристаллы, *l*—лубяные волокна, *r*—сердцевинный луч. Увел. 540.

толстую слоистую одеревеневшую оболочку, изрезанную поровыми каналами. Склерейды — паренхимные клетки, легко отличающиеся от толстостенного луба даже на поперечных разрезах по своей крупной величине.

Наконец, сосудистая система представлена во флоэме ситовидными трубками, строение которых уже было описано выше (рис. 195).

Что касается основной ткани, то, как уже замечено выше, при кольчатом расположении пучков она дифференцируется на сердцевину и первичную кору. Сердцевина обыкновенно сла-

Толстостенный луб с неодеревеневшими или слабо одеревеневшими стенками имеет обширное применение в технике, так как он играет роль прядильного материала (рис. 193 и 194).

Перегородчатому либриформу соответствует перегородчатый толстостенный луб, так же мало распространенный, как и первый.

Во вторичной флоэме встречается еще один механический элемент — это склерейды или каменные клетки. Последние имеют очень

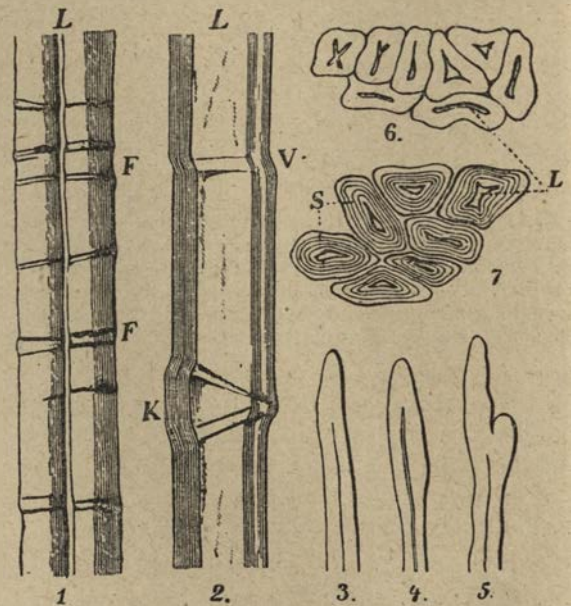


Рис. 193. Лубяные волокна конопли; 1 и 2—в продольном разрезе, 3, 4, 5—концы волокон, 6—поперечный разрез в воде, 7—поперечный разрез в хлорцинвиюде, *L*—внутренняя полость, *V*—смещение стенок.

гается из однообразных тонкостенных паренхимных клеток, которые остаются некоторое время живыми и служат вместилищем для отложения запасных органических веществ (крахмал). С течением времени клетки отмирают и наполняются воздухом.

Вторая часть основной ткани, а именно, первичная кора часто дифференцируется на два отдела: наружный и внутренний. Наружный отдел превращается в своеобразную механическую ткань, называемую колленхимой; последняя характеризуется неравномерным утолщением сте-

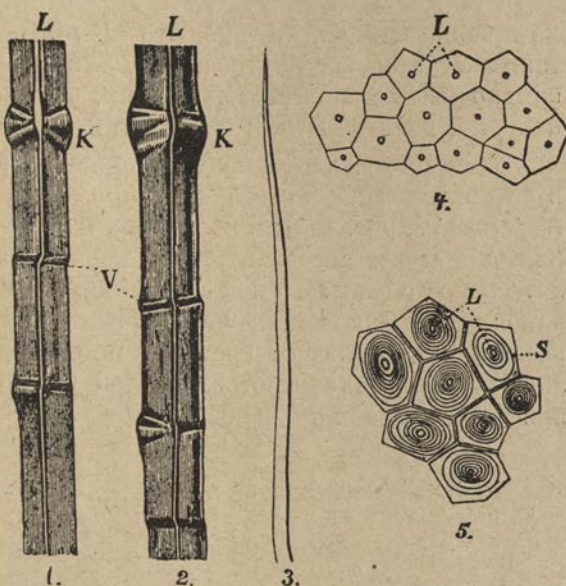


Рис. 194. Лубяные волокна льна; 1 и 2—в продольном разрезе, 3—конец клетки, 4—поперечный разрез в воде, 5—поперечный разрез в хлорцинкиоде, L—полость, V—смещения стенок.

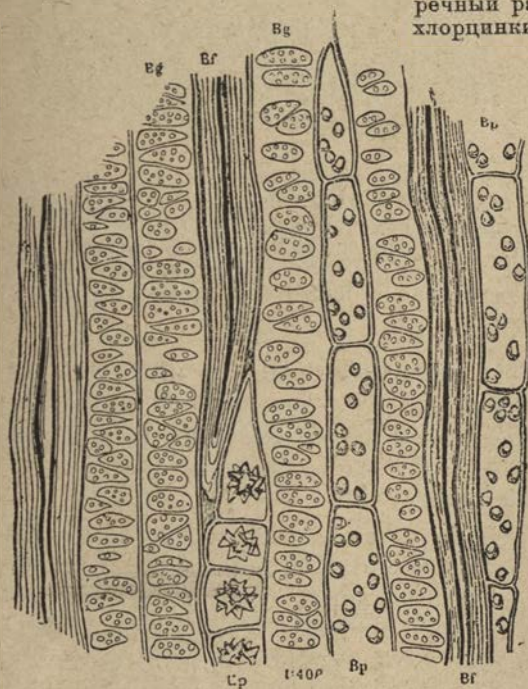


Рис. 195. Продольный разрез через луб сагового *Dioon edule*; Bf—волокна толстостенного луба, Bg—ситовидные трубки, Bp—лубяная паренхима, Cr—кристаллоносная паренхима.

нок, которые утолщаются, чаще всего, в углах, где сходятся несколько клеток. Клетки остаются живыми и стенки красятся хлорцинкиодом в синий цвет; нередко колленхима слагается из клеток, приближающихся к прозенхимным, или даже прозенхимных (рис. 196 и 197).

Колленхима часто образует сплошной подкожный слой, а иногда она группируется в пучки, соответствующие сосудисто-волокнистым пучкам.

Внутренний отдел первичной коры выделяет нечто подобное внутренней коже, а именно: энтодерму или защитное влагаллице. Эта, обыкновенно однослойная, ткань настоль-

ко приближается к кожице, что стенки клеток ее даже кутиinizируются; таким образом, все внутренние ткани изолируются от внешних, при чем обычно изоляция бывает неполная, так как у некоторых клеток стенки остаются целлюлезными; эти клетки называются пропускными.

Типичное развитие получает эндодерма обыкновенно в корнях и лишь в редких случаях в стеблях (например, в стеблях водных растений, как *Najas major*, рис. 198); в последних внутренний слой первичной коры развивается в виде так называемого крахмального слоя или крахмального влагалища, отличающегося, главным образом, обильным накоплением крахмала. Физиологическая роль этого слоя толковалась различно: в последнее время начинает распространяться взгляд *Габерландта*, который считает этот слой органом восприятия силы тяжести, при чем крахмальные зерна играют роль статолитов.

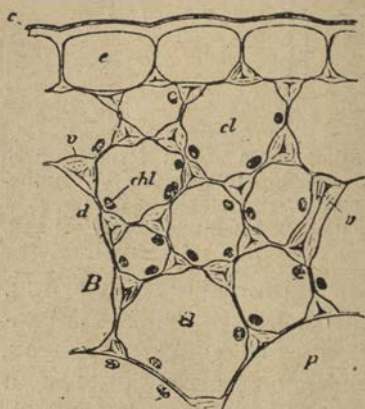


Рис. 196. Кожица *e* и колленхима *c* на поперечном разрезе черешка бегонии; *chl*—зерна хлорофилла, *p*—клетка мякоти.

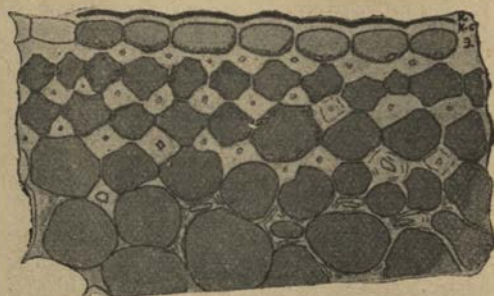


Рис. 197. Эпидермис и колленхима молодого стебля георгины, рисовано помощью рисовального окуляра с призмкой; *K*.—кутикула, *K. С.*—кутикулярные слои, *Э*.—клетки эпидермиса. Глубже колленхима, переходящая постепенно в паренхиму коры. (По Комарову).

Эндодерма или крахмальное влагалище разделяет весь стебель или корень на две части: первичную кору, лежащую снаружи, и включающую эндодерму, и центральный цилиндр, в состав которого входят сосудистоволокнистые пучки и часть основной ткани, именно сердцевина и первичные сердцевинные лучи.

Выше мы сказали, что эндодерма является самым внутренним слоем первичной коры; однако, флоэма сосудистых пучков центрального цилиндра не прямо прилегает к эндодерме, а отделяется от нее одним или несколькими слоями основной ткани, которые называются периферическим; последний в корнях состоит из одного слоя тонкостенных клеток, а в стеблях из нескольких слоев, нередко дифференцированных в виде механических пучков стереид и паренхимных клеток основной ткани.

Таким образом, в стебле растения с открытыми пучками мы наблюдаем следующее расположение тканей, начиная с периферии: 1) ко-

жица, 2) колленхима, 3) основная паренхима, 4) эндодерма, вместе составляющие первичную кору; затем, 5) перицикл, 6) флоэма первичных пучков, 7) пучковый и межпучковый камбий, 8) первичная древесина, 9) сердцевина и 10) первичные сердцевинные лучи, вместе составляющие центральный цилиндр.

После образования сплошного камбиального кольца между первичной флоэмой и древесиной вклинивается вторичная флоэма и вторичная древесина с вторичными сердцевинными лучами.

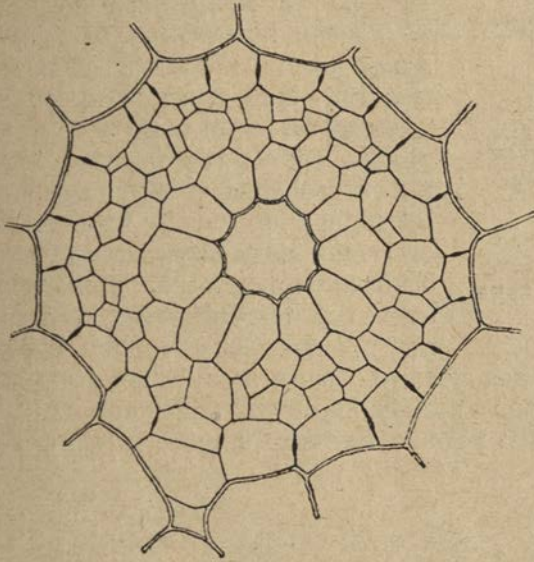


Рис. 198. Поперечный разрез средней части стебля *Najas major*. Эндодерма, снабженная пятнами Каспари, окружает зачаточный сосудодовольный пучок, лишенный сосудов; в самом центре межклетный ход.

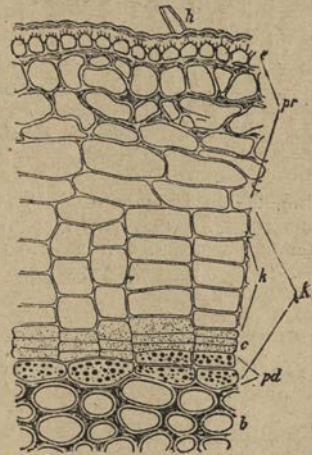


Рис. 199. Развитие пробки на поперечном разрезе ветви смородины; *e*—кожица, *h*—волосок, *pr*—первичная кора, *K*—продукты пробкового камбия; *c*—пробковые клетки, *pd*—феллодерма, *b*—луб. Увелич. 550.

Помимо только-что перечисленных тканей, у многолетних растений дифференцируется еще особая защитная ткань, называемая пробкой или пробковой тканью. Она состоит в готовом виде из мертвых паренхимных клеток, плотно соединенных друг с другом и имеющих кутиризованные стенки. Главное назначение пробки заключается в предохранении лежащих под нею тканей против высыхания, вследствие чего она образуется и у однолетних растений при поранениях, а у многолетних образование ее составляет общее правило. Многолетние растения, не имеющие пробковой ткани, очень редки; например, нет пробки у омелы (*Viscum album*), но зато у нее мощно развита кутикула кожицы. У наших древесных пород пробка образуется на стеблях и ветках уже в первом году, вследствие чего стебли приобретают бурый или серый цвет, свойственный веткам деревьев и кустарников.

Образование пробковой ткани начинается с заложения пробкового камбия или феллогена; последний иногда залагается уже

в самой кожице (например, у яблочных и ив), но чаще в более или менее глубоких слоях первичной коры, при чем ткань, лежащая снаружи от пробки, отмирает (рис. 199 и 200).

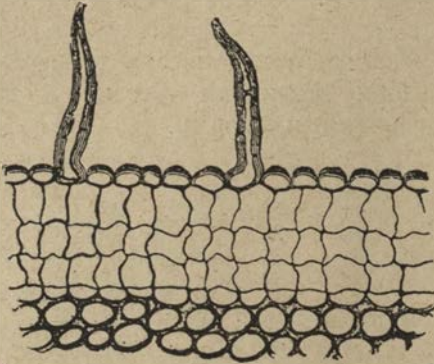


Рис. 200. Поперечный разрез молодого междузлия пихты. Под кожицею молодая перидерма, а под нею — колленхима. Увелич. 300.

Существенное отличие феллогена от обыкновенного камбия заключается в том, что феллоген состоит из паренхимных клеток. Пробковый камбий откладывает клетки снаружи, а вовнутрь — клетки так называемой феллодермы; последние являются живыми элементами и ничем существенно не отличаются от паренхимных клеток первичной коры. Пробковая ткань отличается чрезвычайно малой проницаемостью для воды и газов, на чем и основано техническое применение ее в виде обыкновенной бутылочной пробки. Вместе с тем, пробка

является дурным проводником тепла и таким образом может защищать живые ткани от быстрых температурных колебаний окружающей среды.

В некоторых, правда, довольно редких случаях (например, у пробкового дуба, *Quercus suber*), пробковая ткань состоит исключительно из пробковых клеток; обычно же к пробковым клеткам примешиваются в большей или меньшей пропорции так называемые пробковидные клетки с одревесневшими стенками.

Эти клетки играют механическую роль, благодаря их присутствию пробка опадает с дерева правильными листочками; когда радиальные ряды пробковидных клеток чередуются с тонкостенными пробковыми то разрыв проходит по слою этих последних; если же пробковидные клетки тонкостенны, а пробковые имеют толстые стенки, то разрыв идет по слою пробковидных клеток (рис. 201).

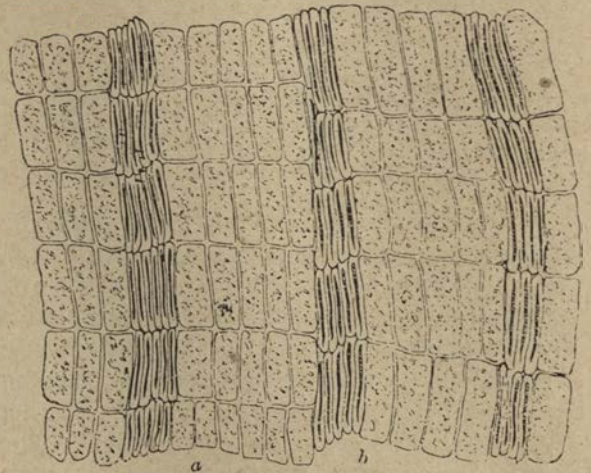


Рис. 201. Пробка березы на поперечном разрезе.

Вся совокупность продуктов деятельности пробкового камбия вместе с ним самим составляет перидерму, в состав которой, следовательно,

входят как живые (камбий и феллодерма), так и мертвые элементы (пробковые и пробковидные клетки).

У некоторых деревьев заложившийся пробковый камбий производит регулярно перечисленные выше элементы, подобно настоящему камбию (например, у бука, пихты, серой ольхи); в таком случае нарастающая пробковая ткань спадает правильными листочками, и поверхность ствола остается гладкой в течение всей жизни дерева. Очень часто, однако, деятельность пробкового камбия по прошествии некоторого времени прекращается и он замирает; но взамен залагаются новые слои камбия сначала в первичной коре, затем и во вторичной коре, последовательно отрезая участки ткани коры, которые отмирают и спадают, образуя так называемую корку. В конце концов нарастающая вторичная кора постепенно отрезывается слоями пробки и спадает чешуйками корки со ствола дерева.

Из сказанного ясно, что в состав корки входят, помимо пробки, также отмершие элементы вторичной коры (рис. 202).

Так как пробковая ткань непроницаема для газов, то понятно, что живая ткань, окруженная слоем пробки, должна погибнуть вследствие невозможности поддерживать газообмен. Действительно, если в коре дерева, как это бывает при образовании корки, слой живой ткани окружается футляром из пробки, то ткань отмирает. Отсюда ясно, что в пробковом слое, одевающем стебель, должны быть специальные отверстия для поддержания газообмена живых тканей, лежащих под пробкой.

Роль таких отверстий играют особые образования, называемые чечевичками, которые заметны уже невооруженным глазом на коре ветвей в виде бугорков или бородавочек.

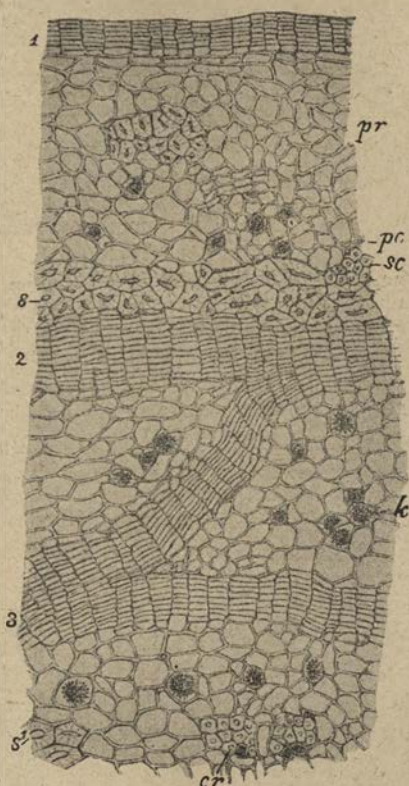


Рис. 202. Поперечный разрез через периферическую часть поверхности ствола зимнего дуба, *Quercus sessiliflora*; 1, 2 и 3 — последовательно образованные слои пробки; самый внутренний слой еще светел, наружные побурели; *pr* — первичная кора, видоизмененная последующими процессами нарастания. Начиная от *pc* — перикамбий (перикамбий), *sc* — склеренхимные волокна из разобранного кольца склеренхимных волокон перикамбиа, *s* — образованные впоследствии каменные клетки, *s* — каменные клетки вторичного прироста, *cr* — дубяные волокна, сопровождаемые клетками, содержащими кристаллы, *k* — клетки с друзами. Все ткани, лежащие снаружи от самого внутреннего слоя пробки омертвели, побурели и составляют корку.
Увел. 225.

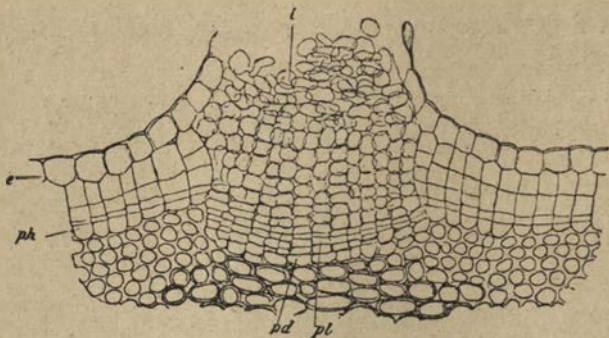


Рис. 203. Поперечный разрез через чечевичку бузины, *Sambucus nigra*; *e*—эпидерма, *ph*—феллоген перидермы, *pl*—феллодерма, *pl*—феллоген чечевички, *l*—выполняющие клетки. Увелич. 90.

клетки, сходные с клетками феллодермы. Выполняющие клетки, откладываемые снаружи, разрывают кожу и образуют тот бугорок, который указывает на присутствие чечевички при простом наблюдении стебля. Рыхлость соединения выполняющих клеток и обеспечивает газообмен внутренних тканей. Камбий, вызывающий образование чечевички, в сущности очень близок к обыкновенному пробковому камбию; он обыкновенно дает два сорта выполняющих клеток: пробковые и пробковидные; все отличие их от клеток настоящей перидермы сводится лишь к тому, что они очень рыхло соединены, образуя скважистый слой ткани. Нередко пробковый камбий начинается как раз от камбия чечевички (рис. 203).

У деревьев, имеющих только перидерму, чечевички после образования функционируют всю жизнь; у тех же деревьев, которые образуют

Образование чечевички происходит следующим образом: клетки первичной коры, находящиеся под устьищем кожицы, начинают усиленно делиться в тангентальном направлении и производят с одной стороны округлые, бесцветные, рыхло соединенные, выполняющие клетки чечевички, а с другой

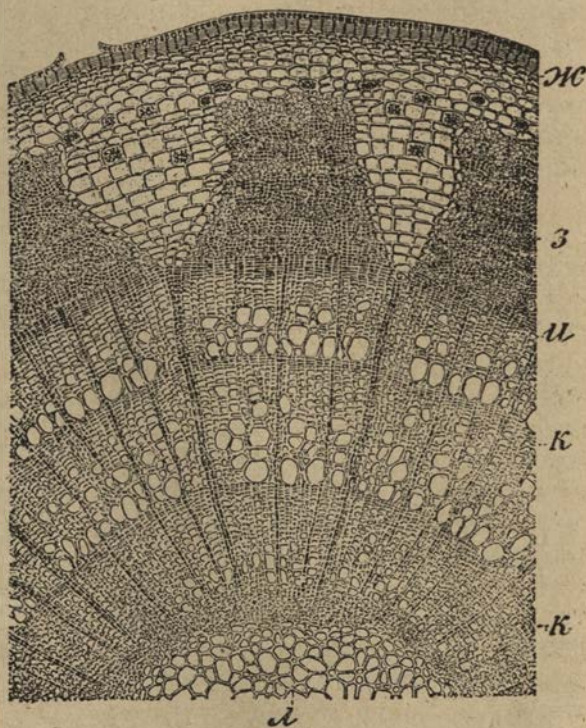


Рис. 204. Поперечный разрез через трехлетнюю ветку липы; *л*—сердцевина, *kk*—осенняя древесина, образующая годовичные кольца, *и*—камбий, *з*—флоема, *ж*—пробка. (Из Чврха).

корку, постоянно образуются новые чечевички взамен сброшенных вместе с чешуйками корки (рис. 204).

Очень немногие древесные растения не имеют чечевичек, которые заменяются продушинами из скважистой пробки; однако, у сосны, например, до сих пор не найдено ни чечевичек, ни чего-либо их заменяющего. Значительное отклонение от только что описанной дифференцировки тканей в стебле пред-

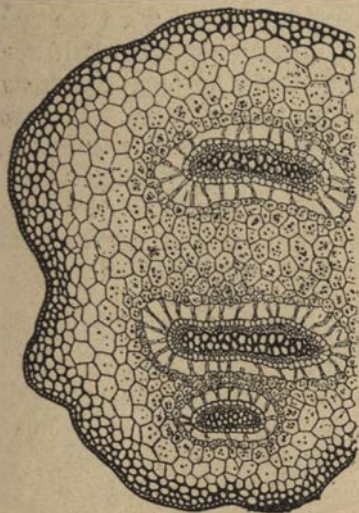


Рис. 205.

Поперечный разрез стебля *Selaginella inaequalifolia*. Каждый из трех столбов окружен воздушной полостью, пересекаемую клетчатыми нитями, которые связывают столб с мякотью.



Рис. 206. Поперечный разрез корневища папоротника орляка, два центральных столба, подковообразный участок механической ткани и кольцо из 8 меньших столбов. (Из Веттштейна).

ставляют растения из группы папоротников и плаунов. У них группы сосудисто-волокнистых пучков образуют как бы несколько цилиндров или столбов, облеченных каждый своей эндодермой и своим перициклом; подобные стебли называются многостолбными или полистелическими (рис. 205 и 206), по терминологии *Вантигэма*, в отличие от одностолбного, описанного выше. Наконец, у растений относимых к хвощам, наблюдается астелия или бесстолбность, так как здесь в стеблях не группы пучков, а отдельные пучки имеют каждый свою эндодерму и свой перицикл. Любопытные отклонения обнаруживают также стебли лиан и водных растений; у последних развивается

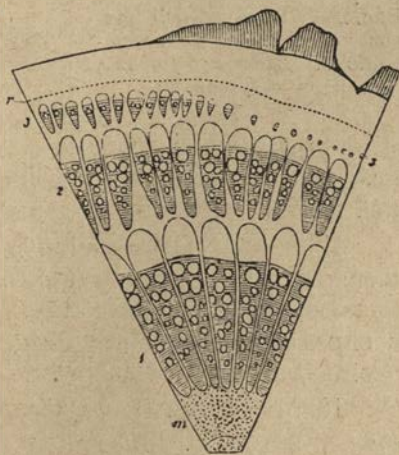


Рис. 207. Часть поперечного разреза через ствол *Gnetum scandens*; 1, 2, 3 — последовательные кольца прироста, *m* — сердцевина, *r* — склеренхимное кольцо. Древесина затуманена, флоэма белая.

специальная воздухоносная ткань, называемая аэренхимой (рис. 207, 208, 209 и 210).

Точка роста стебля. Описанная выше дифференцировка тканей стебля вместе с определенным их расположением является результатом деления клеток в верхушке или так называемой точке роста стебля; иногда ее называют конусом нарастания стебля. Как показывает исследование, деление это совершается по определенному закону. Уже у водорослей с ветвистым слоевищем на верхушке ветви, по предложению *Нэгели*, различают особую верхушечную клетку, которая всегда делится только поперечными перегородками, давая каждый раз новую верхушечную и сегментную клетку или сегмент. Сегментные клетки могут затем оставаться как таковые или распадаться на группу новых клеток (рис. 211). У мхов мы наблюдаем также верхушечную клетку, но она здесь делится более сложным порядком, откладывая два или три ряда сегментов (рис. 212 и 213).



Рис. 208. Поперечный разрез через ветвь *Melloa populifolia*. Древесина белая, кора затрушевана.

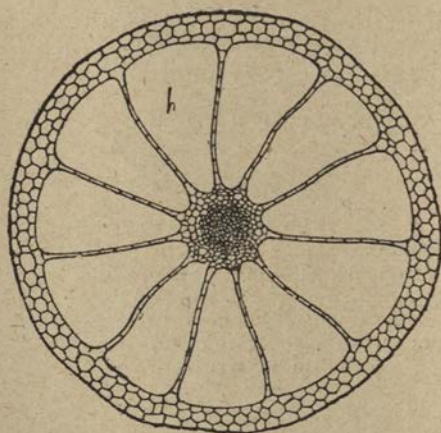


Рис. 209. Поперечный разрез стебля *Elatine Alsinastrum*; *h*—большие воздушные ходы.

По отделении каждого сегмента верхушечная клетка сначала растет, а затем снова отделяет сегмент и т. д. вследствие чего величина верхушечной клетки к моменту деления остается более или менее постоянной.

Принимая во внимание такой определенный порядок деления верхушечной клетки, естественно, ожидать, что и расположение листьев, возникающих из боковых сегментов верхушечной клетки, будет находиться в определенной связи с ним; наблюдение, действительно, подтверждает, что такая связь существует.

Попытки найти верхушечную клетку у высших растений не увенчались успехом. Поэтому, в 60 г. г. XIX века *Ганштейн* предложил особую схему строения точки роста стебля, которая быстро нашла всеобщее признание.

По мысли *Ганштейна* точка роста стебля состоит из нескольких слоев клеток, из которых впоследствии дифференцируются определенные ткани. Точка роста снаружи покрыта дерматогеном, представляющим один

слой паренхимных клеток, делящихся исключительно перегородками перпендикулярными к поверхности стебля.

Из дерматогена впоследствии дифференцируется кожа.

Под дерматогеном находится один или несколько слоев клеток, налегающих друг на друга и составляющих вместе так называемую перилемму. Клетки перилеммы в точке роста также делятся перегородками, перпендикулярными к поверхности стебля; но ниже точки роста деление идет и тангентальными перегородками, вследствие чего число слоев увеличивается, а затем и относительное расположение клеток и слоев может изменяться. Перилемма дает первичную кору.

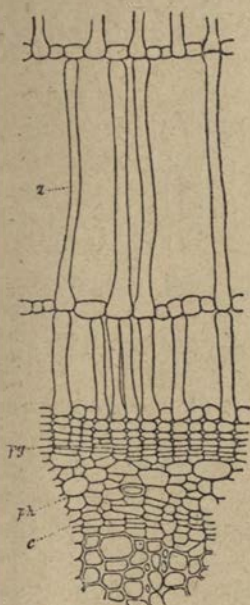


Рис. 210. Аэренхима (а) на поперечном разрезе подводной части стебля *Jussiaea peruviana*; с — камбий, ph — флоэма, pg — пробковый камбий, возвышающийся в перицикле. Увелич. 150.

Все остальные клетки точки роста, группирующиеся близ оси органа, составляют плерому, из которой дифференцируется центральный цилиндр с перициклом, сосудисто-волокнистыми лучками и сердцевинной (рис. 214).

Более подробные исследования, однако, не подтвердили всеобщей приложимости схемы Ганштейна; после этого выступил Сакс с своей гипотезой о специфическом расположении клеточных перегородок, согласно

принципу наименьших поверхностей. Сакс утверждает, что деление клеток

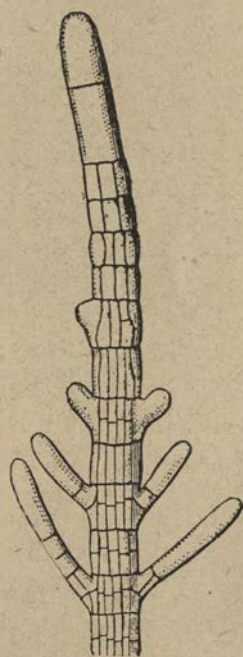


Рис. 211. Водоросль *Chaetopteris plumosa*, растущая при помощи верхушечной клетки.

в точке роста совершается таким образом, что в результате получаются две взаимноперпендикулярные системы перегородок: переклинные, почти параллельные поверхности органа, и антиклинные, перпендикулярные к ним. Свою гипотезу Сакс пытается распространить также и на порядок деления клеток в точке роста с верхушечной клеткой (рис. 215 и 216).

Гипотеза эта, однако, еще ждет дальнейшего развития и весь вопрос о порядке и системе деления клеток в точке роста стебля высших растений не может считаться окончательно решенным в пользу одной общей схемы.

Анатомия корня. Как уже замечено выше, верхушка корня отличается от верхушки стебля присутствием чехлика. У растений с

верхушечной клеткой мы находим последнюю также и в точке роста корня. У большинства споровых растений трехгранная верхушечная клетка, помимо сегментов, отделяющихся по граням, дает еще особые клетки, из которых развивается чехлик.

Клетки эти отшнуровываются перегородками, параллельными поверхности вершины корня, и прикрывают верхушечную клетку на подобие колпачков (рис. 217).

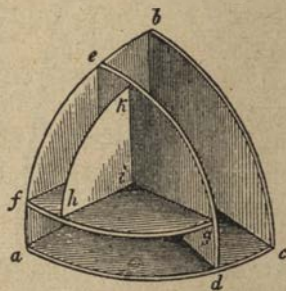


Рис. 212. Схема трехсторонней верхушечной клетки.

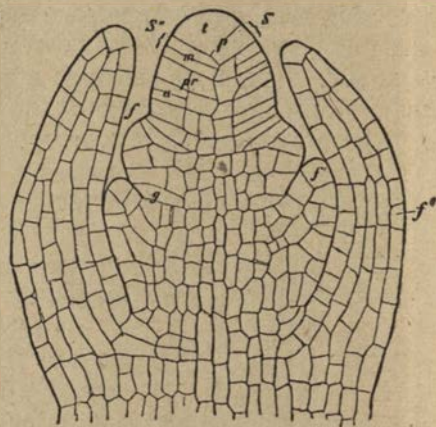


Рис. 213. Продольный разрез точки роста *Equisetum arvense*; *t*—верхушечная клетка, *p*—последняя перегородка, отрезающая сегмент *S*, *S'*—следующий сегмент, разбившийся перегородкою *m* на две клетки, *f, f', f''*—кружки листьев.

У высших растений верхушечная клетка отсутствует, но иногда на ее месте можно видеть группу клеток, которые производят чехлик и остальные ткани корня (например, у мотыльковых). Иногда же корневой чехлик получается из особых клеток, не участвующих в образовании корня (например, у однодольных, рис. 218).

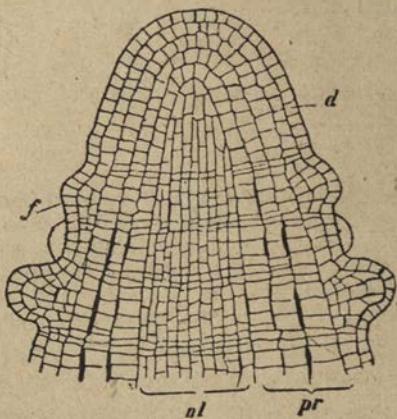


Рис. 214. Продольный разрез точки роста *Hieracium vulgare*; *d*—дерматоген, *pr*—перилема, *pl*—плерома, *f*—зачатки листьев. Увелич. 240.

Физиологическая роль корневой чехлика не ограничивается защитой точки роста корня от разнообразных механических повреждений; новейшие исследования показывают, что он служит также органом воспринимающим направление силы тяжести и что для этой функции предназначаются особые клетки — статоцисты с легко подвижными крахмальными зёрнами. Клетки эти располагаются по оси чехлика и образуют как бы чувствительный столбик.

В начале своего развития корень по своему анатомическому строению обнаруживает на поперечном разрезе две части: периферическую кору, составленную из паренхимных элементов основной ткани и центральный

цилиндр. Кора соответствует коре стебля, а центральная часть сосудисто-волокнистым пучкам и сердцевине. Существенное отличие строения корня от стебля проявляется, однако, прежде всего, в относительном развитии коры и центрального цилиндра. В корнях особенно сильно развита кора, тогда как центральный цилиндр составляет не более $\frac{1}{7}$ — $\frac{1}{4}$ диаметра всего корня. Так как механические элементы, придающие крепость органу, сосредотачиваются в корнях, главным образом, в центральном цилиндре, то и слабое развитие его можно истолковывать, исходя из механического принципа (рис. 219). В противоположность стеблю, корень по своей функции назначен к сопротивлению разрыву, так как при раскачивании стебля укрепленного в земле растения, корень испытывает растяжение. По принципам же механики выходит, что если для сопротивления изгибу выгодно расположить наиболее прочный материал на периферии органа, то для сопротивления разрыву его нужно, напротив, сосредоточить близ оси. Этому принципу как раз и удовлетворяет общий план анатомического строения корня с мощно развитой корой и механическими элементами, сконцентрированными близ оси.

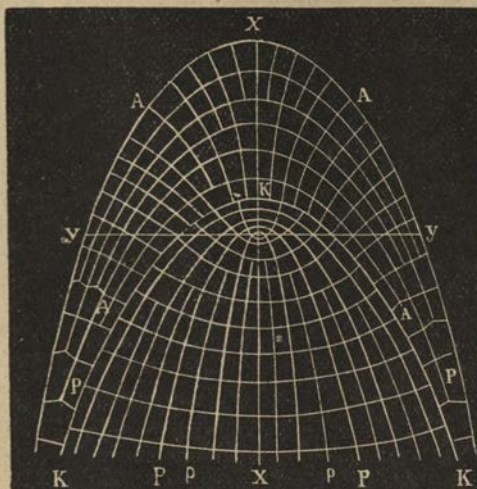


Рис. 215. Схема периклин *P, p* и антиклин *A, a* в точке роста корня семенных растений (без верхушечной клетки).

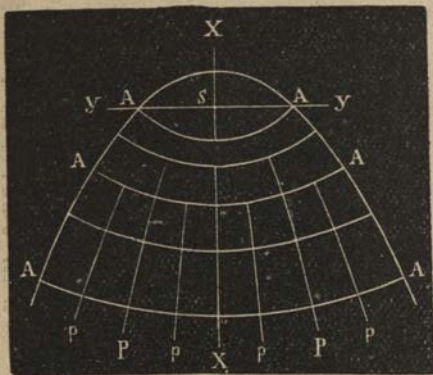


Рис. 216. Схема периклин и антиклин с образованием верхушечной клетки.

Внешний слой коры корня представлен кожей, которая, однако, существенно отличается от кожицы стебля, во-первых, отсутствием кутикулы, а, во-вторых, отсутствием устьиц. Каждая клетка кожицы корня на некотором расстоянии от точки роста производит длинный вырост, так называемый корневой волосок. Корневые волоски иногда достигают очень значительной (до 8 мм.) длины, имеют простую цилиндрическую форму и всегда лишены кутикулы. Развиваясь в почве и встречая на своем пути твердые частицы ее, волоски плотно прижимаются к ним, как бы срастаются и образуют особые выросты. Так как функция

рассеивается в почве и встречая на своем пути твердые частицы ее, волоски плотно прижимаются к ним, как бы срастаются и образуют особые выросты. Так как функция

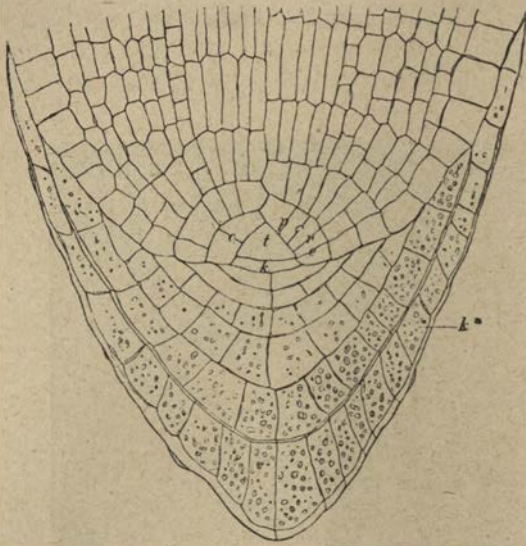


Рис. 217. Продольно-срединный разрез корня *Pteris cretica*; *t* — верхушечная клетка, *k* — капилляр, *k'* — корневой чехлик. Увел. 240.

ных эндодерма получает свое типичное развитие. Оболочки ее клеток, перпендикулярные к поверхности органа, обнаруживают волнистость, которая на поперечных разрезах производит впечатление особых утолщений, известных под именем пятен *Каспари*.

Центральная часть корня состоит, прежде всего, из одного или нескольких слоев нежных клеток перицикла, прилегающих к эндодерме. К перициклу прилегают радиальные ряды сосудов, нередко соединяющиеся в центре, при чем более крупные сосуды сосредоточиваются близ оси; это расположение крупных и мелких сосудов является обратным по сравнению со стеблем и составляет характерную особен-

ность корня. Если функция поглощения, то понятно, что такое состояние волосков с частицами почвы способствует извлечению из них необходимых питательных веществ.

Кора корня иногда дифференцируется на внешнюю и внутреннюю, при чем последняя обыкновенно развивается сильнее первой. Очень интересно, что подкожный слой коры нередко приобретает склонность к пробковению; его называют экзодермой и он обыкновенно заменяет кожу на более старых частях корня. Очень сильно развита в корнях также эндодерма; можно сказать вообще, что только в кор-

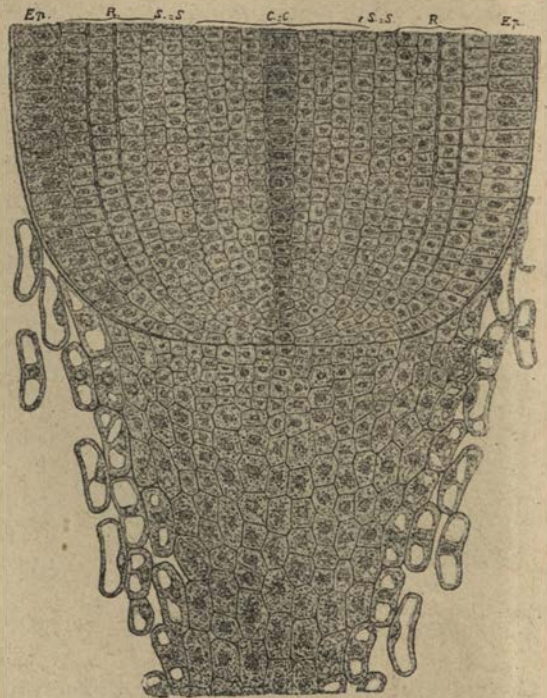


Рис. 218. Продольный разрез кончика корня ржи. Нижняя часть — корневой чехлик.

ность корня. Очень редко встречаются в корнях кольчатые и спиральные сосуды, что, повидимому, связано с характером нарастания корня исключительно верхушкой, без сколько-нибудь значительного вытягивания клеток.

В промежутках между радиальными рядами сосудов располагаются группы ситовидных трубок, прилегающие к перициклу и не доходящие до оси органа. Такое своеобразное расположение флоэмы и ксилемы в корне заставляет признать, что в этом органе, по крайней мере, на молодых стадиях его развития, нет настоящих сосудисто-волокнистых пучков (рис. 220, 221 и 222).

Вместе с тем, это расположение является самой характерной анатомической чертой корня,

по которой чрезвычайно легко отличить его от стебля. Все промежутки между лубяными элементами и сосудами заняты нежными паренхимными клетками, которые в корнях, где сосуды не доходят до оси, образуют сердцевину. Нередко в корнях встречаются и механические элементы в виде стереид, занимающих иногда центральное положение.

Так как сосудистая система корня находится в прямой связи с сосудистой системой стебля, то понятно, что особое расположение флоэмы и ксилемы в корне требует перегруппировки при переходе в стебель; эта перегруппировка осуществляется в той части главной оси

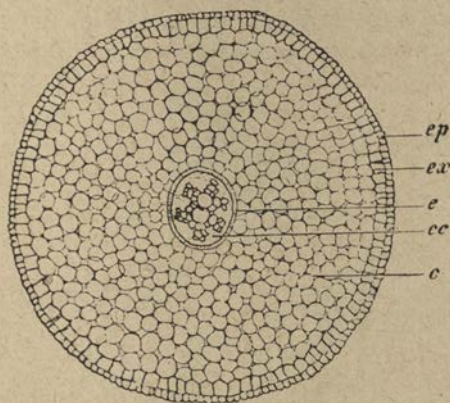


Рис. 219. Поперечный разрез чрез придаточный корень обыкновенного (репчатого) лука, *Allium Cepa*; *ep*—остатки эпидермы, *ex*—экзодерма, *с*—первичная кора, *e*—эндодерма, *сс*—центральный цилиндр. Увел. 45.

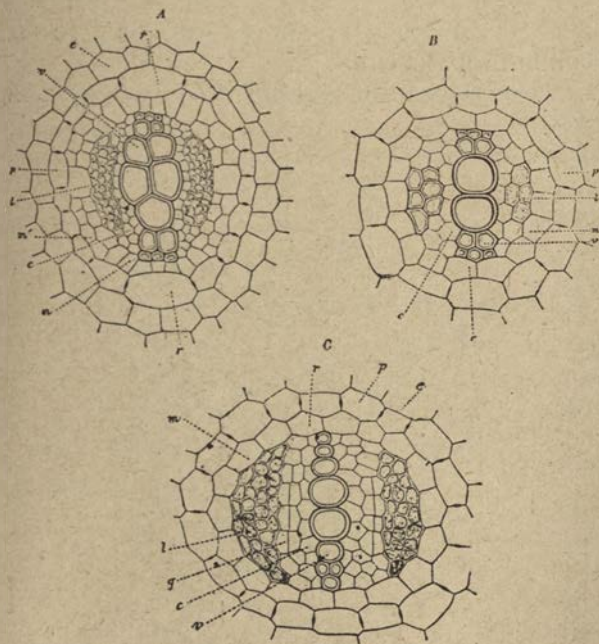


Рис. 220. Поперечные разрезы средней части корня: *A*—папоротника, *Cyathea medullaris*, *B*—однодольного (лука), *C*—двудольного (свеклы). Везде две столкнувшиеся в центре сосудистые группы *v* и две лубяные (*l*); *p*—эндодерма, *m*—перицикл, *с*—основная ткань, *B C* под лубяными пучками возникает камбий *g*.

стебля, которая называется подсемянодольным коленом и которая составляет переходный участок между корнем и стеблем.

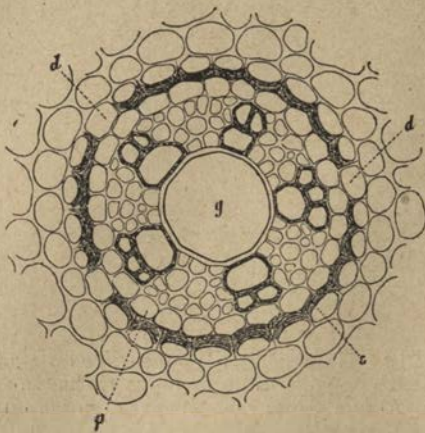


Рис. 221. Поперечный разрез средней части корня *Allium ascalonicum*. В эндодерме *s*, клетки которой односторонне утолщены, видны пропускные клетки *d*; *p*—перикамбий или перицикл, *g*—центральный сосуд.

Выше уже было указано, что боковые корни залагаются внутреродно, т. е. из внутренних слоев ткани главного корня. Чаще всего, боковые корни залагаются как раз против радиальных рядов сосудов, вследствие чего получается и рядовое расположение ветвей корня. Заложение происходит либо в эндодерме, например, у папоротников, либо в перицикле. В тех случаях, когда корни производят придаточные почки, заложение последних совершается тем же порядком, как и заложение боковых корней (рис. 223).

У сосудистых споровых и однодольных растений только что описанное строение корня сохраняется на всю жизнь; напротив, у голосемянных и двудоль-

ных растений наступают вторичные изменения.

Эти изменения начинаются с образования камбия в основной ткани, находящейся между пучками флоэмы и осью корня. Образовавшиеся слои камбиальной ткани начинают затем строить сосудистоволокнистые пучки обычного типа, отлагая флоэму кнаружи и ксилему конутри органа. Вскоре после этого приходят в деятельное состояние и участки перицикла, лежащие между пучками флоэмы. В некоторых случаях этот межпучковый камбий производит только паренхимные клетки, давая начало широким сердцевинным лучам; в других же он соединяется с пучковым камбием в одно сплошное кольцо, производящее ксилему и флоэму совершенно по тому же типу, как это происходит в стебле (рис. 224, 225, 226 и 227).

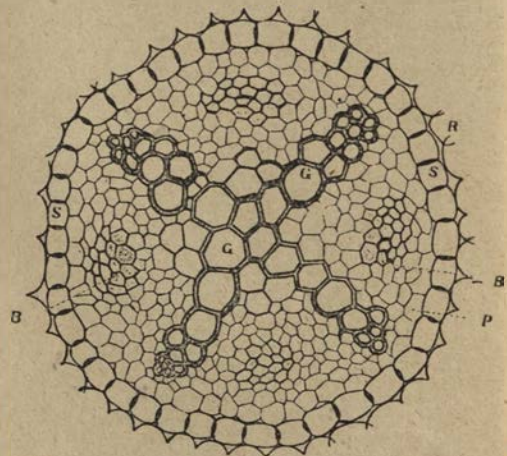


Рис. 222. Поперечный разрез через центральную часть корня лютика; *R*—ткань коры, *S*—эндодерма, *P*—перицикл, *G*—сосудистые группы, *B*—лубяные группы.

В то же время периферические клетки перикамбия дают начало пробковому камбию, откладывающему перидерму, которой совершенно отрезывается вся первичная кора; вовнутрь пробковый камбий дает элементы феллодермы, из которых строится паренхимная часть вторичной коры. В результате таких изменений строение корня делается совершенно сходным с строением стебля и только центральная первичная часть корня сохраняет ясные отличительные признаки его (рис. 228).

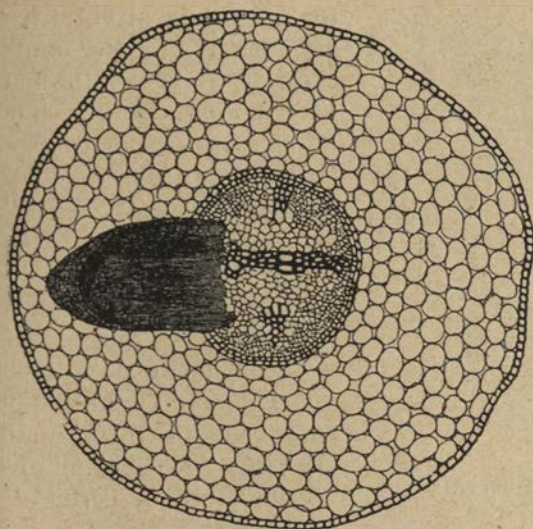


Рис. 223. Поперечный разрез через молодой главный корень подсолнечника с заложением боковым корнем.

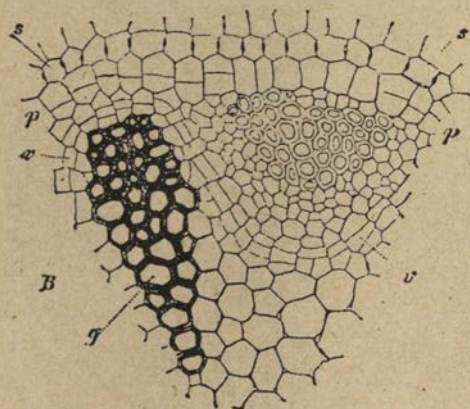


Рис. 224. Часть поперечного разреза центрального цилиндра в главном корне *Vicia faba* при начале вторичного утолщения; *s* — эндодерма, *p* — перикамбий, *g* — одна из четырех сосудистых групп, *v* — камбий, возникший под лубяную группу и проникающий в перикамбий, обгивая сосудистые группы.

Анатомия листа. В листе, как и в осевых органах, корне и стебле, можно различить те же главные части: кожицу, основную ткань и систему сосудистоволокнистых пучков, образующих жилки.

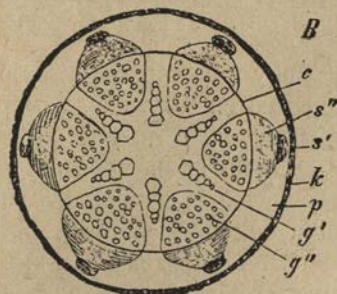
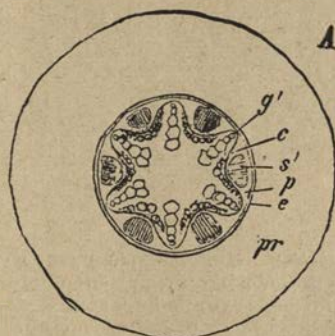


Рис. 225. Схематическое изображение разрастания в толщину корня дуодельного растения. В *A* — *pr* означает первичную кору, *e* — эндодерма. В *A* и *B* означают: *c* — камбиальное кольцо, *g'* — первичный сосудистый (вадромный) пучок, *s'* — первичный ситовидный (лентоинный) пучок, *p* — перикамбий; кроме того в *B* означают: *g''* — древесные пучки вторичного образования, *s''* — лубяные пучки вторичного образования, *k* — перидерма.

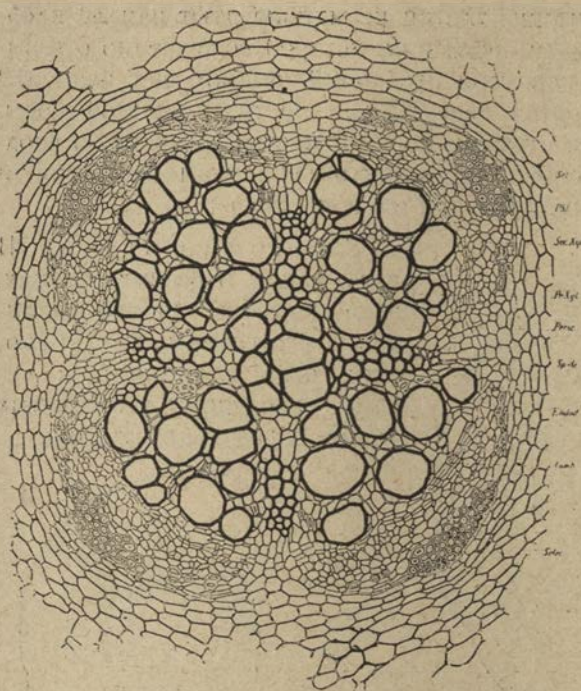


Рис. 226. Поперечный разрез средней части корня *Vicia Faba* во втором периоде. Первичная древесина образует центральный крест, а в углах этого креста образовались 4 группы вторичной древесины (Sec. Xyl.) под дубяными пучк. *Scl* из камбиальных полосок *Camb.*

на кору и сердцевину, либо располагаются дугой, раскрытой с верхней стороны черешка. Пучки могут в черешке располагаться отдельно или сливаться в сплошную массу.

При переходе в пластинку пучки образуют нервы листа; крупные нервы обыкновенно заключают несколько пучков, — мелкие могут состоять из одного. В пластинке пучки располагаются в одной плоскости, при чем флоэма обращена к нижней, а ксилема к верхней стороне листа. Такое расположение получается естественно, так как пучки листа являются лишь продолжением

Кожица листа по своему строению ничем существенно не отличается от кожицы стебля; нередко, однако, форма клеток ее на одной стороне пластинки отличается от формы их на другой, чем и проявляется анатомическая двусторонность листа уже в этой ткани. У некоторых растений в кожице верхней стороны листа развивается устьиц меньше, чем на нижней. Нередко и волоски обильнее развиваются на нижней стороне листа.

Сосудистая система листа слагается из пучков переходящих в лист из стебля; в черешке сосудисто-волокнистые пучки либо образуют кружок, разделяющий основную ткань

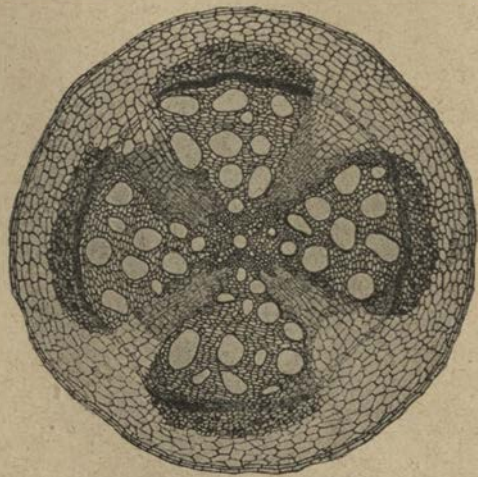


Рис. 227. Поперечный разрез корня тыквы; в центре звездообразно расположенная первичная древесина, вкрест к ней лучи вторичной древесины с крупными сосудами; кольцо камбия; ситовидные участки; покровная ткань. (По Комарову).

пучков стебля, выходящих из него и загибающихся без изменения взаимного расположения ксилемы и флоэмы.

Благодаря такой ориентировке пучков, лист приобретает двустороннее строение: по расположению ксилемы и флоэмы в нем легко отличить морфологически верхнюю и нижнюю стороны. Эта двусторонность пластинки еще более усиливается анатомическим строением мякоти (рис. 229, 230 и 231).

Почти всегда пучки листьев являются замкнутыми, только в многолетней хвое некоторых хвойных деревьев было замечено слабое утолщение пучка. Число и

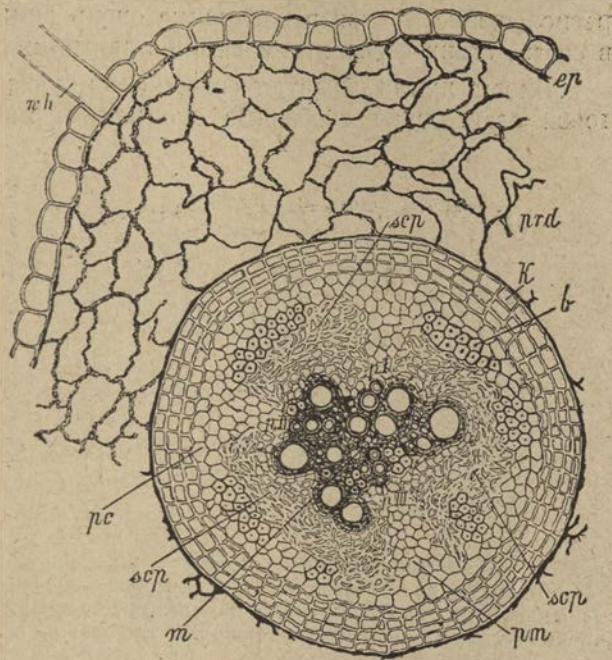


Рис. 228. Поперечный разрез молодого корня *Glycyrrhiza glabra*, сбрасывающего с себя первичную кору *prd*; *ep*—кожица, *wh*—корневой волосок, *k*—пробка, возникшая в перичкле *pc*, *b*—группы лубяных волокон, *scb*—ситовидные трубки, *p I*, *p II*, *p III*—первичные ряды сосудов, *m*—сердцевина, *pm*—первичные сердцевинные лучи.

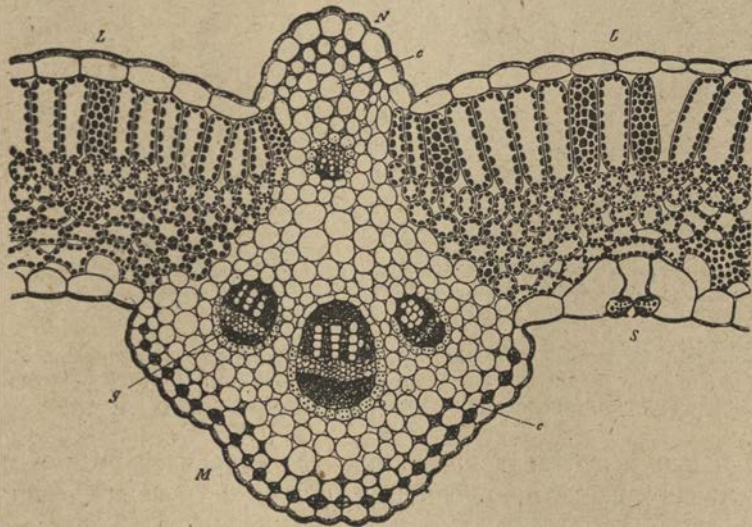


Рис. 229. Разрез листа георгины; *MN*—средняя жилка с 4 сосудными пучками *g*, *L*—пластинка листа, *s*—коленхима, *s*—устьице. Сверху под кожицею один слой столбчатой паренхимы.

расположение пучков в пластинке очень сильно варьируют и находятся в соответствии с развитием самой пластинки.

Иногда пучки образуют совершенно связанную замкнутую сеть, в которой отсутствуют свободные окончания; иногда концы пучков можно

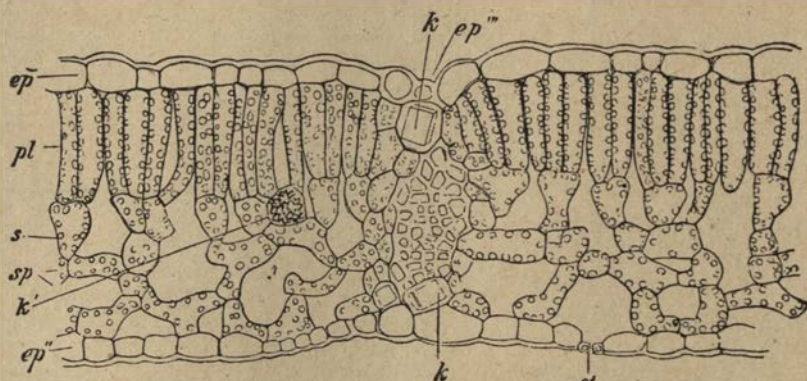


Рис. 230. Поперечный разрез листа бука, *Fagus silvatica*; *ep*—кожица верхней стороны, *ep''*—кожица нижней стороны, *ep'''*—вытянутые клетки кожицы над сосудистым пучком, *pl*—палисадная паренхима, *s*—собирающие клетки, *sp*—губчатая паренхима, *k*—идиобласты, содержащие кристаллы, *k'*—друзы, *st*—устьица. Увез. 360.

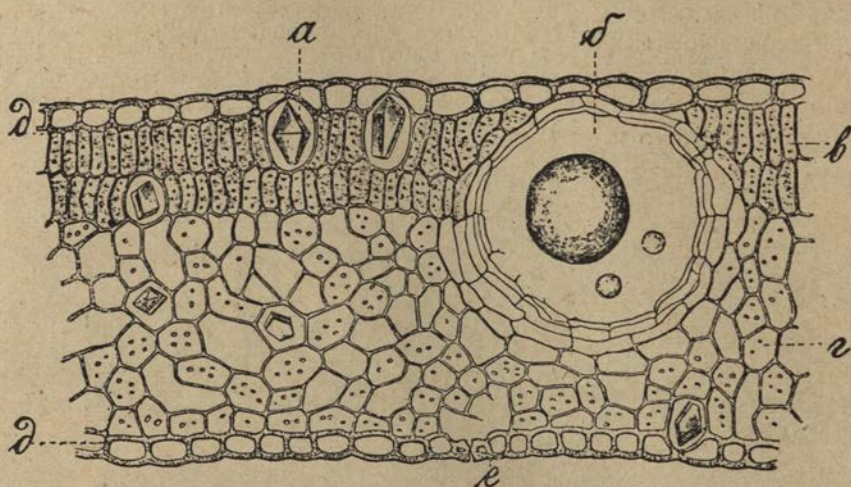


Рис. 231. Поперечный разрез листа померанца, без жилок; *a*—кристаллы, *б*—вместилище эфирного масла с выпятыми его и эпителием, *в*—палисадная паренхима, *г*—губчатая паренхима, *д*—эпидермис, *е*—устьице. (Из Чирха).

наблюдать только в зубчиках пластинки, где находятся водные устьица. В других случаях, напротив, окончания пучков встречаются часто среди клеток мякоти.

По мере утончения пучка упрощается и его строение; сначала исчезает флоэма, а затем и сосуды; в окончании пучка обыкновенно наблю-

даются лишь короткие членики трахейд, упирающихся в клетки особого паренхимного футляра, одевающего пучок и соединяющегося с зелеными клетками мякоти (рис. 232 и 233).

Клетки паренхимного футляра обыкновенно несколько вытянуты по длине жилки и не содержат хлорофильных зерен. Опыты показали, что эти элементы служат для передачи по жилке вырабатываемых зеленой мякотью углеводов.

Паренхимное влагалище к основанию листа переходит в эндодерму и перицикл, хорошо развитые лишь вокруг толстых жилок. Вследствие такого строения пластинка листа должна быть признана органом астелическим и основная ткань ее, следовательно, соответствует первичной коре.

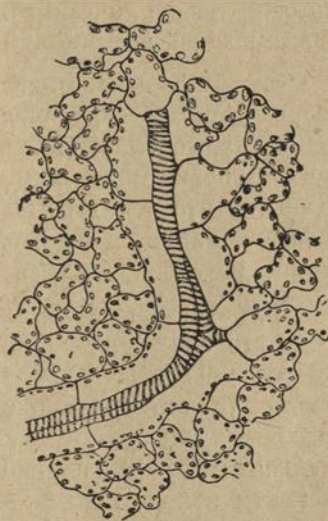
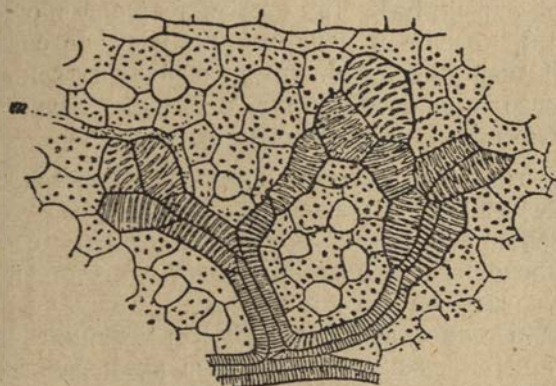


Рис. 232. Окончания жилок в листе *Euphorbia splendens*. Видны скопляющие трахейды; *m* — окончание млечного сосуда.

Рис. 233. Окончание сосудистого пучка в листе недотроги, *Impatiens parviflora*. Увел. 240

Что касается основной ткани листа, то обыкновенно она дифференцируется на две части:

1) палисадную или столбчатую паренхиму, занимающую морфологически верхнюю часть листа и состоящую из плотно соединенных и вытянутых перпендикулярно к поверхности пластинки клеток;

2) губчатую паренхиму, состоящую из рыхло соединенных типичных паренхимных клеток и занимающую морфологически нижнюю часть листа. Клетки губчатой паренхимы настолько рыхло соединены между собой, что в ткани образуется сложная система многочисленных воздушных полостей (рис. 229, 230 и 231).

Истинное значение такой своеобразной дифференцировки не может считаться вполне выясненным. Нужно заметить, что развитие столбчатой паренхимы находится в прямой зависимости от освещения листьев. Так, например, листья бука, развивающиеся на ярком солнечном свете, как

показал *Сталь*, образуют почти только столбчатую паренхиму; при очень слабом освещении столбчатая ткань совершенно не развивается, остается только губчатая.

Сталь поэтому считает, что развитие столбчатой паренхимы есть приспособление к яркому, а развитие губчатой — приспособление к слабому свету.

Габерландт полагает, что развитие столбчатой паренхимы есть выражение стремления увеличить поверхность стенок, на которых могут расположиться хлоропласты. Столбчатая паренхима, по его мнению, есть по преимуществу ассимиляционная ткань, специализирующаяся на фотосинтезе. Губчатая, напротив, играет роль ткани передаточной, воспринимающей ассимиляты и передающей их жилкам.

На самом деле, мы не располагаем достаточным количеством фактических данных, чтобы вполне определенно судить о функциональных особенностях столбчатой и губчатой паренхимы. Так как лист является органом не только ассимилирующим, но еще и испаряющим воду, то очень вероятно, что в интересах этой двойственной функции основная ткань и дифференцируется на столбчатую, приспособленную преимущественно к фотосинтезу, и губчатую, приспособленную к испарению воды.

Встречаются растения, у которых столбчатая ткань развивается на обеих сторонах листа; таковы, например, многие австралийские древесные породы, у которых листья ориентируются так, что обе их стороны освещаются приблизительно одинаково. Из наших травянистых растений с подобными листьями можно указать на куколь, виды василька (*Centaurea*), гвоздики. Нередко в листьях встречаются и механические элементы в виде колленхимы или склеренхимы; развитие их и расположение могут быть весьма разнообразны.

Сбрасывание листьев осенью вызывается образованием особого раз'единительного слоя в черешке листа, у места его прикрепления к стеблю. Слой этот состоит из нежных паренхимных клеток и напоминает пробковый камбий. Клетки его закругляются, раз'единяются и как бы перерезывают черешок; сосудистая часть механически обламывается под тяжестью пластинки и на месте отделения черешка образуется слой пробки.

Литература.

1. По морфологии.

- Bower, F. O. The Origin of a Land Flora. London. 1908.
Flot, L. Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. (Revue gén. de botanique. 1905—1907.)
Goebel, K. Organographie der Pflanzen. Jena. 1898—1901.
Hofmeister. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig. 1868.
Iterson, G. van. Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen. Jena. 1907.

- Mohl, H. von. Ueber die Symmetrieverhältnisse der Pflanzen. (Vermischte Schriften bot. Inhalts. 1845).
- Nägeli. Systematische Uebersicht der Erscheinungen im Pflanzenreich. Freiburg. 1853.
- Potonié, H. Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Palaentologie. Jena. 1912.
- Rosenplenter, B. Ueber Zustandekommen spiraler Blattstellungen bei dikotylen Keimpflanzen. Berlin. 1890.
- Schwendener, S. Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig. 1878.
- Weisse, A. Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen etc. (Flora. 1889 u. 1891.)
- Neue Beiträge zu mechanischen Blattstellungen. (Jahrbüch. für wiss. Botanik. XXVI; 1894.)
- Vöchting, H. Organbildung im Pflanzenreich. Bonn. 1878—84.

2. По анатомии.

- Albrecht. Ueber die Perzeption der Lichtrichtung in den Laubblättern. Berlin. 1908.
- Alten. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln. Göttingen. 1908.
- Bliesenick. Ueber die Obliteration der Siebröhren. Berlin. 1891.
- Бородин, И. П. Курс анатомии растений. 4-е изд. СПб. 1910.
- Bonnier, G. Recherches sur l'anatomie expérimentale des végétaux. Paris. 1895.
- De Bary. Vergleichende Anatomie der Vegetations-Organen der Phanerogamen und Farne. Leipzig. 1877.
- Де-Барн. Сравнительная анатомия вегетативных органов. Перев. Бекетова. СПб. 1882.
- De-Candolle, C. Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotyledones. Genève. 1879.
- Dingler. Die Flachsprosse der Phanerogamen. München. 1885.
- Ueber das Scheitelwachstum des Gymnospermen-Stammes. München. 1882.
- Falkenberg. Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttgart. 1876.
- Fischer. Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen. Berlin. 1884.
- Frank, A. B. Entstehung der Interzellularräume. Leipzig. 1867.
- Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie. 9. Aufl. Leipzig. 1909.
- Die Sinnesorgane im Pflanzenreiche. Leipzig. 1901.
- Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig. 1905.
- Hanstein. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Baumrinde. Berlin. 1853.
- Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkte der Phanerogamen. Bonn. 1868.
- X Hollstein. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Stengel und Rhizome. Göttingen. 1907.
- Höhnel, V. Ueber pflanzliche Faserstoffe. Wien. 1884.

- X Holtermann. Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig. 1907.
- Hunger. Ueber die Funktion der oberflächlichen Schleimbildungen im Pflanzenreiche. Leiden. 1899.
- X Калининков и Раздорский. Материалы к учению о механических свойствах растений. Москва. 1912.
- Кну, L. Dickenwachstum des Holzkörpers. Berlin. 1882.
- Крах. Ueber die Verteilung der parenchymatischen Elemente etc. Berlin. 1883.
- Лаух. Beiträge zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen. Berlin. 1887.
- Lloyd. The physiology of stomata. Washington. 1908.
- Lohaus. Beiträge zur Anatomie der Laubblätter einiger Festucaceen. Königsberg. 1905.
- Molisch, H. Mikrochemie der Pflanzen. Jena. 1913.
- Moll und Janssonius. Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. 1906.
- Möller, J. Anatomie der Baumrinden. Berlin. 1882.
- Müller, N. Atlas der Holzstructur in Mikrophographien. 1888.
- Палладин, В. И. Анатомия растений. 6-е изд. Петроград. 1917.
- Pick, H. Beiträge zur Kenntnis des assimilierenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. Bonn. 1881.
- Plitt. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blattstieles der Dikotyledonen. Marburg. 1886.
- Pörsch, O. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena. 1905.
- Schaefer, R. Ueber den Einfluss des Turgors der Epidermiszellen auf die Function des Spaltöffnungsapparates. Berlin. 1887.
- Schenk, H. Die Anatomie der Lianen. Jena. 1893.
- Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Cassel. 1886.
- Schimper, W. P. Recherches anatomiques et physiologiques sur les mousses. Strassbourg. 1848.
- Schulz, P. Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes. Berlin. 1882.
- Schwarz, Fr. Die Wurzelhaare der Pflanzen. Breslau. 1883.
- Schoute. Die Stelärtheorie. Jena. 1903.
- Schwendener. Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig. 1874.
- Solereder. Systematische Anatomie der Dicotyledonen.
- Stier. Zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen etc. Würzburg. 1904.
- Suckow. Ueber Pflanzenstacheln. Breslau. 1873.
- Strassburger, E. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena. 1891.
- Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena. 1882.
- Das botanische Praktikum. 5. Aufl. Jena. 1913.
- Troschel. Untersuchungen über das Mestom im Holze etc. Berlin. 1879.

- Tominski. Die Anatomie des Orchideenblattes etc. Berlin. 1905.
- Tschirch, A. Angewandte Pflanzenanatomie. Wien u. Leipzig. 1889.
- Ursprung. Beiträge zur Anatomie und Jahresringsbildung tropischer Holzarten.
Basel. 1900.
- Van Tieghem. (Ann. Sc. nat. V Série. XIII; 1873.)
- Van Tieghem, A. et H. Douliot. Recherches comparatives sur l'origine des
membres endogènes. (Ann. Sc. nat. VII-e Sér. VIII; 1888.)
- Weiss, J. Beiträge zur Kenntnis der Korkbildung. 1890.
- Weiss, A. Ueber die Zahlen- und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen. (Jahr-
büch. für wiss. Botanik. IV; 1865. Sitzungsber. der Wiener Akademie. XCIX;
1890.)
- Wilhelm. Beiträge zur Kenntnis des Siebröhrenapparates. Leipzig. 1880.
-

ОТДЕЛ X.

Вторичные физиологические функции.

ГЛАВА XXVIII.

Поглощение воды высшими сухопутными растениями. Роль корневой системы.
Зависимость поглощения воды корнями от внешних условий.

В предыдущем очерке мы пытались дать сжатый обзор той сложной морфологической и анатомической дифференцировки, которая наблюдается у высших растений в их соматической части. Мы видели, что как бы ни было сложно построено тело растения, клетка, как индивидуум, сохраняет свое существование. Но, по мере усложнения дифференцировки, самостоятельность ее индивидуальности подвергается все большему и большему ограничению. Вопрос о том, как смотреть на многоклеточный организм, считать ли его только союзом отдельных индивидуумов — клеток или же придавать ему всю полноту индивидуальности, отнимая ее у клеток его составляющих, не раз дебатировался в биологической литературе. Некоторые биологи склонны сохранить за многоклеточным организмом значение колонии и, принимая во внимание успехи современной цитологии, пытаются разложить клетки на более мелкие биологические единицы. Другие, напротив, стремятся ограничить индивидуальность клетки и рассматривают ее, как часть некоторого общего протопласта. В пользу последней мысли нередко приводят факт существования особых протоплазменных нитей, соединяющих протоплазму отдельных клеток в одно целое и названных п л а с м о д е с м а м и. Последние, действительно, были найдены у растений самой различной сложности построения вплоть до высших. Если, однако, принять во внимание, что протоплазменные нити наблюдаются уже у *Volvox*, *Gonium*, т. е. организмов, несомненно, колониальных, то вполне вероятным является предположение о вторичном возникновении пласмодесм, образовавшихся как результат близкого сожительства клеток.

Несмотря на высокий теоретический интерес вопроса о границах индивидуальности, мы не имеем возможности останавливаться здесь на его подробном обсуждении. Во всяком случае, имеющиеся в настоящее время данные скорее говорят в пользу возникновения высших индивидуумов не расчленением, а сочетанием низших. Приняв такую точку зрения, мы обратимся к рассмотрению тех физиологических функций, которые

являются естественным последствием увеличения массы индивидуума и приспособления его к внешним условиям среды.

В отделе о физиологии клетки было уже указано о чрезвычайно важной роли воды для организма. Для микроскопического одноклеточного организма, естественно, является необходимостью присутствие в окружающей среде достаточного количества воды. В огромном большинстве случаев существование и нормальное развитие одноклеточных организмов происходит лишь в жидкой среде. В биологии установилось, поэтому, мнение, что вообще прародители существующих растений жили в водной среде. Действительно, из современных растений типичными водными обитателями являются низшие формы, а именно разные представители класса водорослей и протисты.

Погруженными целиком в воду оказываются лишь очень немногие формы высших растений, для которых это погружение, повидимому, явилось приспособлением позднейшего происхождения.

Огромное большинство высших сложно-построенных растений являются обитателями суши.

Таким образом, усложнение организации соматической части растения шло параллельно с приспособлением к сухопутному образу жизни. У водных многоклеточных растений, поэтому, мы не находим специальных органов, назначенных для поглощения воды, а с нею и растворенных веществ. Поглощение происходит наружным слоем клеток, покрывающих все растение, а затем вода вместе с растворенными в ней веществами передается путем осмоса клеткам внутренних тканей.

Таким образом, водное многоклеточное растение, как целое, по условиям поглощения воды стоит весьма близко к одноклеточным организмам, вследствие чего развивающиеся у водных растений ризоиды или корневидные образования исполняют, главным образом, механическую функцию прикрепления растения к определенному месту.

Совсем иначе обстоит дело с сухопутными растениями. Когда масса индивида приобретает некоторую величину, является необходимость развить поглотительный аппарат, который мог бы черпать воду из почвы. А так как фотосинтезирующий аппарат должен находиться в воздухе для надлежащего освещения и улавливания CO_2 , то при сколько-нибудь значительной величине индивидуума необходимо также обеспечить быструю подачу воды также к этому аппарату. Отсюда понятно, что у сухопутного растения необходимо должна быть в гораздо большей степени, чем у водного, развита корневая система, а также система, проводящая воду, сосредоточенная в стебле. Именно по этой причине корень и стебель у сухопутных растений приобретают особенно мощное развитие.

Подобно водному, сухопутное растение нуждается в том, чтобы его фотосинтезирующий аппарат обладал достаточной поверхностью для улавливания CO_2 из атмосферы, вследствие чего у сухопутных зеленых растений мы находим систему пластинчатых органов, листьев, расположенных на стебле таким образом, чтобы поверхность их хорошо освещалась.

В общем, следовательно, у сухопутного растения именно вследствие особенностей условий его питания по сравнению с водным, мы находим в плане построения тела два мощно развитых поглотительных аппарата, почвенный и воздушный, соединенных друг с другом аппаратом, служащим для проведения водных растворов, т. е. ту типичную архитектуру из корня, ствола и кроны, которая столь характерна для крупных растений и которую мы наблюдаем у любого дерева. Само собой разумеется, что чем крупнее размеры индивидуума, тем необходимее прочность всей постройки его тела, тем более на долю корня и стебля выпадает чисто механической работы и тем большую роль в их развитии приобретает механическая функция.

Помимо только-что указанных, есть еще одна характерная особенность присущая фотосинтезирующему аппарату сухопутного растения, особенность, не только резко отличающая его от аппарата водного, но и являющаяся причиной создания особой функции и необходимых для нее приспособлений.

Водное растение черпает CO_2 вместе с водой путем осмоса. Сильно развитая поверхность фотосинтезирующего аппарата обеспечивает поступление достаточного количества CO_2 , тем более, что и относительное количество этого газа в воде превосходит количество его в воздухе, благодаря сравнительно высокой растворимости CO_2 в воде. Сухопутное растение также может черпать CO_2 из воздуха только путем осмоса; но для того, чтобы газ мог поступать внутрь клетки, необходимо постоянное смачивание водой ее оболочки, так как только растворенный в воде газ может пройти через оболочку. Такое смачивание наружных частей оболочек в клетках, без сомнения, должно вести к колоссальной потере воды через испарение, так как целесообразное развитие фотосинтезирующего аппарата требует развития большой поверхности листовых органов по сравнению с их объемом. Перед сухопутным растением, следовательно, была поставлена альтернатива, либо обеспечить достаточный приток CO_2 из почвы через корни, либо дать возможность фотосинтезирующему аппарату поглощать CO_2 из воздуха, но вместе с тем урегулировать в интересах меньшей потери воды чисто физический процесс испарения ее и превратить его из физической в физиологическую функцию. Сухопутные растения пошли по этому последнему пути, а потому общий процесс водоснабжения у них разбился на три более или менее самостоятельные физиологические функции: поглощение воды из почвы, проведение до листьев и испарение ее листьями.

Эти три функции мы и рассмотрим теперь более подробно.

Общее представление о том, насколько мощно должен быть развит у сухопутного растения поглотительный аппарат, можно составить себе по тем количествам воды, которые растение расходует через испарение. Несмотря на то, что, как увидим ниже, испарение воды на единицу поверхности листа значительно слабее, чем испарение свободной водной поверхности, растению все же приходится тратить очень большие количества воды в виде пара.

Так, по расчетам *Габерландта* и *Гёделя*, в течение летнего вегетационного периода в среднем одно растение испаряет:

маис	14 клгр.
конопля	27 "
подсолнечник	66 "
большая береза	7000 "
столетний бук	9000 "

Роща больших буков, состоящая из 400 деревьев и занимающая площадь около 1 десятины, расходует, следовательно, 3600 тыс. килогр., т. е. более 200 000 пудов воды.

Эти цифры хотя и не могут претендовать на большую точность, однако, они хорошо иллюстрируют необходимость для сухопутных растений мощного поглотительного аппарата, т. е. корневой системы. Нельзя не обратить внимания также и на то обстоятельство, что обычно вода в почве не занимает все пустоты, но облекает тонким слоем почвенные частицы и наполняет тонкие капилляры. Количество воды, задерживающееся таким чисто физическим путем в почве, определяет ее *влагоемкость*; последняя же убывает вместе с увеличением величины частиц почвы, как показывают нижеследующие цифры:

Почвы	Объем воды в % %
Чернозем	55
Глина	53
Тонкий песок	30
Грубый песок	20

При диаметре песчинок в 0,25—0,50 мм. влагоемкость падает до 4,38%, а при диаметре 1—2 мм. — до 3,66%.

Таким образом, чем больше почва заключает грубых частиц, тем меньше ее влагоемкость и тем более развита должна быть поглощающая поверхность корней для удовлетворительного снабжения растения водой.

Отсюда понятно, какое большое значение имеет для выяснения процесса поглощения воды изучение корневой системы сухопутных растений. К сожалению, систематическое изучение корней началось лишь в последнее время и потому мы не располагаем большим количеством данных в этом направлении.

По данным *Ноббе* общая длина главного и боковых корней у однолетних сеянцев сосны, ели и пихты достигала:

Сосна	12 метров
Ель	2 "
Пихта	1 "

Если принять в расчет, что высота надземной части у однолетних сеянцев этих растений менее 10 сантим., нельзя не признать, что развитие корневой системы достигает весьма внушительной величины.

Общая длина корней однолетнего культурного злака достигает 500—600 метр., а у тыквы по данным *Сакса* даже до 25 километров. Само собой разумеется, что вследствие трудности отделения корней от земли, только что приведенные цифры не могут претендовать на большую точность. Во всяком случае не безынтересно отметить, что по новейшему сообщению *Стона* (1911 г.) ему удалось найти корень груши, попавший в дренажную трубу, при чем длина этого корня со всеми разветвлениями достигала 3 верст.

Нельзя не указать также и на то весьма важное обстоятельство, что далеко не вся поверхность корня поглощает воду, особенно у растений многолетних. Более старые части корня обыкновенно сравнительно быстро одеваются пробковой тканью и совершенно прекращают поглощать воду. Функцию поглощения выполняют только корневые волоски и очень тонкие веточки.



Рис. 234. Кончик корневого волоска, сросшийся с частицами почвы. Увелич. около 240.

Что касается механизма поглощения воды, то он сводится как мы уже знаем, к осмосу и, следовательно, сила поглощения будет определяться концентрацией растворенных в клеточном соке солей (рис. 234).

Так как корневые волоски прямо прилегают к частичкам почвы, покрытым слоем воды, то всасывание воды

каждым волоском вызывает нарушение равновесия в той сложной капиллярной системе, которая осуществляется взаимным расположением частичек почвы. По мере опустошения ближайших к волоску капилляров, вода будет прибывать из более отдаленных и в результате получится ток воды, захватывающий зону, значительно превосходящую размеры волоска. Само собой разумеется, что чем выше концентрация сока в волоске и, следовательно, чем больше всасывающая сила его, тем сильнее будет осушение почвы в этой зоне. Ток воды прекратится, когда капиллярное притяжение воды к частичкам почвы сделается равным всасывающей силе корневого волоска. Таким образом, если мы доведем растение до состояния увядания, когда всасывающая сила достигает возможного максимума, то, определяя оставшуюся в почве воду, мы можем установить, какое количество капиллярной воды в почве недоступно растению.

Сделанные в этом направлении опыты *Сакса* для разных почв дали следующие величины:

	Содержание воды в почве на 100 грамм сухого веса	
	Перед опытом	При начале увядания растений
Чернозем	46,0	12,3
Суглинок	52,1	8,0
Грубый кварцевый песок	20,8	1,5

Эти цифры ясно показывают, что всасывающая сила корневых волосков не в состоянии совершенно иссушить почву и что более или менее значительная часть влаги (так называемый мертвый запас), смотря по физическим свойствам почвы, не может быть использована растением. Нужно заметить, однако, что растение иссушает почву приблизительно в такой же степени, как и высушивание ее на воздухе, т. е. до так называемого воздушно-сухого веса.

К сожалению, мы не располагаем большим количеством данных для суждения об осмотическом давлении в клетках корневой системы, данных, которые позволили бы нам составить конкретное представление о всасывающей силе корня. Некоторые измерения, во всяком случае, показывают, что у растений пустынь, степей и солончаков осмотическое давление в клетках корня может достигать до 100 атмосфер. Различные растения в этом отношении обнаруживают большие различия, в зависимости от влажности почвы их постоянного местообитания и концентрации солей в почвенном растворе.

В виду того, что обычно влажность почвы представляет собой величину зависимую от атмосферных осадков и, следовательно, изменяющуюся в широких пределах, спрашивается, каким способом растение регулирует поступление воды в корни. Если бы концентрация солей в клеточном соке оставалась неизменной, то у растений, где она очень велика, где осмотическое давление достигает 100 атмосфер, после хорошего дождя и значительного разжижения почвенного раствора, оболочки клеток корня не выдержали бы тургорного давления и были бы разорваны.

На самом деле этого не случается и, как показывает исследование, не случается потому, что растение обладает способностью регулировать осмотическое давление клеточного сока соответственно изменениям концентрации солей в почвенном растворе.

Новейшие опыты *Келлера* с солеросом (*Galicornia herbacea*), растением приуроченным к солончаковым почвам с высокой концентрацией солей в почвенном растворе, обнаружили, что осмотическое давление у этого растения может колебаться от 12 до 90 атмосфер. У молодых экземпляров, растущих в тот период, когда на солонцах много воды и когда концентрация солей почвенного раствора не очень высока, осмотическое давление колеблется от 12 до 18 атмосфер; по мере осушения солончака в летний период концентрация солей в соке растений повышается и у взрослых экземпляров достигает 80—90 атмосфер. Подобное же изменение концентрации сока, а с ним и осмотического давления наблюдается и у растений пустынь.

Если бы надземные части растения не испаряли поглощенной корнем воды, то, по достижении равновесия между всасывающей силой корня и капиллярным притяжением воды в почве, ток ее прекратился бы. Но, как мы уже видели раньше, испарение воды является неизбежным для фотосинтезирующего надземного аппарата; поэтому, поглощенная корнем вода всасывается подземными частями и в растении устанавливается восходящий ток воды.

При изучении поглощения корнями воды пользуются прибором, называемым потетометром, который был сконструирован *Вэском*. *Хазаров* подтвердил данные *Вэска*, *Коля* и *Эбергардта*, что скорость поступления воды обуславливается температурой почвы, в которой находится корневая система. Оказывается, что при 0° корни поглощают $\frac{3}{4}$ или даже только $\frac{2}{3}$ того количества воды, которое они могут поглощать при 20° С.

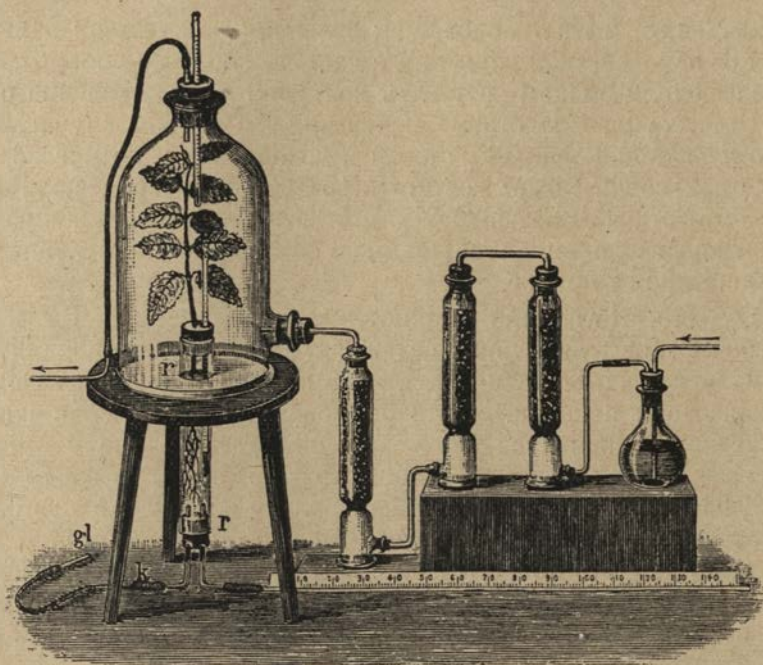


Рис. 235. Прибор Коля для изучения поглощения воды растением. В сосуд *r* — вводятся корни растения; через трубку *k* сосуд *r* — наполняется водой в месте с мерительной капиллярной трубкой. О поглощении воды судят по движению мениска в капилляре. Покрывая растение колоколом, можно окружить его с хим или влажным воздухом и изменять по желанию энергию испарения.

Причина этого явления, повидимому, обуславливается изменением проницаемости протоплазмы вместе с температурой.

Так, по данным *Руссельберге* скорость прохождения воды через протоплазму в зависимости от температуры выражается следующими цифрами.

Температура	0°	6°	12°	16°	20°	25°	30°
Скорость водного тока	1	2	4,5	6	7	7,5	8

Руссельберге склонен думать, что ближайшей причиной изменения проницаемости протоплазмы в данном случае является чисто физический процесс, хотя осадочные перепонки *Пфэффера*, например, из железисто-

синеродистой меди, вовсе не дают таких изменений проницаемости в связи с колебаниями температуры.

На самом деле, здесь, повидимому, важную роль играет специфическая способность живой протоплазмы изменять свою проницаемость под влиянием внешних агентов.

Действительно, как показал *Хазаров*, скорость поступления воды через корни быстро падает, если из почвы вытеснить кислород и заменить воздух углекислым газом или водородом. Замедление поглощения воды корнями происходит до отмирания клеток и является последствием реакции живой протоплазмы на недостаток кислорода.

Отсюда следует, что успешная подача воды корнем требует определенной температуры почвы и присутствия в ней достаточного количества кислорода. Если эти условия не соблюдены, то расход воды через испарение может превысить приход ее, и растение погибнет. В огромном большинстве случаев корневая система играет исключительную роль в поглощении воды; что касается надземных органов, то поступление воды через них обычно ничтожно. Но что надземные органы наших сухопутных растений действительно могут поглощать воду, это лучше всего иллюстрируется классическим опытом *Гальза*. Если взять облиственную ветку дерева и погрузить ее верхушкой в сосуд с водой так, чтобы несколько листьев остались в воздухе, то эти листья не завянут, а останутся тургорными, продолжая испарять воду и покрывая этот расход притоком ее через листья, погруженные в воду.

Само собой разумеется, что удача опыта будет зависеть от соотношения поверхности листьев испаряющих к поверхности листьев, погруженных в воду и поглощающих ее. Если, как показал *Визнер*, на верхушке ветки будут находиться молодые листья, и испарение более взрослыми листьями, оставленными на воздухе, будет превосходить приход воды через листья, погруженные в воду, то последние завядают, вследствие быстрого оттока воды и недостаточно быстрого поступления ее.

Во всяком случае, у большинства сухопутных растений поступление воды через надземные органы не играет существенной роли по сравнению с поглощением ее корнями. Оно приобретает большое значение лишь у растений со слабо развитой корневой системой или вовсе лишенных ее, как, например, у мхов и более низко организованных форм.

У некоторых растений наблюдаются специфические приспособления для поглощения водяных паров из атмосферы. Особенно распространены подобные приспособления у так называемых эпифитов, растений, обитающих на стволах деревьев, скалах и вообще над землей, не входя в тесное соприкосновение с почвой и почвенной водой. Одним из наиболее типичных приспособлений этого рода являются воздушные корни. Опыт показывает, однако, что растение не может жить исключительно на счет влаги водяных паров атмосферы; ему необходима капельно-жидкая вода, и потому органы, служащие для конденсации водяных паров, обычно служат также и для поглощения капельно-жидкой дождевой воды.

ГЛАВА XXIX.

Необходимость испарения воды для сухопутных растений. Методы изучения явлений испарения воды надземными органами. Влияние внешних условий на испарение: температура, влажность воздуха, свет, движение воздуха. Регулирование испарения устьичным аппаратом. Устьичное и кутикулярное испарение. Отношение испарения к фотосинтезу. Продуктивность транспирации у разных растений.

Выше уже было указано, что необходимость поглощать углекислый газ фотосинтезирующими органами из атмосферы и вообще поддерживать газовый обмен путем осмоса вызывает необходимость сохранять стенки клеток в смоченном состоянии.

Отсюда неизбежно вытекает потеря воды через испарение, главным образом, теми органами, которые поглощают CO_2 , т. е. листьями. Потеря воды листьями легко демонстрируется целым рядом явлений завядания, известных каждому из повседневного опыта. Проще всего, продемонстрировать испарение воды, если поместить растение под стеклянный колокол; при достаточно высокой температуре атмосфера под колоколом быстро пересытится парами воды, и последние стуются в виде капель на стенках колокола, колокол запотеет. Более точный количественный способ сводится к тому, что сосуд с растением уравнивают на весах и принимают меры к тому, чтобы вода, находящаяся в сосуде с растением, не испарялась непосредственно.

Через некоторое время чашка с гирями перетянет сосуд с растением, и обычным приемом взвешивания наблюдатель определяет, какое количество воды испарилось через органы растения в течение опыта. Этот так называемый весовой метод учета испарения обычно применяется при научных исследованиях.

Нельзя не упомянуть также о качественном методе *Штала*, основанном на том, что сухая синяя соль хлористого кобальта в присутствии влаги краснеет. Если фильтровальную бумажку, пропитанную хлористым кобальтом и просушенную, приложить плотно к листу, то спустя некоторое время можно заметить покраснение ее в тех частях, которыми она соприкасалась с тканью листа. По быстроте покраснения бумажки можно судить до известной степени об энергии испарения воды листом.

Не останавливаясь на других методах изучения испарения воды, перейдем к рассмотрению условий, влияющих на этот процесс.

Испарение воды листьями, как и испарение ее из любого водоёма, будет, конечно, зависеть от чисто внешних физических условий, а именно: от температуры и влажности воздуха. Испарение должно увеличиваться вместе с уменьшением относительной влажности воздуха, так как чем дальше данное пространство от точки насыщения его водяными парами, тем большее количество паров может перейти в воздух.

Но относительная влажность сама по себе не определяет абсолютного количества водяного пара, так как последнее зависит еще от температуры.

Если мы возьмем воздух одной и той же относительной влажности, равной, например, 50%, но в одном случае температура будет равна 10° С, а в другом 30° С, то для полного насыщения пространства водяными парами во втором случае понадобится втрое большее весовое количество пара, чем в первом.

Отсюда ясно, что скорость или энергия испарения воды листьями растения должна возрастать вместе с повышением температуры при одной и той же относительной влажности его, а также вместе с понижением относительной влажности при одной и той же температуре.

Опыты *Джилъте* (*Giltay*, 1898), действительно, показали, что испарение воды листовыми органами обнаруживает в общем такую же зависимость от указанных внешних факторов, как и испарение воды со свободной поверхности ее.

Если атмосфера насыщена водяными парами, то растение перестает испарять воду; испарение может обнаружиться в этих условиях только при нагревании тела растения выше температуры окружающей среды, например, под влиянием поглощения световых лучей или усиленном дыхании.

В спокойной атмосфере растение, благодаря испарению, как бы одевается слоем воздуха, насыщенного водяными парами, вследствие чего энергия испарения может не соответствовать относительной влажности более удаленных слоев атмосферы; в таком случае простое сотрясение растения или приведение в движение воздуха, окружающего растение, может значительно повысить энергию испарения.

Но независимо от указанных внешних факторов, определяющих энергию испарения, как чисто физического процесса, последняя зависит также от регулирующей деятельности самого растения. Деятельность эта направлена, прежде всего, на ограничение испарения, что достигается рядом приспособлений чисто анатомического характера.

Из анатомии листа мы знаем, что клетки кожицы развивают в своих наружных стенках кутикулярные слои, неспособные пропитываться водой и таким образом задерживающие ее отдачу в виде паров. Как велико значение кутикулы в этом отношении, видно из данных классического опыта *Буссенго*. При сравнении испарения яблок, покрытых нормальной кутикулой, с яблоками, искусственно лишенными ее, оказалось, что 1 кв. сантим. поверхности теряет в течение часа:

яблоко нормальное	0,005 гр. воды.
яблоко очищен. от кутикулы	0,277 гр. воды.

Развитие кутикулы на листьях находится в большой зависимости от условий местообитания.

Действительно, у водных растений не испаряющих воды, кутикула вовсе не развита, и листья таких растений, вынесенные на воздух, быстро завядают. Напротив, у вечнозеленых растений засушливых мест кутикула достигает мощного развития и практически почти совершенно непроницаема для воды. Для поддержания обмена газов, как мы знаем, у сухо-

путных растений, служит система устьиц, в строении которых ясно сказывается регулирующая способность растения. Устьица находятся в прямой связи с сложной системой межклетников, пронизывающих всю внутреннюю ткань листа, и потому они вполне обеспечивают газовый обмен этой ткани с окружающей средой (рис. 236).

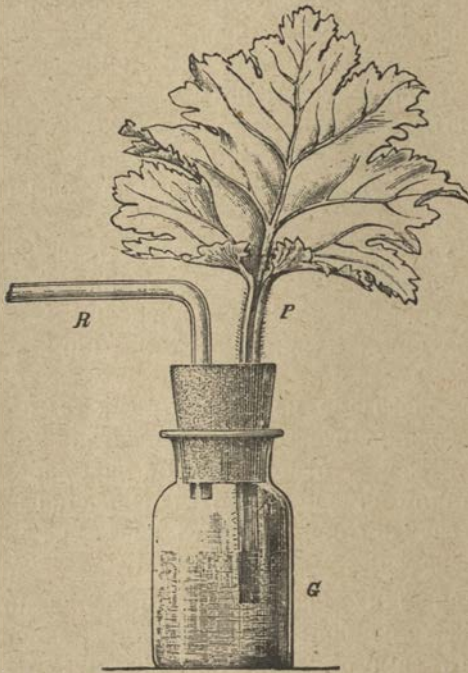


Рис. 236. Прибор, служащий для доказательства существования в растении открытых наружу воздушных ходов. В стеклянку *G* плотно вставлен лист *P* и стеклянная трубка *R*. При разрежении воздуха вследствие высасывания его из стеклянки через трубку *R*, наружный воздух проникает через устьица в межклеточные ходы листа и выступает в форме маленьких пузырьков из находящейся в воде поверхности среза листа. (Из соч. Детмера, *Physiol. Pract.*).

но. На нижней стороне листьев находят от 40 до 300 устьиц на 1 кв. мм., иногда 625 (*Olea*), 716 (*Brassica Rapá*). По подсчетам *Нолля* на средней величины листе репы имеется 11, а на листе подсолнечника — 13 миллионов устьиц.

Присутствие устьиц, естественно, вызывает необходимость различать два вида испарения воды листом: устьичное и кутикулярное. Нередко устьица развиваются только на нижней стороне листа; в таком случае испарение верхней стороны будет исключительно кутикулярным, а нижней — смешанным, т. е. устьичным и кутикулярным одновременно.

Если срезанный лист поместить черешком в воду и уменьшить давление на черешок, то в воде появится ток пузырьков газа из черешка; атмосферный воздух, поступаая в пластинку листа через устьица, будет выходить через черешок. То же самое можно иллюстрировать при помощи порометра, приборчика, сконструированного *Фрэнсисом Дарвином* (1911 г.).

Наличие межклетников, пронизывающих ткань листа, существенно изменяет условия испарения ее. Каждая клетка в местах, где она граничит с межклетником, выделяет в него водяные пары, вследствие чего атмосфера межклетников быстро насыщается ими, и дальнейшее испарение прекратилось бы, если бы водяной пар не мог выходить через устьица.

Благодаря микроскопическим размерам, количество водяного пара, выходящего через одно устьице, очень мало. Действительно, наиболее крупные устьица *Amaryllis* имеют в поперечнике всего 0,01—0,02 мм. Но зато число устьиц на единице поверхности листа нередко колоссально.

Нередко кутикулярное испарение чрезвычайно слабо по сравнению с устьичным; например, кобальтовая бумажка, приложенная к верхней стороне листа *Liriodendron tulipifera* или *Cyclamen* часами остается синей, тогда как при прикладывании к нижней краснеет уже через несколько секунд. У растений же, обитающих в местности с очень влажным воздухом и обладающих слабо развитой кутикулой, кутикулярное испарение достигает значительной величины.

На первый взгляд может показаться, что присутствие плотных промежутков между устьицами в кожице листа составляет значительное препятствие для диффузии водяного пара из ткани листа в окружающую атмосферу. Исследования Броуна и Эскомба, однако, показали, что скорость диффузии пропорциональна не площади устьиц, а поперечнику их отверстия; в таком случае при достаточном числе устьиц, как видно из опыта, скорость диффузии пара может достигнуть такой величины, которая получилась бы, если бы между устьицами не было никаких промежутков.

Для достижения подобной скорости необходимо, однако, быстрое возобновление слоя сухого воздуха над поверхностью листа, чтобы в относительной влажности поддерживалась непрерывно большая разница между воздухом межклетников и наружным.

В спокойном же воздухе над отверстием каждого устьица образуется как бы колпачек из влажного воздуха, вследствие чего на границе между щелью устьица и наружным воздухом уже не будет резкого различия в относительной влажности, и процесс испарения замедляется.

Действительно, опыт показывает, что на ветру листья испаряют в 2—5 раз сильнее, чем в спокойной атмосфере. Таким образом, устьичный аппарат в конце концов, хотя и обеспечивает быстрый обмен газа, все же скорее ограничивает энергию испарения, при чем это ограничение увеличивается, когда число устьиц на единицу поверхности листа падает.

Значение устьичного аппарата с биологической точки зрения еще более возрастает, если принять во внимание, что устьица вовсе не простые отверстия, но такие, которые могут открываться и закрываться при помощи замыкающих клеток. Клетки эти, в противоположность остальным клеткам эпидермиса, содержат хлоропласты и могут вырабатывать углеводы, которые вызывают увеличение осмотического давления сока. Кроме того, стенки замыкающих клеток, параллельные поверхности листа, сильнее утолщены, чем перпендикулярные к ней; поэтому, когда тургорное давление увеличивается, клетки изгибаются таким образом, что ширина щели также увеличивается; при падении же тургорного давления наблюдается обратный процесс.

Таким образом, при помощи движения замыкающих клеток растение получает возможность регулировать быстроту оттока водяного пара из внутренней ткани листа. В результате испарение воды листом гораздо слабее, чем испарение с свободной поверхности воды.

Было бы ошибкой сделать общее заключение, что движение устьиц всегда находится в полном соответствии с энергией испарения воды ли-

стом. Обычно в атмосфере насыщенной водяными парами, устьица бывают широко раскрыты; напротив, при завядании растения они плотно закрываются. Промежуточные положения между этими двумя крайними, однако, не всегда соответствуют энергии испарения, так как роль устьиц не ограничивается только регулированием испарения, но распространяется на газовый обмен вообще. Кроме того, механизм закрывания и открывания устьиц обнаруживает различия у растений различных биологических типов; так например, у растений очень влажных или сильно тенистых мест устьица не закрываются даже при завядании листьев. В своих природных местообитаниях растения эти меньше всего могут страдать от недостатка влаги, вследствие чего их устьичный аппарат и не рассчитан на крайний недостаток воды в ткани листа.

Помимо температуры и влажности воздуха, очень большое влияние на испарение воды растением оказывает свет. Так как в замыкающих клетках устьиц присутствуют хлоропласты, то понятно, что при освещении в этих клетках накапливаются углеводы и повышается осмотическое давление; замыкающие клетки вследствие этого оттягивают некоторый запас воды из соседних клеток эпидермиса, тургорное давление увеличивается, и щель делается шире. Кроме того, поглощаемый тканью листа свет повышает также его температуру, вследствие чего испарение неминуемо должно повышаться.

По данным *Визнера* 100 кв. сантим. поверхности листьев в течение 1 часа испарили воды:

	Темнота	Диффузный свет	Солнечный свет
Кукуруза этиолиров.	100 mlgr.	112 mlgr.	290 mlgr.
Кукуруза зеленая	97 „	114 „	785 „
Цветы <i>Spartium junceum</i>	64 „	69 „	174 „
Цветы <i>Malva arborea</i>	23 „	28 „	70 „

Эти цифры ясно показывают, что даже диффузный свет усиливает испарение как ассимилирующих, так и неассимилирующих частей растения. Весьма возможно, что увеличение проницаемости протоплазмы под влиянием света играет здесь также весьма важную роль. Действительно, *Боннье* и *Манжен* нашли, что испарение усиливается под влиянием света также у грибов, т. е. растений, лишенных устьиц; ясно, что здесь усиление может быть объяснено только увеличением проницаемости протоплазмы. Что касается влияния отдельных монохроматических групп лучей света, то на этот счет мы имеем еще очень мало данных. Известно только, что усиливают испарение те лучи, которые поглощаются испаряющим органом; но это является скорее общим правилом. Есть, однако, указания, что синие и фиолетовые лучи оказывают более сильное действие, чем красные; указания эти, во всяком случае, заслуживают проверки и более основательной разработки.

Выше уже было замечено, что испарение является процессом неизбежным для осуществления газового обмена фотосинтезирующих органов. Растению пришлось мириться с необходимостью отдачи воды и регулировать этот процесс, главным образом, в направлении ограничения ее. Не невозможно, однако, что испарение имеет и свои положительные стороны. По крайней мере, не подлежит сомнению, что испарение предохраняет надземные части растения от слишком сильного нагревания солнцем. Что действительно растения с хорошо развитыми пластинками листьев и большой испаряющей поверхностью нагреваются на солнце слабее, чем растения с очень толстыми мясистыми листьями, об этом дают представление следующие данные *Аскенази*:

	температура воздуха	температура листьев
<i>Sempervivum alpinum</i>	28,1° C.	52° C.
<i>S. arenarium</i>	„	49° „
<i>Gentiana cruciata</i>	„	35° „

Из этих растений первые два имеют мясистые листья с поверхностью, слабо развитой по сравнению с объемом, а третье — обыкновенные тонкие.

Кроме того, ток воды, возбуждаемый испарением и приходящий через растение, повидимому, способствует более обильному отложению зольных минеральных веществ. Так, по данным *Шлезинга*, табак, выращенный во влажной атмосфере и при слабом испарении, содержал всего 13% золы, тогда как в нормальных условиях количество золы достигало 21,8% сухого веса. Что же касается пропорции отдельных зольных элементов, то она, повидимому, не подвергается особенно сильным изменениям.

Принимая во внимание, что известная часть поглощаемой зеленым листом лучистой энергии идет на разложение CO_2 , некоторые ученые пытались определить, в каком отношении стоит фотосинтез к испарению воды. По данным *Пуриевича* энергия испарения возрастает на свету, если лист находится в атмосфере, лишенной CO_2 . Впрочем, этого и следовало ожидать, так как поглощенная листом световая энергия, не находя применения в химическом процессе фотосинтеза, естественно, должна превращаться в тепловую и таким образом усиливать испарение.

Но во всяком случае трудно думать, чтобы между фотосинтезом и испарением существовала какая-либо прямая связь физико-химического характера. Напротив, связь биологического характера, несомненно, существует, так как весь аппарат, принимающий участие в испарении, в то же время служит и газовому обмену в фотосинтезе. Действительно, уже простое закрывание устьиц при недостатке воды в листе, естественно, будет вызывать у растений с хорошо развитой кутикулой почти полную приостановку фотосинтеза.

Отсюда понятно, что между количеством испарившейся воды и количеством синтезированного сухого вещества должна существовать некоторая определенная зависимость.

Новейшие опыты *Максимова* показывают, что так называемая продуктивность транспирации, т. е. количество органического вещества, образующегося на 1000 гр. испарившейся воды, различна у разных растений. *Максимов* различает следующие три группы растений:

	Продуктивность транспирации. Количество сухого вещества в гр.	Количество испарившейся воды на 1 гр. сухого вещества
I-я группа:		
<i>Artimisia fasciculata</i>	1,25	менее 650 гр.
<i>Brassica sinapistrum</i>	1,15 } 1,50 гр.	
II-я группа:		
<i>Phaseolus vulgaris</i>	1,80	от 650 гр. до 400 гр.
<i>Helianthus annuus</i>	1,90 } от 1,50 гр.	
<i>Datura Stramonium</i>	2,32 } до 2,50 гр.	
III-я группа:		
<i>Panicum italicum</i>	3,31	менее 400 гр.
<i>Zea Mays</i>	3,48 } 2,50 гр.	

Продуктивность транспирации не остается вполне постоянной у одного и того же растения; при недостатке воды она обычно понижается, однако, некоторые растения при экономном испарении производят большее количество органической массы.

ГЛАВА XXX.

Проведение воды по телу растения. Проведение путем осмоса. Проведение по сосудам и древесине. Значение сосудов в проведении воды. Передача воды из сосудов в клетки испаряющие. Передача воды из поглощающих клеток корня в сосуды. Плач растений и сила корневого давления. Состав сока плачущих растений и количество вытекающего сока. Влияние внешних агентов на плач растений. Выделение капельножидкой воды растением. Скорость передвижения воды по телу растения.

Необходимость испарения воды для осуществления газового обмена надземных частей растения, естественно, влечет за собой и необходимость соответственно быстрой подачи ее к испаряющим частям. В том случае, когда размеры индивидуума невелики, когда он представлен, например, одной клеткой, как у водорослей из рода *Botrydium*, или многими клетками, но образующими лишь небольших размеров надземную, испаряющую часть растения, вода передается от поглотительного аппарата к испаряющему путем осмоса. Опыт показывает, однако, что такой способ передачи воды отличается большой медленностью и пригоден лишь

для очень мелких растений, растущих в сырых местах и вообще слабо испаряющих воду.

У крупных сухопутных растений мы находим особое приспособление, а именно хорошо развитую систему сосудов, играющих роль каналов, по которым вода может передвигаться уже со значительной скоростью. Сосуды эти сосредотачиваются в древесинной части стебля, корня и листа и об их строении и распределении мы уже знаем из анатомии названных органов.

Рассмотрение расположения сосудисто-волокнистых пучков показало нам, что сосудистая система растения представляет собой одно связанное целое, соединяющее тончайшие разветвления корня с мельчайшими долями листа. Концентрируясь в стебле и образуя здесь как бы один главный канал, сосудисто-волокнистые пучки затем расходятся, разветвляясь и утончаясь, как в сторону корня, так и в сторону кроны дерева. В конце концов, каждая испаряющая или поглощающая воду живая клетка или, по крайней мере, очень небольшая группа клеток имеют в своем распоряжении сосуды, связанные с общей системой, вследствие чего можно говорить по отношению к передаче воды о прямом сообщении между листом и корнем. Так как в дереве ствол и корень вместе с их главными разветвлениями обыкновенно покрыты слоями пробковой ткани, препятствующей испарению воды, то ясно, что по древесине ствола и корня совершается, главным образом, передвижение воды от поглощающих элементов корня к листьям.

Уже анатомическое строение древесины достаточно ясно показывает, что именно эта часть ствола и корня наиболее приспособлена к передаче воды. Классические опыты кольцевания, действительно, убеждают нас, что если прервать сообщение кроны дерева с корнями по коре путем снятия кольца ее со ствола, то водоснабжение кроны от этого несколько не страдает. По показаниям *Трекюля* одна кольцеванная липа в лесу Фонтенебло, близ Парижа, сохранила свежей верхушку своей кроны спустя 40 лет после кольцевания (рис. 237).

Если вместо кольцевания растущего дерева проделать такой же опыт с отрезанными ветвями, то результат получится тот же самый; перерыв



Рис. 237. Опыт Гэльза (Hales) над поднятием соков в древесине. При Z древесина была обнажена от коры; несмотря на это листья на ветке b остаются такими же свежими, как и на неповрежденной ветке c; x—сосуд с водой. (Факсимиле из Hales: *Vegetable Statics*, 1727)

сообщения по коре не нарушает водоснабжения листьев. Если нижний конец отрезанной ветви обрезать таким образом, чтобы можно было по очереди погрузить в воду только одну сердцевину, или одну древесину, или, наконец, только одну кору, то оказывается, что листья будут получать достаточное количество воды лишь через посредство древесины; через сердцевину и кору приток воды настолько слаб, что листья быстро завядают.

В состав древесины, помимо сосудов, как мы знаем, входят еще другие элементы прозенхимные и паренхимные.

Отсюда возникает вопрос, в какой мере служат проведению воды сосуды и в какой выполняют эту функцию остальные элементы древесины. Что вода передвигается именно по сосудисто-волоконным пучкам, в этом не трудно убедиться простым опытом погружения стебля цветущего травянистого растения с белыми цветами в водный раствор какой-либо краски, например, эозина. Уже через короткое время можно наблюдать окрашивание жилок в лепестках цветов, вследствие проникновения раствора краски.

Но каким образом определить сравнительное значение сосудов в пучке или в древесине дерева? Наиболее доказательным методом является закупорка отверстий сосудов в срезанной ветке; погружая ее нижний конец в воду, определяют затем, будет ли идти водоснабжение с закупоренными сосудами нормально или нет. *Эльфинг* закупоривал сосуды, погружая конец ветви в какаоовое масло, разжижающееся при сравнительно низкой температуре, а *Эррера* применял с той же целью желатину. И масло и желатина хорошо проникали в отверстия сосудов и образовывали в них пробки при застывании. Если теперь опустить ветку концом ее в воду, то оказывается, что листья очень скоро завядают. Отсюда ясно, что закупорка отверстий сосудов совершенно нарушает нормальный ход передачи воды, и что вода не может двигаться с надлежащей скоростью в толще стенок сосудов, как думал в свое время *Сакс*, а также по замкнутым прозенхимными и паренхимным элементам древесины.

Значение сосудов древесины как каналов, проводящих воду, очень демонстративно доказывается также опытом *Веска*. Если сосуд с водой, в который опущен конец срезанной ветки, соединить с потетометром и затем зажать ветвь в тиски в той ее части, которая находится над сосудом с водой, чтобы закрыть отверстия сосудов древесины, то по движению мениска в потетометре легко констатировать почти полное прекращение поступления воды в ветвь; ослабляя тиски, можно затем наблюдать быстрое поступление воды через нижний конец ветки.

Из анатомии нам известно, что мельчайшие ветви сосудисто-волоконных пучков, состоящие из сосудов или трахеид, заканчиваются слепо, т. е. не имеют выводных сквозных отверстий. Поэтому, вода, прежде чем попасть в сосуд из живой поглощающей клетки или, наоборот, из него в живую клетку испаряющую, должна пройти, во-первых, через оболочку сосуда, а затем через оболочку живой клетки.

При передаче воды из сосуда в живую испаряющую клетку листа, без сомнения, должно разыгрываться обычное явление осмоса: более концентрированный сок живой клетки, по мере отдачи воды через испарение, будет притягивать ее из сосуда. Иначе дело обстоит с поступлением воды в сосуды древесины.

При передаче воды из живой поглощающей клетки в сосуд для осуществления осмотического тока необходимо, чтобы концентрация осмотически действующих веществ в сосуде была выше, чем в клеточном соке. Между тем, на самом деле этого нет, так как сок, передвигающийся по сосудам, содержит нередко очень мало осмотически действующих веществ.

Таким образом, необходимо допустить, что поглощающие клетки корня могут активно выделять свой сок в сосуды. Принимая во внимание, что эти клетки являются передаточной инстанцией между почвенным раствором, как источником воды, и сосудами, необходимо далее допустить одностороннее выделение, чтобы получился ток воды от почвенного раствора к сосудам через поглощающие клетки.

Нельзя не сознаться, что наши современные сведения о механизме одностороннего выделения живой клеткой капельно-жидкой воды еще очень скудны, и мы вынуждены пока ограничиваться только гипотезами. По мнению *Пфееффера*, механизм одностороннего выделения воды сводится к следующему: представим себе, что осмотическое давление сока поглощающей клетки равно давлению 10% сахарного раствора: допустим далее, что по каким-либо причинам часть осмотически действующих веществ перешла вдруг в недействительное состояние, вследствие чего осмотическое давление понизилось до величины, выражаемой 5% раствором сахара. Само собой разумеется, что в таком случае, если раньше осмотическое давление уравнивалось с давлением среды, то при быстром понижении его клетка должна выделить часть воды. Но такое выделение должно совершаться по всем направлениям; одностороннее выделение возможно только тогда, когда падение осмотического давления происходит не во всей вакуоле клеточного сока, а лишь в одной ее части, на одной стороне клетки.

Подобное частичное и местное понижение осмотического давления неосуществимо в чисто физическом приборе, как например, осмометр *Пфееффера*, но оно мыслимо в живой клетке, при чем неодинаковая концентрация в разных противоположных частях вакуоли должна постоянно поддерживаться для осуществления постоянного выдавливания воды в одном направлении. На самом деле, конечно, будет выдавливаться не чистая вода, а более или менее слабый раствор, в зависимости от проницаемости протоплазмы для веществ, находящихся в клеточном соке. Нельзя не заметить, что приводимое здесь объяснение имеет формальный характер и сущности явления не захватывает.

Что действительно поглощающие воду живые клетки корня выдвигают значительные количества ее в сосуды, в этом легко убедиться на явлении плача растений. Уже давно известно, что некоторые растения, как например, виноградная лоза или береза весной выделяют

большое количество сока из древесины стебля, если установить сообщение ее с наружным воздухом путем срезки стебля или высверливания отверстия, как это обычно делается при добывании березового сока. Если

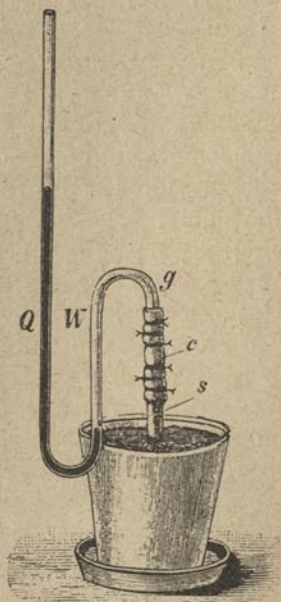


Рис. 238. Выделение воды из среза стебля георгины (*Dahlia variabilis*), вследствие корневого давления. На гладко срезанный стебель *s* надета при помощи каучуковой трубки с изогнутой стеклянной трубкой *g*. Вбираемая корнями из влажной земли вода *W* выжимается из сосудов растения с такой силой, что преодолевает давление ртутного столба *Q*.

на пенек виноградной лозы укрепить манометр, то, как показал Гэльз своими классическими опытами, сок нагнетается корнем с силой, нередко значительно превосходящей атмосферное давление, при чем количество выделяемого сока настолько значительно, что можно говорить о непрерывной нагнетательной функции корня (рис. 238). Последний, поглощая воду из почвы, затем нагнетает ее в сосуды древесины с силой, которую называют силой корневого давления. Исследование показывает, что жидкость, выделяемая во время плача, вовсе не представляет собой чистую воду, но является в сущности клеточным соком, т. е. раствором органических и неорганических веществ разной концентрации. У растений, выделяющих очень жидкий сок, например, у картофеля, подсолнечника или виноградной лозы, на 1000 частей раствора приходится от 1 до 3 частей сухого остатка. Неорганическая часть этого остатка состоит из тех же минеральных солей, которые вообще встречаются в клеточном соке данного растения; из органических соединений найдены органические кислоты, белки и особенно сахара. У растений, выделяющих концентрированный сок, например, у березы, содержание сахара достигает 1,4—1,9%, у клена обыкновенного 1,2—3,2%, а у сахарного до 3,6%, у агавы (*Agave americana*) даже до 8,8%.

Нижеследующая табличка дает представление о количествах выделяемого сока при плаче у разных растений:

	Выделено в сутки в литрах
<i>Vitis vinifera</i>	1,0
<i>Arenga saccharifera</i>	3,0—4,6
<i>Betula alba</i>	5,1—6,8
<i>Agave americana</i>	7,5
<i>Caryota urens</i>	50,0

Если следить за выделением сока изо дня в день, то легко заметить, что оно сначала усиливается и затем падает. Нижеследующие цифры, полученные *Молше* для срезанных початков пальмы (*Arenga saccharifera*), иллюстрируют это положение:

Сутки	Количество выделенного сока в кубическ. сантиметр.									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Днем	440	500	1500	1400	1300	2050	} 1640	1440	3600	2500
Ночью	675	1800	2175	2900	3350	1350				
	1175	1580	3675	4300	4650	3400	1640	1440	3600	2500

Только что приведенные цифры показывают вместе с тем, что в плаче наблюдается известная периодичность, выражающаяся в более обильном выделении сока в ночные часы по сравнению с дневными.

Что касается давления, под которым происходит выделение сока, то у разных растений оно различно; у травянистых растений оно, вообще говоря, очень мало, а у деревьев достигает до $2\frac{1}{2}$ атмосфер (например, у березы) и даже 6—8 атмосфер.

Подобно количеству выделяемого сока, сила корневого давления не остается постоянной, но изменяется в довольно широких пределах, при чем давление не всегда пропорционально количеству выделяемого сока. При малом давлении может быть выделено много сока, и наоборот.

Термин корневое давление не вполне удачно выражает накачивание живыми поглощающими воду клетками сока в сосуды; такое накачивание под известным давлением может происходить в любой части стебля живыми клетками самого стебля.

Если бы давление шло только от живых клеток корня, то понятно, что величина его правильно уменьшалась бы в стебле по мере удаления от корня; опыт показывает, однако, что ряд манометров, укрепленных на стволе дерева на разной высоте, вовсе не показывает такого правильного падения давления. Нужно думать, следовательно, что в стволе возникают свои собственные очаги давления.

Что плач представляет собой жизненную функцию выделения именно живыми клетками, в этом легко убеждают опыты убивания живых клеток, при чем вместе со смертью их прекращается и явление плача.

Кроме того, всякое воздействие, которое вообще понижает жизнедеятельность живых клеток, тотчас же отражается понижением плача; так, например, *Виллер* доказал, что действие хлороформа или прекращение кислородного дыхания у плачущего растения задерживают плач.

Отсюда понятно, что на плач оказывает большое влияние температура; действительно, у одних растений явление плача обнаруживается уже при 0° , тогда как у других оно начинается при более высоких температурах (у тыкв, например, только при $7-9^{\circ}$ C). С повышением температуры энергия плача, т. е. количество выделяемого сока, возра-

стает; к сожалению, в этом направлении мы пока не имеем сколько-нибудь обширных исследований.

Само собой разумеется, что и целый ряд других внешних факторов, вообще влияющих на жизнедеятельность живых клеток, должны влиять также и на явление плача; именно этим совокупным влиянием внешних факторов в связи с суточными комбинациями в их напряженности следует об'яснить, быть может, и указанную выше суточную периодичность плача.

Существуют, между прочим, показания, что в некоторых случаях плач является последствием раздражения, вызываемого поранением. По данным *Молиша*, например, у сахарной пальмы корневое давление очень слабо, и плач вызывается лишь вследствие регулярного поранения основания цветоносного початка, которое малайцы производят особенными молотками за 4—5 недель до начала цветения; только после такой подготовки обнаруживается массовое истечение сока, когда соцветие срывается.

Для осуществления плача, понятно, необходимо избыточное доставление воды к живым клеткам органа, обнаруживающего плач. Если мы исследуем плач корневой системы, то легко убедимся, что плач проявляется с надлежащей силой лишь при обильной доставке воды корням. Именно от недостатка воды в почве не происходит явление плача у наших древесных пород летом при срезании ствола; вследствие сильного испарения воды кроной иссушается не только почва вокруг корневой системы, но также и древесина ствола, и если на пень срезанного летом дерева налить воды, то она будет поглощена древесиной. Но плач обнаружится и летом, если предварительно хорошо пропитать водой землю вокруг корневой системы и древесину ствола и корня.

Явление плача, таким образом, демонстрирует нам наличие активного выдавливания сока живыми клетками в сосуды. Понятно, что этим путем давление сока в сосудах неповрежденного растения может превысить атмосферное и в результате произойдет выделение сока в местах наименьшего сопротивления. Наблюдение показывает, что, действительно, у наших древесных пород иногда наблюдается выделение капелек жидкости из почек весной. Но во всяком случае для наших деревьев это явление исключительное. Напротив, у травянистых растений выделение капельно-жидкой воды представляет собой нормальный процесс, наступающий при повышении влажности почвы и задержании испарения воды листовыми органами. Из анатомии мы знаем, что для выведения капельно-жидкой воды наружу служат особые водяные устьища или гидатоды. Насколько энергично может идти подобное выделение воды, показывают наблюдения *Молиша* над ароидным растением *Colocasia antiquorum*; у этого растения капли выделяются только из верхушки листа, при чем Молиш насчитывал от 160 до 190 капель в минуту; в течение ночи один лист может выделить таким способом до 100 гр. воды.

Выделение капельно-жидкой воды легко наблюдать у проростков наших злаков (например, пшеницы, овса, ячменя), фасоли, картофеля,

капусты, манжетки и проч. После влажной ночи на листьях этих растений можно видеть висящие капельки сока, которые нередко принимают по ошибке за капли росы (рис. 239).

Выделение воды гидатодами, как показывает опыт, предохраняет растение от инъекции межклетников водой, и потому его следует рассматривать, как специфическое приспособление против переполнения тканей растения водой.

Принимая во внимание только что описанные явления, мы легко можем себе представить общую схему передвижения воды по растению. Живые поглощающие клетки корня, всасывая воду из почвы, нагнетают ее в сосуды древесины, по которым вода движется до листьев и из последних выделяется либо в виде пара, либо в виде капель. Спрашивается теперь, с какой скоростью может передвигаться вода по стеблю? Разрешение этого вопроса представляет большие технические трудности и вряд ли вполне осуществимо. Некоторое представление об этой скорости дают нам, однако, опыты *Сакса*. Этот ученый заставлял растение поглощать слабые растворы лития, элемента, вообще говоря, не встречающегося в заметных количествах в золе растений и легко открываемого спектральным путем.

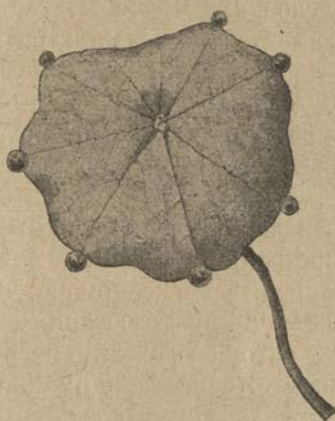


Рис 239. Выделение капель воды из листа капуцина (*Papaver majus*).

После того, как растение постоянно некоторое время погруженным корнями в раствор лития, *Сакс* затем последовательно испытывал разные участки стебля на содержание лития, чтобы определить, до какой высоты поднялся раствор этого элемента в стебле за единицу времени. Нужно заметить, что литий хорошо поглощается корневой системой, и передвижение его раствора по древесине можно принять одинаковым по скорости с передвижением воды. Описанным методом *Сакс* получил следующие высоты поднятия за один час:

Акация (<i>Acacia lophanta</i>)	154	сантим.
Табак	118	„
Банан	100	„
Тыква	63	„

Эти цифры показывают, что в общем скорость передвижения воды колеблется от $\frac{1}{2}$ до $1\frac{1}{2}$ метра в час.

Рассмотрим теперь вопрос о силах, которые могут поднимать воду с такой скоростью на высоту нескольких десятков метров, а иногда и до 150 метров, соответственно высоте деревьев.

Общий вопрос о силах, приводящих в движение воду в стебле, требует для своего разрешения, прежде всего, уяснения всех условий передви-

жения. Чем больше высота, на которую нужно поднять столб воды, тем больше сопротивление и, следовательно, тем больше должна быть сила для осуществления поднятия.

Далее, приведенные выше данные *Сакса* о скорости передвижения воды могут служить лишь для составления некоторого общего представления. В действительности, нам остается неизвестной та максимальная скорость, с которой вода передвигается по телу растений в нормальных условиях. Весьма возможно, что у некоторых растений она достигает значительно больших величин, чем полученные в опытах *Сакса*.

Между тем, не подлежит сомнению, что скорость передвижения будет находиться в прямой зависимости не только от величины движущей силы, но также и от потребностей самого растения, которые обуславливаются энергией испарения.

Принимая во внимание это последнее обстоятельство, следует заключить, что вообще весь аппарат, передвигающий воду, должен быть построен на принципе приложения таких сил, величина которых может изменяться в самом широком масштабе и с быстротой, соответствующей изменчивым требованиям растения.

Это соображение нередко упускается из виду, и большинство ученых сосредоточивает внимание на тех максимальных требованиях, которые растение может предъявить к движущим силам.

В виду того, что скорость передвижения воды в неповрежденном растении в большинстве случаев остается неизвестной, обращают внимание, главным образом, на высоту поднятия воды и то сопротивление, которое оказывает древесина ее передвижению.

Сосуды древесины, действительно, представляют не мало препятствий для движения воды по ним. Как мы знаем из анатомии, это вовсе не гладкостенные трубки, но трубки со стенками разнообразно утолщенными; кроме того, сосуды обыкновенно бывают сравнительно коротки, вследствие чего цепь сосудов, расположенных друг над другом, в сущности представляют собой трубку, разбитую поперечными перегородками на ряд отделений. Само собой разумеется, что существование таких поперечных перегородок должно значительно замедлять передвижение воды. К сожалению, имеющиеся в нашем распоряжении литературные указания о величине этого сопротивления очень скудны и неопределенны.

Любопытны данные *Страсбургера* относительно сопротивляемости древесины при фильтрации воды через нее в разных направлениях.

Столб воды в 50 сантим. высоты профильтровывался через свежую пихтовую древесину, и опыт дал следующие результаты:

- 1) в продольном направлении вода проходит целиком в течение одного часа;
- 2) в тангентальном направлении — в течение двадцати часов уровень столба опускается всего на 4—10 сантиметр.;
- 3) в радиальном направлении — падение уровня незаметно; необходимо применить искусственное давление, чтобы началась заметная фильтрация.

Отсюда ясно, что по своему анатомическому строению древесина приспособлена, главным образом, для передвижения воды вдоль сосудов. Различие между скоростью фильтрации объясняется тем, что окаймленные поры сосудов расположены, главным образом, на радиальных стенках, вследствие чего вода может просачиваться через них при движении в тангентальном направлении. На тангентальных же стенках поры почти отсутствуют и воде необходимо, следовательно, при радиальном направлении тока, пройти через утолщенные места сосудов, что и задерживает фильтрацию. Таким образом, при движении воды поперек ствола, она скорее будет двигаться по годичному слою, чем из одного слоя в другой.

Обстоятельство это имеет весьма важное биологическое значение. Опыт показал, что в древесных стволах вода движется, главным образом, по периферическим слоям древесины, т. е. по самым молодым. У многих пород деревьев центральная часть стволовой древесины совершенно отмирает и пропитывается смолистыми веществами, образуя так называемое ядро.

Образование ядра почти в такой же мере прекращает передвижение воды по центральной части ствола, как и образование дупла.

Можно думать, что растение не нуждается в быстром проведении воды в радиальном направлении; гораздо важнее сравнительно быстрая передача по годичным слоям, т. е. в тангентальном направлении.

В самом деле, корневая система, в зависимости от почвенных условий, обычно развивается неравномерно; кроме того, поглощение воды разными отделами корней дерева также может быть неравномерно. Если бы передвижение воды в тангентальном направлении было очень затруднено, то части кроны, отвечающие слабо работающим частям корневой системы, страдали бы от недостатка воды. Такая неравномерность в значительной мере устраняется, благодаря возможности передвигать воду по годичным слоям.

Некоторые из исследователей задавались также вопросом, не существует ли какого-либо различия в сопротивлении, оказываемом древесиной, при движении воды от корней к листьям и в направлении обратном. Сделанные в этом направлении опыты показывают, что такого различия не существует.

Особенно нагляден опыт *Страсбургера*. Этот ученый воспользовался двумя буками, сросшимися в кроне толстыми ветками; один из этих буков был спилен у земли и в результате ветки спиленного экземпляра, находящиеся ниже места срастания, продолжали нормально развиваться, пользуясь током воды, идущим от неповрежденного экземпляра в направлении, обратном нормальному.

Итак, по своему анатомическому строению проводящий аппарат дерева наибольшее сопротивление оказывает при движении воды в радиальном направлении и наименьшее в направлении продольном.

Величина сопротивления в этом последнем направлении не может быть точно измерена для тока воды, передвигающегося в неповрежденном

растении; но во всяком случае она подвержена весьма сильным колебаниям у разных растений в зависимости от анатомического строения древесины.

Отсутствие точных данных о всех условиях передвижения воды в стебле растения и о действительной величине сопротивления, которое должна преодолеть движущая сила, не позволяет судить и о величине этой силы. Но мы можем составить себе известное представление о ней, если обратимся к тем источникам, которыми располагает растение.

Таких источников два: корневое давление и всасывающая сила кроны.

ГЛАВА XXXI.

Передвижение воды по телу растения. Корневое давление и всасывающая сила кроны, как активные двигатели. Присутствие газов в жидкости, передвигающейся по сосудам древесины. Частичное осушение древесины. Передвижение по телу растения веществ, растворенных в воде. Нисходящий ток и пути его передвижения. Мобилизация и передвижение запасных органических веществ. Поступление и передвижение газов по телу растения.

Если мы представим себе водоносную систему дерева в виде канала, снабженного двумя концевыми двигателями, корнем и кроной, то суждение о величине прилагаемой силы можно составить себе на основании данных об осмотических явлениях.

Предельная величина корневого давления в таком случае определится максимальной величиной осмотического давления сока в клетках, накачивающих воду в сосуды. Попытки непосредственного определения корневого давления при посредстве манометра до сих пор не дали определенных результатов. Манометры, укрепляемые на пнях, обычно показывают сравнительно небольшие величины, редко превосходящие 1,5—2 атмосферы.

Величина корневого давления несомненно падает с удалением от клеток, непосредственно накачивающих воду в сосуды; поэтому понятно, что давление измеренное на значительном расстоянии от этих клеток, может иметь случайный характер и величина его во всяком случае ниже первоначальной.

Основываясь на измерениях, произведенных на более или менее значительном расстоянии от поглощающих клеток корня и полученных низких величинах, многие ученые высказывались в том смысле, что сила корневого давления недостаточна для поднятия воды на высоту, достигаемую крупными деревьями.

Кроме того, сила корневого давления оказалась недостаточной также и для поддержания необходимой скорости в подаче воды даже у травянистых растений.

Относящиеся сюда данные мы находим в опытах *Сакса*, который измерял количество вытекающего сока под влиянием корневого давления

и количество всосанной за то же время воды надземными испаряющими частями для одного и того же растения.

В результате оказалось полное несоответствие; так, например, корень табака выделил в течение 5 дней 16 куб. сант. сока, между тем как стебель с листьями за тот же промежуток времени поглотил 200 куб. сант. воды. Подобное же несоответствие наблюдалось и в целом ряде других случаев.

Против постановки опытов *Сакса* можно было бы возразить, что правильной было бы измерять поглощение воды подземными частями на растениях неповрежденных, которые, быть может, расходуют воду более экономно. Но недостаточность подачи воды корнем наблюдается и у неповрежденных растений, при чем у деревьев она выражается периодическим осушением древесины ствола.

Прямые определения влажности свежей древесины, сделанные *Железновым* (1874), дали следующие колебания:

	Максимум		Минимум
Осина	апрель	57,6%	май 45,2%
Береза	май	71,8%	декабрь 42,4%

Уже эти цифры показывают, что количество воды в древесине подвержено большим колебаниям.

Осушение древесины без сомнения стоит в определенном отношении к энергии испарения и чем выше эта последняя, тем резче проявляется осушение.

Опыты с искусственным введением в древесину растущего дерева воды через просверленное в стволе отверстие, сделанное мной, весьма наглядно показали эту зависимость. Так, напр., на южном берегу Крыма в июле месяце небольшая яблоня в $3\frac{1}{2}$ вершка в диаметре поглощала через отверстие в 0,5 сант. в диаметре от 1,5 до $2\frac{1}{2}$ литр. воды в сутки — так велико было осушение древесины ствола. В дождливую погоду, напротив, поглощение воды стволом весьма слабо или вовсе не происходит.

Осушение древесины ствола, наконец, весьма наглядно демонстрируется и тем общераспространенным явлением отсутствия плача у наших древесных пород, при срубке их в летние месяцы. Срез пня в летнее время жадно поглощает воду вместо того, чтобы ее выделять, как это обычно наблюдается весной перед распусканием листьев.

Чтобы обнаружить плач летом, нужно либо предварительно обильно пропитать водой зону почвы, где находятся корни, либо сделать срезы корней ниже уровня земли, как это сделал *Гофмейстер*. Зона плача летом приближается к поглощающим клеткам корня и нередко опускается значительно ниже уровня земли.

Явление осушения древесины ствола без сомнения указывает на то, что при значительной потере воды через испарение, корневая система не вполне покрывает расход подачей новых запасов. Однако, такое несоответствие между подачей воды корнями и расходом ее листьями отнюдь нельзя толковать в смысле слабости корневого давления. Не-

достаток в воде может обуславливаться не слабой работой корня, как нагнетательного аппарата, а общим недостатком ее в почве.

В этом отношении нельзя не согласиться с справедливой критикой *Вотчала*, который указывает, что в действительности еще никому не удалось определить истинную величину силы корневого давления, и что поэтому все рассуждения о ничтожной величине этой силы по крайней мере преждевременны.

Действительно, мы знаем, что у деревьев, сбрасывающих на зиму листья, ко времени распускания листья главным движущим аппаратом являются корни; сила корневого давления оказывается вполне достаточной, чтобы подать воду до самой верхушки дерева в количестве достаточном для деятельности живой ткани.

Ученые, указывавшие на слабость корневого давления, как активного двигателя, между прочим ссылались на то, что растение может обходиться без корней, как это доказывают опыты с помещением веток отрезанными концами в воду. Правда, еще никому не удалось вырастить высшее растение без корней, но эти опыты ясно показывают, что помимо корней, существует еще один активный двигатель, а именно всасывающая сила листьев. О величине этой силы мы можем составить более определенное представление, чем о силе корневого давления.

Всасывающая сила листьев без сомнения не может превосходить максимальной величины осмотического давления в живых клетках листа. Будучи производной от осмотического давления, всасывающая сила должна изменяться вместе с ним.

По данным *Юарта* осмотическое давление в паренхиме листьев иногда превышает 30 атм. и доходит даже до 47 атм.

Особенно интересны более поздние исследования *Реннера*, который определял непосредственно всасывающую силу листьев при помощи потетометра. В результате оказалось, что в свежем состоянии лист сосет слабее обыкновенного воздушного насоса и величина всасывающей силы его, вообще говоря, менее 1 атм. Но по мере потери воды живыми клетками листа, сила всасывания быстро увеличивается и к моменту завядания, она достигает 10—20 атм. Эта величина всасывающей силы вполне достаточна, чтобы поднять воду на высоту самых высоких деревьев.

В общем, можно прийти к выводу, что хотя мы и не имеем точных данных о величине корневого давления и всасывающей силы кроны, однако, представляется вероятным, что каждый из этих двигателей обладает достаточной мощностью для передвижения воды по стеблю на высоту, требуемую размерами растения.

Помимо корневого давления и всасывающей силы кроны, быть может, существуют другие двигатели в самой древесине ствола?

Этот вопрос неоднократно подвергался критической оценке многими учеными. В самом деле, если представить себе, что древесина может подвергаться значительному осушению, то спрашивается, не вызывает ли это новых препятствий к передвижению воды и не являются ли тогда на помощь новые двигатели в самом стволе дерева?

Подобный вопрос приводит к общему вопросу о поведении и состоянии тока воды в древесине.

Выше уже было указано о способах демонстрации всасывающей силы листьев. Еще нагляднее можно демонстрировать ее, если укрепить при помощи пробки отрезанную ветвь в трубке и, наполнив последнюю водой, поставить ее в чашку со ртутью. В таком случае по мере испарения воды ртуть начнет подниматься в трубке; высота ртутного столба при этом может служить мерилем величины всасывающей силы. Вместо ветки можно взять пластинку из гипса, как предложил *Аскенази*; испаряя воду снаружи, гипсовая пластинка будет всасывать ее из трубки и ртуть начнет подниматься. Так как в трубке получается отрицательное

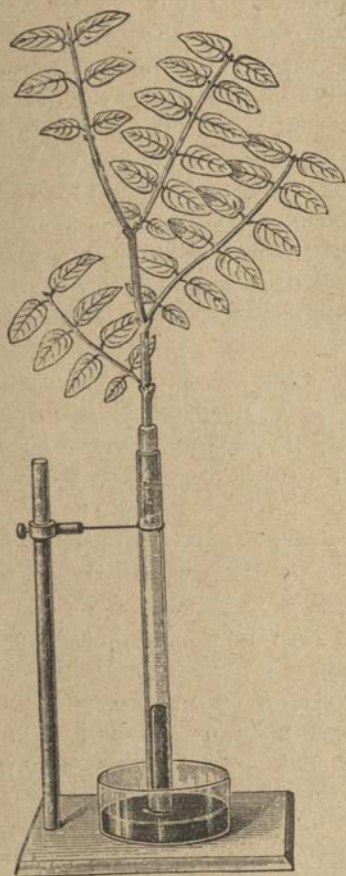


Рис. 240. Всасывающая сила испаряющего побега. Олиственный побег герметически вставлен в стеклянную, наполненную водой, трубку, нижний открытый конец которой опущен в ртуть. Ртуть поднимается всасывающей силой испаряющей ветви. (По Детмеру).



Рис. 241. Испарение воды через перепонку, вызывающее поднятие ртути в трубке.

давление, то опыт лучше удастся, если взять воду прокипяченую; в этих условиях *Аскенази* удалось получить поднятие ртути на высоту 82 сантим., т. е. выше барометрического столба. *Гулетт* заменил гипсовую пластинку пластинкой из обожженной глины, в которой была осаждена внутри пор пленка железисто-синеродистой меди; благодаря этому приспособлению, удалось довести высоту ртутного столба до 111 сантим. (рис 240 и 241).

На первый взгляд это явление кажется парадоксальным; в самом деле, если мы создадим торичеллиеву пустоту, выкачивая воздух из трубки насосом, то, как известно, ртуть поднимется лишь на высоту барометрического столба, т. е. 75—76 сант. Если трубка выше 76 сант., то над ртутью остается вакуум, т. е. незаполненное пространство. Такой вакуум мог бы образоваться и в трубке с водой, но для его образования необходимо разорвать молекулярное притяжение частиц воды друг к другу и к стеклу. Величина этого молекулярного притяжения, однако, чрезвычайно велика; ее приблизительно оценивают в 50 атмосфер. Обычная гипсовая пластинка или пластинка глины с осадочной перепонкой начинают пропускать воздух, когда отрицательное давление внутри трубки достигает значительной величины. Воздух, входя в трубку, повышает в ней давление, вследствие чего ртуть, доходя до некоторой высоты поднятия, затем останавливается. Но если бы испаряющая пластинка не пропускала воздуха, то ртуть можно было бы поднять на высоту, соответствующую давлению в 50 атм.

Анатомия корня и листа показывает нам, что сосуды древесины нигде не сообщаются непосредственно с воздухом; они заканчиваются слепо, примыкая к паренхимным клеткам, и, следовательно, воздух не может попасть прямо в сосуды и повысить отрицательное давление, если бы таковое установилось в них.

Таким образом, живая паренхимная клетка листа, примыкающая к сосуду, может всасывать из него воду и сила всасывания будет передаваться всему столбу жидкости, соединяющему лист с корнем.

На первый взгляд может показаться, что поднятие воды могло бы происходить уже в силу сцепления частиц ее друг с другом, как оно происходит в опыте с гипсовой пластинкой или осадочной перепонкой. Такое представление действительно сформулировано *Диксоном*, который построил стройную схему поднятия воды, как чисто физического процесса, основанного на молекулярных силах сцепления.

Гипотеза *Диксона* могла бы найти фактическое подтверждение, если бы удалось доказать, что несмотря на частичное осушение древесины, непрерывность водных струй, соединяющих листья с корнями, никогда не нарушается. Но как раз этот чрезвычайно важный пункт весьма мало освещен опытным исследованием.

Так как древесина состоит из большого числа капиллярных каналов, отгороженных друг от друга не только продольными, но и поперечными перегородками, то можно себе представить, что часть этих каналов опорожняется от воды, тогда как в других частях вода остается. В опорожненные сосуды воздух не может попасть вследствие изолированности всей сосудистой системы от наружной атмосферы. По мере осушения древесины в ней, следовательно, должно развиваться отрицательное давление.

Наличность отрицательного давления доказана многочисленными опытами не только для древесины деревьев, но и для проводящих путей травянистых растений. Именно благодаря отрицательному давлению

древесина пня у дерева, срубленного летом, всасывает налитую на поверхность среза воду.

Таким образом, мы можем себе представить на основании анатомического строения древесины, что центральные части ствола могут быть вполне опорожнены от воды, тогда как в периферических слоях сохраняются непрерывные струи, соединяющие листья с корнями.

Но в древесине, как мы знаем, помимо сосудов, лишенных живого содержимого, присутствуют также живые клетки, которые должны поддерживать газовый обмен. Эти клетки находятся в самом тесном соседстве с сосудами и потому понятно, что углекислый газ, выделяемый в процессе дыхания, не может не попадать в жидкость передвигающуюся по сосудам и в полости сосудов опорожненных.

Точно также и кислород, поглощаемый живыми клетками из межклеточников, сообщающихся с наружным воздухом, может попасть в сок наполненных сосудов и полости сосудов, лишенных воды.

Таким образом, как в частях древесины осушенных, так и в частях наполненных водой, должны присутствовать газы, хотя бы и в разреженном состоянии. Присутствие газов действительно констатировано в сосудах и трахеидах, вследствие чего струи воды, соединяющие листья и корни, нужно представлять себе в виде так называемой *Жаменовской* цепочки, т. е. столбиков воды, разобщенных пузырьками газа.

Как показывают физические опыты, передвижение такой цепочки требует приложения гораздо большей силы, чем передвижение сплошной колонны воды. Кроме того, пузырьки газа, прерывая сплошность струй воды в стволе, совершенно уничтожали бы возможность пользоваться силами сцепления, как того требует гипотеза *Диксона*.

Диксон, впрочем, указывает, что газы, находящиеся в сосудах, весьма сильно разрежены; по данными *Швенденера* разрежение доходит до $\frac{1}{4}$ и даже до $\frac{1}{5}$ атм. Кроме того, по мнению *Диксона*, в стволе существуют зоны, где газы в сосудах совершенно отсутствуют; действительно, по данным *Страсбургера*, сосуды, расположенные в периферических слоях древесины, вообще содержат значительно меньше газа, чем сосуды центральных частей, а в сосудах последних годовичных слоев газ вовсе отсутствует.

Таким образом, мы можем себе представить, что в стволе всегда сохраняются зоны, по которым проходят сплошные водные нити от корней к листьям, и что по этим зонам и происходит главным образом поднятие воды при посредстве силы сцепления.

Что же касается сопротивления, оказываемого пузырьками газа движению воды по сосудам, то некоторые ученые считают его ничтожным, так как обычно пузырьки газа никогда не выполняют всего диаметра сосудов, но остаются подвешенными и, следовательно, могут легко передвигаться вместе с жидкостью. Между тем, *Вотчал* в своих обширных исследованиях о передвижении водного тока через древесину придает очень большое значение пузырькам газа и считает их коллекторами или распределителями давления, действующими подобно пружине. Именно по этой причине колебания в давлении, вызываемые нагнетательным действием корня

или всасывающей силой кроны, передаются по стволу дерева с большой медленностью.

По мнению *Вотчала* ток воды внутри древесины совершенно пассивен и этой пассивностью следует объяснять легкую обратимость его, т. е., что он может передвигаться с одинаковой легкостью как от корня к кроне, так и в обратном направлении.

Таким образом, живые клетки, находящиеся в древесине ствола, согласно заключениям *Вотчала*, не принимают никакого участия в смысле активного двигателя, направляющего ток в определенном направлении. Заключение это, однако, не противоречит представлению о косвенном участии живых клеток в процессе передвижения воды, как очагов газового обмена, способных выделять и поглощать газы, но насколько значительна и необходима эта роль клеток, сказать пока невозможно.

Из представленного краткого очерка современных сведений о механизме передвижения воды по телу растения видно, что многие существенные стороны остаются еще неясными и что мы находимся в сущности на пороге той длинной лестницы, которую должно пройти экспериментальное исследование.

Во всяком случае не подлежит сомнению, что в теле растения нет постоянной и правильной циркуляции сока, которая поддерживалась бы какими-либо специальными внутренними двигателями. Содержимое сосудов древесины передвигается с различной скоростью в зависимости от прихода и расхода воды, при чем в передвижении участвуют корневое давление и всасывающая сила кроны. Работа обоих двигателей обуславливается явлениями осмоса и источником движущей силы служит осмотическое давление.

Так как осмотическое давление в свою очередь зависит от накопления осмотически деятельных веществ в клеточном соке, то в конце концов весь процесс передвижения воды определяется деятельностью химического аппарата живых клеток, воспринимающих воду и расходующих ее.

Регулирование в передвижении воды достигается тесной физиологической связью между корневым поглощающим аппаратом и аппаратом кроны дерева, испаряющим воду. С биологической точки зрения чрезвычайно важно, чтобы скорость передвижения воды удовлетворяла текущим потребностям, изменяющимся вместе с изменением условий испарения. Отсюда вытекает необходимость в известном количественном отношении между приходом и расходом воды, которое достигается согласной работой обоих концевых двигателей. Но, принимая во внимание все случайности внешнего характера, которые могут повлиять на энергию поглощения и испарения воды, трудно допустить, чтобы количество поглощенной воды точно соответствовало количеству воды, выделенной в виде пара в каждый данный момент. Напротив, факт осушения древесины в период усиленного испарения, а также переполнения ее водой в весеннее время до распускания листьев кроны указывает, что временно могут наступать резкие несоответствия между приходом и расходом воды. В таком случае на сцену выступает весь массив древесины, играющий роль запасного

резервуара, из которого растение черпает необходимое количество воды для покрытия расхода, временно превысившего приход, и который оно наполняет при задержке испарения.

Значение древесины ствола в этом отношении, к сожалению, еще мало выяснено опытными исследователями; имеющиеся данные во всяком случае говорят за то, что значение это весьма велико для всего процесса водоснабжения надземных частей кроны.

Поступление и передвижение по телу растения веществ, растворенных в воде.

Передвижение воды от корней к листьям не исчерпывается только доставкой воды к испаряющим клеткам. Поглощающие клетки корня выделяют в сосуды не чистую воду, а клеточный сок, т. е. раствор самых разнообразных веществ; этот раствор и доставляется листьям. Вместе с водой корни высших растений поглощают из почвенного раствора минеральные соли путем осмоса, механизм которого был уже рассмотрен выше. Замечательно при этом то обстоятельство, что корни сухопутных растений оказывают растворяющее действие на некоторые твердые составные части почвы. Уже давно было обращено внимание на то, что корни могут растворять мрамор, оставляя на обшлифованной мраморной пластинке следы на местах длительного соприкосновения с ней. Специальные исследования, посвященные этому вопросу, обнаружили, что корни выделяют органические кислоты, которые и действуют растворяющим образом на твердые частицы почвы. Кроме того, из корней выделяется углекислота вследствие дыхания, которая также способствует растворению некоторых твердых минеральных соединений. В связи с этим, повидному, стоит и срастание корневых волосков с твердыми частицами почвы.

Растворяющую способность обладают также и низшие растения. Опыт показал, например, что некоторые виды грибов могут пронизывать мраморные пластинки и кости. Кроме того, известна целая биологическая группа так называемых сверлящих водорослей, выделяющих щавелевую кислоту, которые вбуравливаются в скалы и раковины.

Наконец, на той же растворяющей способности основано также проникновение различных паразитов в живые ткани растений хозяев, при чем происходит растворение клеточных оболочек при посредстве энзим, выделяемых паразитами.

В физиологии растений обычно называют восходящим током тот ток жидкости, который движется от корней к листьям. Само собою разумеется, что термин «восходящий» вполне подходит лишь к растениям, имеющим вертикально ориентированный стебель; при других положениях стебля он принимает условный характер. Раньше уже было указано, что восходящий ток жидкости вовсе не представляет собою раствора только минеральных солей; в нем мы встречаем и органические вещества, при чем количество углеводов в некоторых случаях может быть весьма значительно. Но корневая система не может синтезировать органическое

вещество и потому главная физиологическая роль восходящего тока сводится именно к доставке листьям воды и растворенных в ней минеральных питательных солей. И если, например, во время весеннего плача поднимающийся от корней сок содержит белки и углеводы, то понятно, что первоисточником их следует считать листья, как органы синтезирующие органическое вещество. Органические вещества из листьев должны распределяться по всему телу растения во все те части, которые питаются на счет готового запаса и которые сами по себе неспособны к фотосинтезу. Здесь на первом месте нужно поставить корневую систему. Для питания и дальнейшего развития ее, очевидно, необходим постоянный приток органического вещества из листьев. Такой приток действительно существует, его называют в физиологии нисходящим током.

Нисходящий ток сосредоточивается у древесных растений в коре, и это хорошо иллюстрируется посредством опытов кольцевания. Если снять со стебля кольцо коры, то прирост в толщину стебля ниже вырезки или совершенно приостанавливается или же значительно замедляется по сравнению с частями, лежащими выше вырезки. Обыкновенно, в этом случае на краях раны образуются наплывы, т. е. разрастание тканей коры, и уже по величине этих наплывов можно ясно судить о наличии нисходящего тока пластических органических веществ именно в коре.

Наличность восходящего и нисходящего токов в теле растения естественно вызывает представление о некотором круговом токе жидкости, и потому крайне интересным является вопрос, по каким путям движется нисходящий ток и в каком отношении он находится к току восходящему.

У растений, лишенных сосудистоволокнистых пучков, возможна только одна форма передвижения, а именно путем осмоса от клетки к клетке. Этот способ вполне уместен при передвижении растворенных веществ на незначительное расстояние; при увеличении же расстояний осмотический ток не удовлетворил бы поставленной цели, вследствие крайней медленности передвижения.

Действительно, опыт показывает, что для передвижения обыкновенным диффузионным током 1 млгр. поваренной соли из 10% раствора ее в воде на расстояние 1 метра требуется 319 дней, 1 млгр. сахара — 2½ года, а для белка — 14 лет.

Для быстрого передвижения вырабатываемых листьями органических веществ растение, очевидно, должно располагать другими способами, если передвижение совершается на более или менее значительное расстояние. Мы знаем, что в сосудистоволокнистых пучках, помимо сосудов, имеются еще и ситовидные трубки, которые по своему анатомическому строению приближаются к сосудам древесины. Естественно напрашивается мысль, что органические вещества, вырабатываемые листьями, могли бы передвигаться по ситовидным трубкам; в таком случае было бы вполне ясно, почему нисходящий ток у древесных растений идет по коре, заключающей элементы флоэмы.

В виду того, что продукты ассимиляции накапливаются в листьях в светлые часы дня, является возможность определить, по каким путям эти

продукты передвигаются в стебель. Опыты с перерезыванием сосудисто-волокнистых пучков, соединяющих лист со стеблем, показали, что передвижение накапливаемых днем листьями углеводов действительно совершается по этим пучкам.

Гораздо труднее решить вопрос, по каким элементам пучка совершается это передвижение, вследствие большой технической трудности произвести искусственный надрез отдельных частей пучка.

Решению этого вопроса помогли наблюдения над листьями, поврежденными яблонной молью. По данным *Шнейдера-Орелли* передвижение углеводов из листьев в стебель не задерживается в том случае, когда моль своим ходом перерезает сосуды древесины в пучке; напротив, оно совершенно прекращается, если моль перережет флоэмную часть пучка.

Подтверждением этих опытных данных могут служить также опыты с кольцеванием растений, у которых отдельные ситовидные трубки заходят в древесинную часть стебля (*Solanaceae*, *Cucurbitaceae*, *Asklepiadaceae*, *Arcunaceae*, *Cichoriaceae*) или отдельные пучки пронизывают сердцевину. У таких растений кольцевание не вызывает специфических наплывов в верхнем крае кольца и сама операция не является опасною для корневой системы, так как органические вещества передвигаются не только по коре, но и по флоэмным элементам, находящимся в древесине.

Наблюдения показывают, что по ситовидным трубкам передвигаются углеводы, белки, а также зольные элементы в форме органических соединений.

Что касается механизма передвижения растворов органических веществ по ситовидным трубкам, то он остается совершенно невыясненным.

Органические вещества, вырабатываемые листьями, передвигаются нисходящим током в стебель и в корни и здесь потребляются.

Опыты и наблюдения показывают, однако, что фотосинтетический аппарат растения обычно производит больше органического вещества, чем это нужно для покрытия текущего расхода по дыханию и образованию новых органов. Получающийся таким образом избыток откладывается в разных частях тела растения в форме запасов. При этом нередко растение модифицирует свои основные органы, превращая их в особые вместилища запасов. Так например, корень обыкновенной свекловицы или моркови исполняет не только свои обыкновенные функции, но также играет роль магазина для отложения запасов органического вещества, синтезированного листьями. У обоих только что названных растений основная паренхима корня сильно разрастается, корень, как говорят, делается мясистым, и клетки наполняются раствором сахара, концентрация которого, например, у свекловицы, нередко превышает 10% свежего сока. У картофеля для той же цели служат подземные стебли, которые путем разрастения паренхимы превращаются в клубни; в паренхиме клубня отлагается в большом количестве крахмал.

У многих травянистых растений роль вместилищ запасов выполняют подземные побеги, а именно корневища и луковичи.

Наконец, у деревьев запасы откладываются в живых тканях ствола и корня, при чем живые клетки древесины набиваются крахмалом или маслом. В качестве запасных органических веществ наибольшую роль играют белки, углеводы и жиры.

Само собою разумеется, что по мере надобности растение пользуется этими запасами во всех случаях, когда по каким-либо причинам синтез органического вещества приостанавливается на более или менее длинное время. В умеренном поясе, вследствие наступающего холодного зимнего времени, синтетическая деятельность растений периодически прекращается; поэтому вместе с наступлением теплого весеннего времени происходит энергичная мобилизация запасов, которые часто передвигаются восходящим током в надземные части к местам постройки новых органов.

Подобная периодическая мобилизация запасов наблюдается также и у растений тропических стран, где происходит смена засушливого и дождливого сезонов, а также вообще у растений, у которых период оживленной синтетической деятельности сменяется периодом покоя.

Помимо периодических мобилизаций, может быть также и экстренная, которая наблюдается в случаях внезапной потери растением ассимилирующих органов; так например, у наших деревьев весенняя молодая листва, образовавшаяся на счет запасов предшествующего года, отложенных в стволе и корнях, иногда поедается насекомыми; в таком случае из молодых и спящих почек уже летом развивается новая листва, для постройки которой экстренно мобилизуются все запасы, имеющиеся у растения.

Наконец, органическое вещество синтезируемое зеленым листом в течение дня частью тотчас передвигается в нижележащие ткани стебля, а частью откладывается прямо в листе, например, в форме крахмала; последний с наступлением ночи мобилизуется и передвигается из листа в стебель, вследствие чего приток необходимого органического вещества в неассимилирующие части растения не прекращается и ночью, когда фотосинтез приостанавливается. По некоторым опытным данным за ночь листья подсолнечника и тыквы теряют вследствие оттока ассимилятов более 10% своего веса (*Коштанн*).

В виду того, что во время развития растения и вообще оживленной жизнедеятельности его, потребление готового органического вещества происходит во всех живых тканях и во всех точках роста, ток пластических веществ не имеет строго определенного одного направления, подобно, например, восходящему току. Из накапливающих органическое вещество листьев последнее передвигается не только вниз к корням, но также и вверх к верхушке стебля, где происходит образование новых побегов и новых органов вообще. Поэтому нисходящий ток может быть рассматриваем как противоположность восходящему лишь по отношению к корням; на самом же деле нисходящий ток может получить различные направления, в зависимости от расположения места потребления органического вещества.

Наконец, как мы видели, в известные моменты жизни растения функцию разноса готового органического вещества берет на себя ток восходящих. Отсюда ясно, что в растении, в сущности, нет строго обособленных систем: одной, приспособленной только к разносу воды и минеральных солей, и другой, служащей для проведения готового органического материала. Анатомическое строение растения дает возможность пользоваться одними и теми путями для проведения различных веществ и для разных целей.

Так как каждая живая клетка может воспринимать вещества извне, в том числе и от соседней, лишь путем осмоса, то, понятно, что всякое органическое вещество может пройти через клеточную оболочку и кожистый слой протоплазмы только в жидком состоянии или в виде раствора в воде. Таким образом, ясно, что если запасное вещество отложено в хранилище запасов в твердом виде, например, в виде зерен крахмала или кристаллов инулина, то передвижение его возможно лишь после предварительного переведения в удобоподвижную по живой ткани форму. Зерна крахмала, напр., как таковые переходить из клетки в клетку не могут. Рассматривая процесс передвижения готового органического вещества в его целом, мы, следовательно, должны различать в сущности два различных явления: мобилизацию запасных органических веществ и их передвижение.

Само собою разумеется, что процесс мобилизации складывается из ряда химических превращений и распространяется лишь на такие формы запасных органических веществ, которые отлагаются в твердом виде или вообще в формах, не могущих диосмировать через клеточные оболочки и кожистый слой протоплазмы. Те же вещества, которые, как, напр., сахар, сохраняются во вместилищах запасов в растворенном состоянии в клеточном соке, могут передвигаться непосредственно без особого химического превращения.

Мобилизация запасных органических веществ совершается при помощи энзим. Так напр., крахмальные зерна подвергаются осахариванию при участии диастаза; запасные формы клетчатки растворяются действием энзима цитазы, переводящей их в сахара. Что касается жиров, то они легко подвергаются расщеплению при содействии липаз; кроме того, по данным *Шмидта*, жиры, повидимому, могут диосмировать через клеточные оболочки, если они сопровождаются некоторым количеством жирных кислот.

Наконец, запасные формы белков, отлагаемые, напр., в форме алейроновых зерен, переводятся гидролизом в более удобоподвижные формы при участии расщепляющих белки энзим — протеаз, при чем у растений найдены все те три основные типа этих энзим (пепсин, эрепсин и трипсин), которые известны для животных.

Выше уже были рассмотрены общие условия действия энзим, и потому мы не будем здесь останавливаться на них. Мы можем лишь высказать общее положение, что для мобилизации запасов растение утилизирует свой энзиматический аппарат, при чем образование энзим находится

в полном соответствии с быстротой и размерами мобилизации и регулируется потребностями растения. Действительно, опытами было, напр., доказано, что содержание диастаза в зеленых листьях находится в определенном соотношении с количеством накопленного крахмала.

Поступление и передвижение газов по телу растения.

Помимо воды и веществ в ней растворенных, как органических, так и неорганических, по телу многоклеточного растения необходимо должны передвигаться и газы для поддержания газового обмена всех живых клеток.

Анатомия растения показывает, что оно не выработало специальных органов, в которых сосредоточивался бы газовый обмен дыхания. Любая часть растения, заключающая живые клетки, дышит и поддерживает непрерывный газовый обмен с окружающей средой, только газовый обмен, связанный с фотосинтезом, сосредоточивается исключительно в зеленых частях растения и, главным образом, в листьях.

Так как газы могут поступать в клетку лишь в растворенном состоянии, то по существу процесс поглощения газов из окружающей среды совершается одинаково, черпает ли растение газ из воды или из воздуха.

У растений, развивающихся под водой мы не находим никаких специальных приспособлений для облегчения поступления газов внутрь клеток. У сухопутных растений, напротив, имеются специальные входные отверстия в форме устьиц и чечевичек; в то время как устьица являются специфическими образованиями для листовых органов и стебля, покрытых эпидермисом, чечевички развиваются только после сбрасывания эпидермиса у многолетних стеблей, когда формируются ткани вторичного происхождения.

Во всяком случае устьица и чечевички развиваются только на надземных органах; между тем, корневая система и ее поглощающие ткани обыкновенно лишены подобных входных отверстий. Из этого, однако, не следует делать вывода, что корневая система пользуется газами, притекающими из надземных частей, и сама лишена способности поглощать их.

Подобно водяным растениям, черпающим газы из окружающей их воды, корневая система поглощает необходимый для дыхания кислород из почвенного раствора. В тех же случаях, когда доступ кислорода в почву очень затруднен, как это бывает, напр., в мангровых болотах, некоторые растения выработали особые приспособления в форме дыхательных корней, служащих специально для облегчения газового обмена корневой системы с атмосферой.

В противоположность обыкновенным, дыхательные корни растут, подобно стеблю, вверх и выступают из земли; кроме того, они отличаются анатомически присутствием особой воздухоносной ткани, называемой аэренхимой.

Образование специальных дыхательных корней представляет сравнительно редкое явление; более распространено образование аэренхимы, которая развивается в подземных частях многих растений, обитающих болотистые места.

Газы, поглощаемые живыми клетками корня или надземных частей и находящиеся в растворе, могут, конечно, передвигаться по телу растения вместе с соком теми же путями, которыми передвигаются жидкости. У массивных многоклеточных растений, в дополнение к этому общему типу, имеются еще специальные приспособления для облегчения и ускорения циркуляции газов в форме межклеточных воздухоносных ходов, пронизывающих ткань во всех направлениях и сообщающихся с устьицами и чечевичками (рис. 236).

Система воздухоносных ходов развивается у различных растений в весьма различной степени, в зависимости от условий среды. Наибольшего развития она достигает у водных и болотных растений, при чем у водных растений наполненные воздухом межклетники служат не только для газообмена, но также и в качестве органов, поддерживающих растение от погружения на дно.

У сухопутных растений межклетники особенно сильно развиваются в листьях, что, без сомнения, стоит в прямом соответствии с фотосинтетической функцией этих органов, требующей весьма энергичного газообмена.

Весьма простым опытом, как уже замечено выше, можно убедиться, что система межклетников листа находится в прямом сообщении с устьицами. Если черешок листа укрепить при помощи пробки в трубке, в которой налита вода и закупорены все отверстия для вхождения наружного воздуха, то путем легкого отсасывания воздуха из трубки легко вызвать выделение пузырьков газа из отреза черешка. Газ будет входить через устьица пластинки листа в систему межклетников и выходить из черешка под влиянием неравенства давления, вызываемого отсасыванием. Оживленный ток пузырьков газа при опытах с листьями *Nymphaea*, *Funkia*, *Calla*, *Arum*, *Rumex* и др. растений можно получить, если понизить отсасыванием в трубке давление на $\frac{1}{8}$ или $\frac{1}{5}$ атмосферы.

Подобными же опытами легко убедиться, что и чечевички находятся в прямой связи с системой межклетников в ветвях и стеблях и что вообще воздухоносные межклетники представляют собою связную систему ходов, пронизывающих ткань.

Устьица и чечевички служат не только для вхождения газов, но также и для их выхода из тела растения; последнее превосходно иллюстрируется выходением водяного пара, которое стоит в определенном количественном отношении к числу устьиц на единице поверхности листа (см. главу об испарении воды).

Передвижение газов по телу растения поддерживается, без сомнения, нарушением равновесия в давлении, которое вызывается потреблением одних газов и выделением других. При нормальном ходе газообмена фотосинтез ведет к повышению давления газа, как это, между прочим, хорошо

иллюстрируется выделением пузырьков кислорода водными растениями при ярком освещении их.

Дыхание, напротив, ведет к понижению давления в межклетниках.

В обоих случаях нарушение равновесия в давлении обуславливается, главным образом, неодинаковой скоростью прохождения кислорода и углекислого газа через оболочки клеток.

Как уже было указано выше, углекислый газ, вследствие своей большой растворимости в воде, проходит через клеточные оболочки быстрее кислорода. В результате днем газ, содержащийся внутри тела растения, обогащается кислородом, а ночью обедняется, по сравнению с наружным воздухом. Во всяком случае повышение давления газа под влиянием энергичного выделения кислорода днем у водных растений сравнительно невелико; обыкновенно не более 20—30 сант. столба воды бывает достаточно, чтобы уравновесить это повышение. Нарушения равновесия в давлении газов, находящихся в межклетниках, легко могут быть вызваны также неодинаковым нагреванием различных частей растения, а также изгибами и движениями под влиянием ветра или воды. Неодинаковое нагревание надводных и подводных частей у некоторых водяных растений является причиной термодиффузии газов, которая выражается оживленным током газа, и которая может происходить как у живых, так и у отмерших растений.

Наконец, весьма значительное разрежение газов происходит в мертвых элементах древесины, которое является, как уже сказано выше, результатом осушения проводящих путей под влиянием сильного испарения воды надземными органами. Это разрежение также не может не оказывать известного влияния на давление газов в межклетниках.

Что касается состава газа, заключенного в теле растения, то, в зависимости от преобладания фотосинтетического или дыхательного процесса, он изменяется в довольно широких пределах по сравнению с наружным воздухом.

Так напр., по данным Дево, газ межклетников в корнях моркови заключает 77,3 до 89% N, от 0,4 до 10,6% O и от 1,4 до 17,8% CO₂. Подобные данные были получены также для клубней и вообще для органов с преобладающим дыхательным процессом.

У водных растений, а также и у сухопутных, днем наблюдается избыток кислорода, содержание которого может достигнуть до 35% (напр., в плавающих пузырьках *Ficaseae*).

Нельзя не заметить, что вообще весь процесс передвижения газов по телу растения и их распределения по различным тканям и органам сравнительно слабо изучен. Однако, уже на основании имеющихся данных можно определенно сказать, что весь механизм передвижения газов основан на изменениях в давлении, которые происходят не под влиянием каких-либо специальных активных двигателей, а, главным образом, вследствие изменения состава поступающего воздуха или случайного неравномерного нагревания различных частей растения.

ГЛАВА XXXII.

Пищеварение у растений. Вещества, выделяемые растениями. Выделительные органы растений. Гидатоды. Пищеварительные железы. Наружные выделительные железы. Секреторные ходы и каналы. Продукты выделений. Млечные соуды и их содержимое.

Выше уже было указано, что если мы выделим синтез органического вещества в особую функцию, то процесс питания растительного организма сведется к переработке органического вещества в лаборатории живой клетки. Будет ли синтезировано это вещество данной клеткой, или же оно будет заимствовано ею из окружающей среды, в дальнейшем его ждет известное химическое превращение, которое можно назвать *пищеварением*. Правда, у растений нет специальных пищеварительных органов, но наличие пищеварения, как сложного химического процесса, не подлежит сомнению.

Особенно наглядно эта способность подвергать весьма сложным превращениям воспринятое органическое вещество проявляется у гетеротрофных растений, лишенных синтетической функции. Дрожжевой гриб, напр., получая сахар в качестве единственного органического вещества и небольшое количество минеральных солей, строит все разнообразнейшие органические вещества, входящие в состав дрожжевой клетки.

У фотосинтезирующих растений исходным питательным материалом по существу являются тот же сахар и минеральные соли; на счет этого материала строится все то огромное число разнообразнейших органических соединений, которые мы находим в растительных клетках.

Большая часть этих продуктов пищеварения усваивается и идет на постройку тела растения, его целлюлезного скелета и протопласта.

Некоторая же часть остается в качестве отбросов, непригодных для усвоения и подлежащих удалению. Отсюда вытекает необходимость в особой выделительной функции.

Мы знаем, что растение выделяет большие количества воды через испарение, но этот процесс стоит совершенно особняком и не находится в какой-либо прямой связи с пищеварением.

Однако, выделение воды или точнее клеточного сока в капельножидком виде является нормальным процессом у растений, вследствие чего воду можно признать продуктом выделения и зачислить в число отбросов.

Выделение капельножидкой воды происходит только при избытке ее в теле растения, и самый процесс выделения обыкновенно рассматривается как средство предохранения против ин'екции межклетников, так как заполнение водой воздухоносной системы затруднило бы газовый обмен растения.

Не невозможно, однако, что вода выделяется в качестве отброса при соответствующей химической переработке органических веществ в живых клетках, так как и самый процесс выделения обуславливается соответствующими изменениями осмотически деятельных веществ.

Во всяком случае мы знаем, что у высших растений выработались определенные органы специально для выделения капельножидкой воды: это известные нам гидатоды или водяные устьища.

Затем постоянным продуктом выделения является углекислый газ, представляющий конечный продукт сжигания органического вещества во время дыхательного процесса. Выделение углекислого газа не стоит в прямой связи с пищеварением, и растение не выработало специальных органов для его удаления из тела. У сухопутных растений, правда, имеется, как мы знаем, устьичный аппарат для газового обмена на надземных частях; однако, аппарат этот служит, главным образом, для испарения воды и фотосинтеза. Несомненно, он облегчает также поступление кислорода и выделение углекислого газа во время дыхания, но вряд ли было бы правильно считать, что он выработался исключительно в интересах дыхания. В этом отношении чечевички, которые, как мы знаем, образуются на стеблях высших деревянистых растений, с большим правом можно считать аппаратом, выработанным исключительно для облегчения дыхательного процесса.

Фотосинтезирующие растения на свету выделяют значительные количества кислорода, который также может быть зачислен в категорию отбросов, получающихся во время синтеза органического вещества.

В газовом обмене фотосинтеза у сухопутных растений выдающуюся роль играет устьичный аппарат, и прямые опыты показывают, что количество устьиц и степень раскрывания щелей оказывают прямое влияние на энергию фотосинтетической работы.

Как мы знаем, механизм раскрывания и закрывания устьичных щелей основан на колебаниях в осмотическом давлении сока замыкающих клеток. Новейшие исследования показывают вместе с тем, что эти колебания обуславливаются превращением сахара, находящегося в замыкающих клетках, в крахмал и, обратно, крахмал в сахар.

Когда растение находится во влажной атмосфере, то находящийся в замыкающих клетках крахмал действием диастатических энзим превращается в сахар, вследствие чего осмотическое давление сока повышается, а с ним увеличивается и тургорное давление; в результате щель устьища широко раскрывается. Наоборот, при недостатке воды происходит обратное превращение сахара в крахмал, осмотическое и тургорное давление понижаются, вследствие чего щель замыкается.

На основании этих данных следует заключить, что работа энзим, находящихся в замыкающих клетках, направляется не состоянием газового обмена, а содержанием воды в этих клетках; таким образом, весь ход работы устьичного аппарата рассчитан, главным образом, на ход испарения, а не газового обмена, совершающегося во время фотосинтеза. Вода, углекислый газ и кислород, будучи продуктами отброса у зеленых растений, являются в то же время и продуктами потребления. Кроме того, их выделение не стоит в прямой связи с пищеварением в тесном смысле этого слова. Между тем, как уже сказано выше, органическое вещество в растительной клетке не потребляется целиком, но от его переработки

остается некоторое количество, выделяемое в форме типичных остатков от пищеварения.

Химический состав этих выделяемых живыми клетками отбросов чрезвычайно разнообразен; общим физиологическим признаком для отбросов является то, что они не могут быть усвоены вновь, и накопление их в среде, окружающей клетку, действует вредно на ее нормальную жизнедеятельность.

Так, напр., дрожжи при переработке сахара выделяют в качестве отбросов спирт, глицерин, янтарную кислоту, некоторые высшие спирты, сложные эфиры и пр. Спирт не усваивается дрожжевой клеткой, и накопление его выше известного предела в окружающей среде приостанавливает жизнедеятельность дрожжей.

У низших растений мы не находим специальных органов выделения для отбросов пищеварения, точно также как не находим и специальных органов пищеварения. У высших растений также отсутствуют особые органы пищеварения за исключением, быть может, чрезвычайно любопытной группы, так называемых, насекомыхоядных растений.

Растения эти по своей организации являются типичными фотосинтетиками и, как показали специальные опыты, могут нормально развиваться исключительно насчет минеральных веществ, подобно другим зеленым растениям. Питание насекомыми является, следовательно, дополнительным к обычному.

Насекомоядные растения выработали специальные приспособления для улавливания насекомых. Об этих приспособлениях мы будем говорить более подробно ниже, в главе о формах соотношений между растениями и животными; теперь же заметим только, что ловчие органы обычно снабжены особыми железками, выделяющими пищеварительный сок.

В качестве примера можно указать на нашу обыкновенную росянку, листья которой снабжены особыми ресничками с железками на концах. Железки эти выделяют слизистое клейкое вещество, которое и служит для улавливания мелких насекомых.

Когда насекомое уловлено, то железки начинают выделять кислый сок, содержащий протеолитические ферменты. Выделяемый сок переводит белковые вещества насекомого в растворимое состояние, после чего они усваиваются живыми клетками листа (рис. 242).

По мнению *Габерландта*, пищеварительные железы произошли из гидатод.

Во всяком случае пищеварительные железы насекомоядных растений занимают совершенно исключительное положение; у огромного же большинства наиболее высоко организованных растений мы не находим специальных органов пищеварения, которые были бы построены соответственно этой цели.

Химическая переработка органического вещества, которое в форме, так называемого, пластического материала передвигается к местам потребления, совершается растущими клетками без особой предварительной подготовки в каких-либо определенных органах. Впрочем, нельзя не за-

метить, что функции различных тканей у высоко организованных растений в этом отношении еще мало изучены, и мы можем лишь говорить об отсутствии специальных пищеварительных органов с особой морфологической структурой.

Что же касается выделения отбросов, то эта функция действительно обслуживается особыми органами.

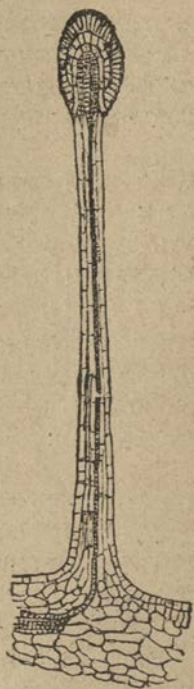


Рис. 242. Пищеварительная железа с листа росянки, *Drosera rotundifolia*. Увелич. 60.

У высших растений очень распространены уже описанные выше железистые волоски, являющиеся продуктами дифференцировки клеток эпидермиса. Форма и строение этих волосков чрезвычайно разнообразны; но во всяком случае в них можно отличать две главные части: одноклеточную или многоклеточную ножку и выделительный орган или железку, которая также может быть одноклеточной или многоклеточной. Клетка или клетки железки обыкновенно бывают очень богаты протоплазмой и содержат очень мало клеточного сока (рис. 243).

Продуктами выделения являются эфирные масла, смолы, слизь и камеди. При выделении слизи происходит ослизнение клеточной оболочки, вследствие чего последняя вздувается, и покрывающая ее сверху кутикула лопаается.

При выделении эфирных масел, придающих растениям характерные запахи, продукт накапливается в виде

капли между кутикулой и оболочкой железки; после значительного увеличения объема капли, покрывающая ее кутикула лопается, и масло освобождается. Кутикула затем регенерируется и снова разрывается, когда образуется новая капля масла (*Ганштайн*); однако, это далеко не общее явление, чаще выделение заканчивается для данной железки в один раз (рис. 244).

Помимо только-что описанных наружных желез, у многих растений в листьях и стеблях встречаются также внутренние железки. Железки эти бывают обыкновенно округлого очертания, при чем выделительные клетки слоем окружают внутреннее пространство, в которое высачивается выделяемый продукт. У некоторых растений (напр., у *Myrtaceae*, *Hypericaceae*, *Lysimachia*, *Amorpha*) внутренняя полость железы образуется



Рис. 243. Железистая ворсинка с прилистника полевой фиалки, *Viola tricolor*; подле нее одноклеточный волосок. Увелич. 240.

схизогенно, т. е. через расхождение выделительных клеток друг от друга; у других (напр., у *Rutaceae*), наоборот, полость возникает лизигенно, т. е. путем растворения внутренних оболочек выделительных клеток (рис. 245 и 246).

Внутренние железы не имеют выводных отверстий, и потому выделяемое вещество накапливается в них, оставаясь без дальнейшего движения. Чаще всего продуктами выделения этих желез являются эфирные масла и смолы.

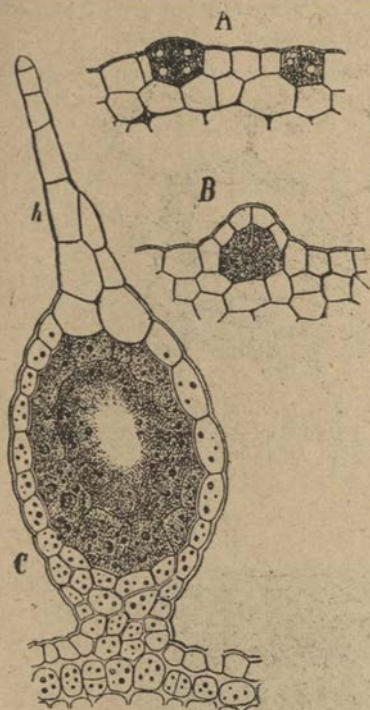


Рис. 244. *Dictamnus Fraxinella* — вырост эпидермиса, содержащий эфирное масло; А — самая молодая стадия развития, В — несколько старше.

Внутренние мелкие железки составляют естественный переход от наружных выделительных органов к крупным внутренним секреторным ходам или каналам, строение которых принципиально не отличается от строения желез. Подобные ходы очень распространены у хвойных, где продуктом выделения является смола. У других растений секреторные ходы заключают слизистые или камедистые вещества (напр., у *Opuntia*, некоторых *Araliaceae*), или эфирные масла (напр., у зонтичных).

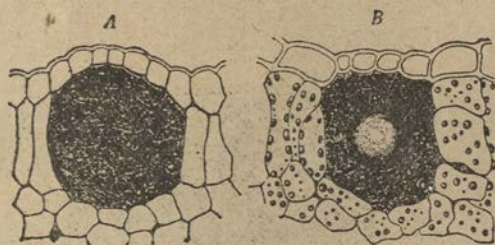


Рис. 245. Развитие лизигенной масляной железки в листе *Dictamnus Fraxinella*; А — до, В — после растворения группы клеток, набившихся маслом.

Секреторные ходы нередко бывают окружены кольцом механических клеток (рис. 247).

В простейших случаях секреторные ходы, заключающие обычно внутри полость схизогенного или лизигенного происхождения, тянутся вдоль органа, например, вдоль листа, заканчиваясь слепо на обоих концах. Очень часто, однако, ходы представляют сложную систему разветвлений, пронизывающих тело растения в области его паренхиматических тканей.

Внутренние железы и секреторные ходы, в отличие от наружных, можно рассматривать как вместилища выделений, которые остаются вну-

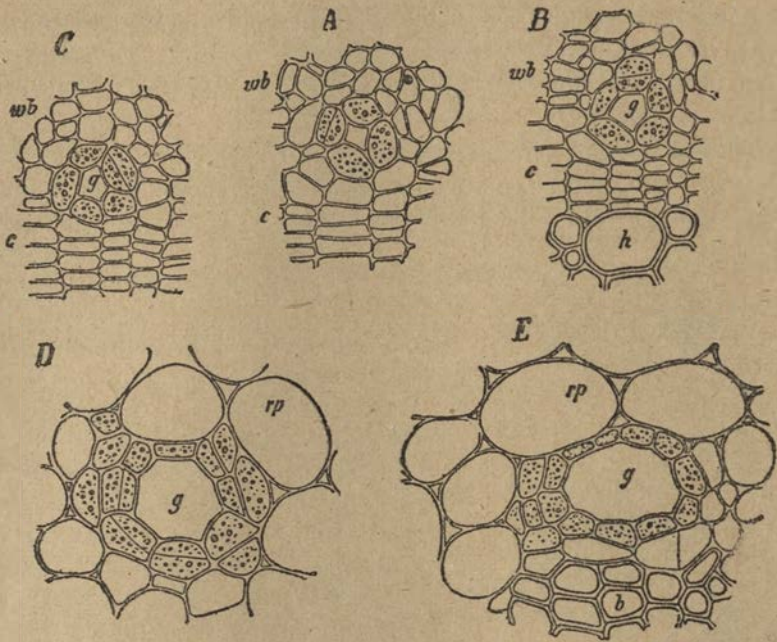


Рис. 246. Развитие схизогенных устьиц в стебле плюща (*Hedera Helix*) в поперечн. разрезе; А, В и С на границе камбия *c* и луба *wb*, D и E — на границе луба и паренхимы коры *rp*. Увелич. 800.

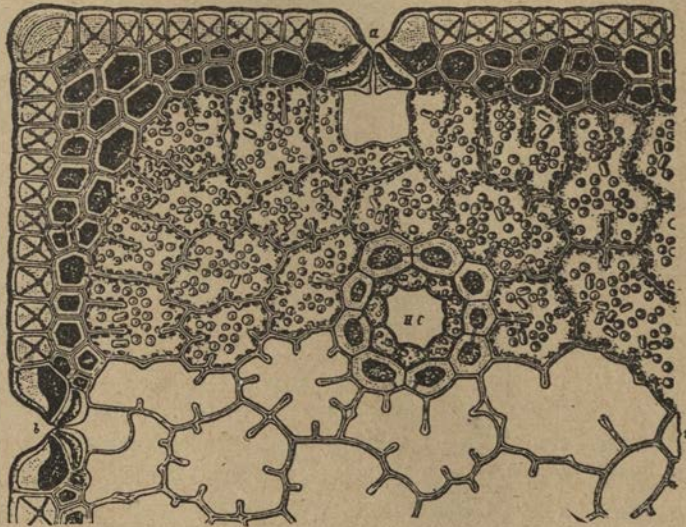


Рис. 247. Часть поперечного разреза хвой *Pinus Laricio*, сильно увелич.; *a* и *b* — устьица, *HS* — смоляной ход, одетый эпителием и слоем механических волокон. Клетки мякоти со складками.

три тела растения и попадают наружу лишь при механических поврежде-
ниях органов.

Помимо подобных только - что описанным органам выделений, про-
дукты отброса накапливаются нередко внутри тела растения в особых клет-
ках, не имеющих характера желез, но играющих роль специальных вме-
стилищ.

Подобные клетки часто имеют мешковидную форму и заключают ду-
бильные вещества, кристаллы щавелево-кислой извести, описанные выше
цистолиты и пр. Вообще можно сказать, что продукты отброса, если они
не выделяются наружу, растение стремится изолировать внутри тела в
особыхместилищах самого разнообразного анатомического строения.

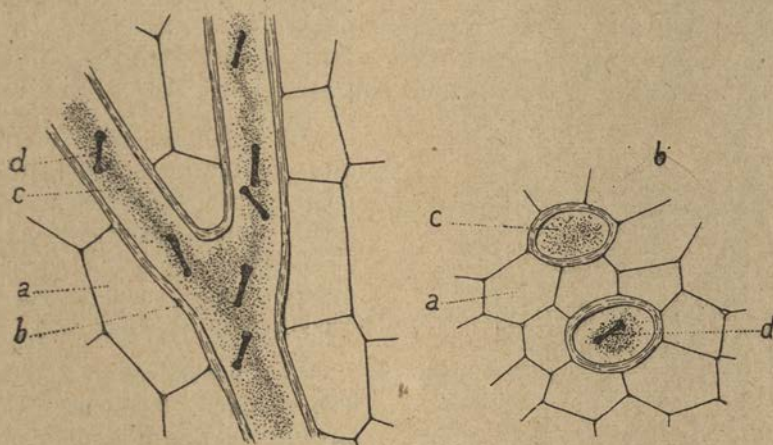


Рис. 248. Направо нечленистые млечные трубки молочая (*Euphorbia splendens*)
в поперечном, налево — в продольном разрезе; *a* — паренхима, *b* — оболочки
млечника, *c* — млечный сок, *d* — крахмальное зерно.

Принимая во внимание, что продуктами отброса при пищеварении
могут быть ядовитые вещества для животных, многими учеными высказы-
вается мысль, что растение, сохраняя их в своем теле, защищается таким
образом от нападений животных.

Выделение смолы нередко рассматривается как средство предохра-
нения ран от заражения бактериями. Вообще по отношению почти к каж-
дому продукту отброса некоторые ученые пытаются найти какое-либо осо-
бое биологическое значение.

Совершенно особую категорию выделительных органов составляют
млечные сосуды или трубки, встречающиеся у многих растений.

Анатомически они очень близки к секреторным ходам, но отличаются
от них отсутствием особого слоя выделительных клеток; напротив, млеч-
ные сосуды, повидимому, являются сами живыми клетками и, по данным
Трейба и Э. Шмидта, обладают стенкоположным слоем протоплазмы с мно-
гочисленными ядрами.

Различают членистые и нечленистые млечные сосуды; первые возникают из соединения многих клеток, тогда как вторые разрастаются из одной клетки.

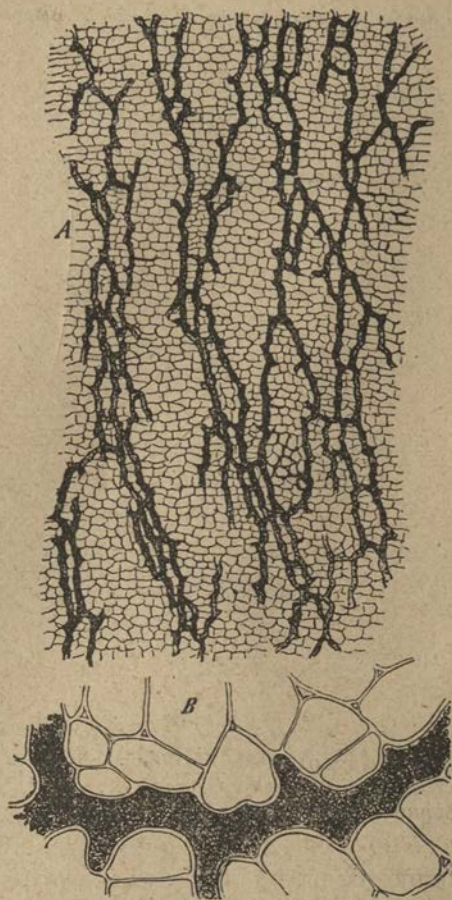


Рис. 249. *Scorzonera hispanica*. А — мало увеличенный продольный тангентальный разрез через кору корня. В паренхиме сеть членистых млечных сосудов. В — часть млечного сосуда, сильнее увеличенная.

В готовом виде млечные сосуды представляют собою сложно разветвленную систему трубок, пронизывающую все тело растения (рис. 248 и 249).

Заклученный в сосудах сок представляет собою эмульсию весьма разнообразных веществ и бывает окрашен обыкновенно в белый молочный, реже в оранжевый цвет (напр., у чистотела, *Chelidonium majus*).

В млечном соке во взвешенном состоянии встречаются самые разнообразные вещества, как камеди, смолы, каучуки, масла, дубильные вещества и даже мелкие крахмальные зерна совершенно особой формы (рис. 248).

В растворенном состоянии встречаются белковые вещества, сахар, различные соли металлов, камеди, дубильные вещества, алкалоиды, энзимы, протеазы (напр., у *Carica Papaya*, *Ficus Carica*) и пр.

Млечные пути нельзя считать органами накопления отходов, так как в содержимом их обычно встречаются такие питательные вещества, как сахар, крахмал, белки. Некоторые ученые, поэтому, предполагают, что они служат для быстрого проведе-

ния по телу растения пластических органических веществ и таким образом дополняют проводящую деятельность ситовидных трубок.

Против этого предположения говорит, однако, тот факт, что развитие млечных сосудов не получило такого всеобщего распространения, как развитие ситовидных трубок; напротив, часто очень близкие формы растений отличаются тем, что у одной имеется система млечных сосудов, тогда как у другой ее нет.

Так как млечный сок на воздухе свертывается, то высказывалась также мысль, что он служит предохранительным средством против загрязнения и заражения ран.

Во всяком случае истинное значение млечных сосудов остается пока неясным.

На основании изложенных данных попытаемся дать общую схему тех побочных функций и морфологических и анатомических приспособлений, которые развились в соматической части высших растений под влиянием увеличения массы индивидуума и перехода к сухопутному образу жизни.

Растение выработало и обособило два существенно отличных поглощающих аппарата, один в почве, другой в воздухе; для установления связи между этими аппаратами развилась особая система проводящих путей для передвижения веществ в виде растворов.

Пути этими явились дифференцировавшиеся сосудистоволокнистые пучки, которые в свою очередь разбились на два отдела, древесину и флоэму.

По древесине направляется восходящий ток, несущий воду и минеральные соли к листьям, по флоэме ток нисходящий, передвигающий органические вещества, выработанные листьями.

В связи с установлением восходящего тока выработались функция поглощения корнями почвенного раствора, функция поднятия и проведения воды по телу растения и, наконец, функция испарения воды листьями со всеми относящимися сюда приспособлениями.

Прямой задачей нисходящего тока является передвижение синтезированных листьями органических веществ в места потребления, а избытков в места отложения запасов.

В целях накопления запасов, растение пользуется по преимуществу стеблями и корнями, при чем строение их нередко подвергается существенным изменениям в направлении приспособления для отложения возможно большего количества запасных веществ. Отток готовых органических веществ из листьев совершенно необходим для поддержания их фотосинтетической работы и потому понятно, что избытки органического вещества растение накапливает не в листьях, а в стебле или корнях.

Растение не обладает специальными пищеварительными органами, где бы органическое вещество подвергалось предварительной подготовке перед усвоением. Но оно выработало различные приспособления для изолирования или выделения из тела различных отбросов пищеварения, не подлежащих дальнейшей переработке. Поэтому у высших растений мы находим на ряду с типичными выделительными органами также органы внутренней секреции и особые хранилища отбросов.

С химической точки зрения круговорот органического вещества в теле растения представляется в следующем виде.

Исходным пластическим материалом являются синтезируемые зеленым листом углеводы; на счет углеводов и азотистых, фосфорных и серных минеральных солей строятся белки. Эти две группы соединений служат

основным пластическим материалом, который расходуется как на построение тела растения, так и для сжигания в процессе дыхания, при чем сжиганию подвергаются, главным образом, углеводы, а также жиры, которые можно рассматривать как производные углеводы. Углеводы, белки и жиры служат также в качестве запасов, при чем углеводы обычно переводятся в нерастворимую форму крахмала.

При построении тела растения наибольший расход падает на углеводы, которые служат материалом для создания клеточных оболочек. Фотосинтезирующие растения сравнительно мало содержат азотистых веществ и вообще чрезвычайно экономно обходятся с азотом. В противоположность животным, выделяющим большие количества азота в виде мочевины, зеленые растения сохраняют в своем теле воспринятый азот, переводя продукты распада белков опять в белковые соединения.

Все разнообразнейшие химические превращения органических веществ в теле растения совершаются, главным образом, при непосредственном участии энзиматического аппарата, при чем отдельные энзимы образуются на местах превращений в необходимом для каждого отдельного случая количестве.

Усложнение организации и увеличение массы индивидуума вызвало также необходимость в специальных приспособлениях для обеспечения газового обмена дыхания. Растение не выработало особых органов дыхания, но в его теле мы находим весьма сложную воздухоносную систему ходов, обеспечивающих достаточный приток кислорода ко всем живым клеткам внутренних тканей.

Наконец, для придания механической крепости в теле растения выработались особые механические элементы и механическая ткань, обеспечивающая устойчивость надземным и подземным частям против чисто механических воздействий.

Таким образом, растительный организм можно характеризовать как организм, строение которого в соматической части приспособлено как в общем плане, так и в отдельных чертах, к прямому использованию минеральных веществ почвы и воздуха, а также к улавливанию солнечной энергии.

Литература.

1. Поглощение, испарение и проведение воды.

- Balls, W. (Proceed. Roy. Soc. of London. Ser. B. 4 XXXV; 1912.)
Баранецкий, О. В. О периодичности плача травянистых растений; причины этой периодичности. Труды СПб. Общ. Ест., т. 4. 1873.
Briggs, L. J. and Shantz U. L. The water requirement of plants. (Un. St. Depart. of Agric. Bureau of Plant ind. Bull. No. 284—285. Washington. 1913.)
Brown, K. T. and Escombe, F. Static Diffusion of Gases and Liquids in relation to the Assimilation of Carbon and Translocation in Plants. (Phil. Transact. of the Roy. Soc. of London. Ser. B. 190. 1900.)

- Burgerstein, A. Die Transpiration der Pflanzen. Jena. 1904. С указателем литературы.
- Copeland. Ueber den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Halle. 1896.
- Darwin, Fr. and Pertz, D. (Proceed. Roy. Soc. of London. Ser. B. 4 XXXIV; 1911.)
- Delf. (Annales of Botany; XXV; 1911. XXVI; 1912.)
- Dixon. (Progressus rei botanicae. IV; 1909.)
- Duhamel du Monceau. La physique des arbres; Paris. 1758.
- Dutrochet. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. Paris. 1837.
- Eberdt. Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. 1889.
- Eschenhagen. Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentrationen auf Schimmelpilze. Leipzig. 1889.
- Giltay, E. Vergleichende Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima (Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. XXX; 1897. XXXII; 1898. XXXIV; 1899. Botan. Centralblatt, Beihefte IX; 1900.)
- Hales. Statical Essays: containing Vegetables Statics. 4-th ed. London. 1769.
- Hartig, R. Die Gasdrucktheorie und die Sachs'sche Inhibitionstheorie. Berlin. 1883.
- Kohl, F. G. Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig. 1886.
- Kosaroff. Einfluß äußerer Faktoren auf die Wasseraufnahme. Leipzig. 1897.
- Kostecki. Untersuchungen über die Verteilung der Gasblasen. Freiburg. 1910.
- Lepeschkin, W. Ueber die Bedeutung der Wasser absondernden Organe für die Pflanzen. (Flora. XC; 1902.)
- Лепешкин, В. В. Исследования над осмотическими свойствами и тургором растительных клеток. (Записки Имп. Академии Наук; XXII; 1907.)
- Левшин, А. М. О сопротивлении древесины при фильтрации в связи с теорией движения воды в растении. Киев. 1910.
- Livingston. Relation of desert plants to soils etc. Washington. 1906.
- Lloyd. Physiologie of Stomata. Carnegi Public. 82. 1908.
- Максимов, Н. А. К вопросу о суточном ходе и регулировке транспирации у растений. (Труды Тифлисск. Ботан. Сада; XIX; I. 1916.)
- Продуктивность транспирации и засухоустойчивость. (Там же. XIX. I. 1916.)
- Любименко, В. Н. Об условиях внекорневого введения растворов в растущие деревья. (Записки Имп. Никитск. Сада; V; 1914.)
- Molisch, H. (Zeitschr. für Botanik. IV. 1912.)
- Neger. (Ber. deutsch. bot. Ges. XXX. 1912.)
- Oltmanns, F. Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihr Einfluß auf die Wasserverteilung im Boden. Breslau. 1884.
- Renner. (Flora. CIII; 1911. Berichte deutsch. bot. Ges. XXX; 1912.)
- Rysselberghe, Van. Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme. (Recueil Inst. bot. de Bruxelles. V. 1901.)
- Schnee. Ueber den Lebenszustand allseitig verkorkter Zellen. Leipzig. 1917.

- Шредер, М. Испарение у различных культурных растений. (Сельское Хоз. и Лесоводство; 1895.)
- Stein. (Ber. deutsch. bot. Ges. XXX. 1912.)
- Strasburger, E. Ueber das Saftsteigen. (Histologische Beiträge. V. Jena. 1893.)
- Ursprung. Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. (Bibliotheca bot. Heft 60. 1903.)
- Vesque, J. De l'absorption de l'eau par les racines dans ses rapports avec la transpiration. (Ann. Sc. Nat. Botanique. VI-e Série; IV; 1876. VI; 1875. Annales agronomiques. Paris. X; 1884.)
- Volkens, G. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin. 1887.
- Вотчал, Е. Ф. О движении пасоки (воды) в растении. Москва. 1897.
- Wieler, A. Das Blühen der Pflanzen. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen; VI; 1892.)
- Wiesner, J. Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. (Botan. Zeitung. XLVII; 1889.)

2. Поступление и передвижение по телу растения веществ, растворенных в воде.

- Barthélémy. (Annales Sc. Nat. V-e Série; XIX; 1874.)
- Czaprek, F. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik, XXVIII; 1896.)
- (Sitzungsber. der Wien. Akad. Abth. I; CVI; 1897.)
- Deleano. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik. XLIX; 1911.)
- Fischer, Alfr. (Jahrb. für wiss. Botanik. XXII; 1890.)
- Hansteen. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik; II; 1860.)
- Heine. (Landw. Versuchsstationen; XXXV; 1888.)
- Jost. (Botan. Ztg. 1893.)
- Lind. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik; XXXII; 1898.)
- Miyoshi. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik; XXVIII; 1895.)
- Надсон, Г. А. Сверлящие водоросли и их значение в природе. (Ботанические записки; 1900.)
- Nathanson. Ueber Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik; XXXVII; 1902. XXXVIII; 1903. XXXIX; 1904. XL; 1904.)
- Sachs, J. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik, III. Flora, 1862 u. 1863.)
- Сапожников, В. В. Образование углеводов в листьях и передвижение их по растению. Москва. 1890.
- Schneider-Orelli. (Centralblatt f. Bakteriologie. Abth. II; XXIV; 1909.)
- Schimper. (Bot. Ztg. XLIII; 1885.)
- Stoklasa, J. und Ernest, A. (Jahrbüch. für wiss. Botanik. XXII; 1890.)
- Шулов. Исследования в области питания высших растений и т. д. Москва. 1913.

3. Пищеварение и выделение у растений.

- Базаров и Монтеверде. Душистые растения и эфирные масла. СПб. 1899.
- Czaprek, Fr. Biochemie der Pflanzen. II; 1905; Стр. 626—710.

- Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie. 1896.
Книер. (Flora. XLV; 1905.)
Molisch, H. Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. Jena.
1901.
Лепешкин, В. В. Исследование над выделением водных растворов расте-
ниями. (Записки Имп. Акад. Наук. XV; 1904.)
Любименко, В. и Новиков, М. О влиянии света на образование эфирного
масла у *Ocimum Basilicum*. (Труды бюро по прикладной ботанике.
VII. 1914.)
Любименко, В. и Фихтенгольц, С. Об условиях образования эфирных
масел у растений. (Известия Научн. Института имени Лесгафта. I. 1920.)
Schullerus. Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von *Euphorbia*
Latthyris. (Abhandl. d. Botan. Vereins d. Prov. Brandenburg; XXIV; 1882.)
Tschirch. Die Harze und Harzbehälter. Leipzig. 1900.
Volken's. Ueber Wasserausscheidung in liquider Form etc. Berl. 1882.
Wieler. Das Bluten der Pflanzen. (Cohn's Beitr. zur Biol. der Pflanzen; VI;
1893.)

ОТДЕЛ XI.

Рост и движения растений.

ГЛАВА XXXIII.

Понятие о внешних признаках роста. Рост протоплазмы. Рост клеточной оболочки. Роль тургора в процессе роста. Закон наименьших поверхностей. Рост многоклеточного органа и его слагаемых. Зона роста у корней. Большой период и большая кривая роста. Ростовое движение и его характер. Зона роста стебля. Зона роста листа. Скорость ростового движения. Рост органов в толщину. Укорачивание корней под влиянием роста. Напряжение тканей в растущих органах.

Выше уже было выяснено, что обмен веществ между организмом и средой приводит к увеличению живой органической массы, которое внешним образом выражается явлениями роста. Теперь нам предстоит приступить к подробному анализу этих явлений. Явления роста теснейшим образом связаны с эволюцией формы организма и дифференцировкой его частей. Мы уже видели, как сложно построено высшее растение в своей соматической части. Анализируя это строение с чисто морфологической стороны, мы рассматривали внешнюю и внутреннюю дифференцировку тела, как нечто данное в готовом виде. Нам остается рассмотреть теперь динамику дифференцировки, которая складывается из процессов роста, т. е. простого увеличения живой массы, и процессов формообразования, т. е. развития организма в тесном смысле этого слова.

Динамику формообразования мы пока оставим в стороне и рассмотрим сначала механизм роста одной клетки и роста тканей и органов.

Первый наглядный признак роста клетки сводится к увеличению ее размеров. Однако, далеко не всякое увеличение размеров клетки есть явление роста. Так, напр., явление набухания, приводящее к значительному увеличению размеров клеток, скажем какого-нибудь семени, вовсе не есть явление роста. Точно также плазмолизированная и сильно сжатая клетка при перенесении в воду может увеличиться в объеме, однако, и это увеличение нельзя назвать ростом. Дело в том, что как набухание, так и явления изменения тургора под влиянием плазмолиза суть явления обратимые. Набухшее семя при высыхании снова принимает прежние размеры, а клетка при перенесении из чистой воды в раствор сахара снова скажется сжатой.

Ростом же клетки мы называем такое увеличение ее размеров, которое имеет длительный характер и

которое, по существу своему, необратимо. При этом может случиться, что растущая клетка не увеличивается в объеме, а лишь вытягивается в длину, уменьшаясь в ширину; подобное вытягивание, как явление необратимое, также мы рассматриваем, как рост.

Мы уже знаем, что существенной составной частью клетки, частью, которой присущи жизненные свойства, является протоплазма; отсюда понятно, что в основе явлений роста всех частей клетки лежит рост протоплазмы. Каким образом растет протоплазма? На этот вопрос у нас пока нет никакого ответа. Мы знаем, что всякому росту предшествует питание, т. е. синтез органических веществ из поглощаемых клеткой веществ среды. Мы можем составить себе более или менее ясное представление о синтезе отдельных веществ, входящих в состав протоплазмы, т. е. о синтезе углеводов, белков, жиров. Но каким образом из этих веществ строятся частицы живой протоплазмы, нам совершенно неизвестно. Мы можем при помощи современной методики исследования констатировать лишь самый факт роста протоплазмы.

Рост протоплазмы отличается от роста любого кристалла тем, что протоплазма создает новые частицы из веществ, химически отличных от нее. Новые частицы протоплазмы должны при этом войти в определенное сочетание с существовавшими ранее; каким образом происходит это сочетание, мы в сущности не знаем, несмотря на неоднократные попытки создать теоретическое представление об этом процессе. Главной причиной отсутствия более или менее определенных фактических сведений о росте протоплазмы является неизвестность строения ее, т. е. той внутренней организации, которая связана с ее жизненностью.

Несколько более известен рост клеточной оболочки. В то время, как новая протоплазма всегда образуется там, где находится старая, оболочка, как мы уже знаем, может возникать там, где раньше ее не было. Достаточно вспомнить зооспоры некоторых водорослей, которые некоторое время живут без оболочки и затем выделяют ее. Образование оболочки можно вызвать и искусственно в пласмолизованных клетках.

Форма клетки в значительной степени зависит от роста клеточной оболочки; мы уже знаем, что можно отличать поверхностный рост оболочки и рост в толщину.

При поверхностном росте очень часто растут лишь определенные места клеточной оболочки. Если клетка имеет вид цилиндрической нити, то нередко рост сосредоточивается на полушаровидной верхушке ее; такой рост носит название *верхушечного*. Его можно наблюдать при росте корневых волосков, пыльцевых трубок, гиф грибов, и пр.

В некоторых же случаях растущая зона оболочки включена между участками ее нерастущими; такой рост называется *промежуточным* или *интеркалярным*; примером такого роста может служить рост клеток у водоросли *Oedogonium*. Выше уже было выяснено, что внутренний механизм роста оболочки сводится к наложению и внедрению частиц ее; оба эти процесса происходят, по видимому, одновременно. Мы знаем, в то же время, что в живой клетке оболочка находится в растя-

нумом состоянии под влиянием тургора. Спрашивается теперь, какую же роль играет тургор в росте оболочки? Опыт показывает, что оболочка может расти лишь при условии соприкосновения ее с протоплазмой. Отсюда понятно, что тургорное напряжение, удерживающее протоплазму в соприкосновении с оболочкой, без сомнения совершенно необходимо для нормального роста оболочки.

С другой стороны, можно предполагать, что тургорное напряжение настолько велико, что частицы оболочки раздвигаются и освобождают места для вставки новых частиц. Если бы дело обстояло таким образом, то тургору можно было бы приписать активное участие в росте оболочки. Исследования *Пфиффера* показывают, однако, что оболочка может расти и при отсутствии тургорного напряжения. Нужно заметить также, что сила тургорного напряжения чрезвычайно мала по сравнению с силой молекулярного притяжения частиц оболочки. Поэтому весьма вероятно, что, будучи необходимым для роста оболочки, тургор в то же время не является источником энергии для этого процесса.

Рост оболочки обычно длится некоторое время и затем прекращается. Причины этого прекращения нам хорошенько неизвестны. Принимая, однако, во внимание, что остановившуюся в росте оболочку можно заставить вновь расти, приходится заключить, что остановка роста оболочки происходит под влиянием регулятивных воздействий со стороны протоплазмы.

Достигнув некоторой определенной величины, как известно, клетка делится; при этом оболочка, делящая клетку на две новых, либо возникает вся сразу, либо нарастает с одного конца или с двух противоположных. Деление клетки и возникновение новой оболочки совершается с известной закономерностью, а именно оно следует закону наименьших поверхностей. Иллюстрировать этот закон можно на пленках мыльной пены. Если, напр., в кубической проволочной клетке расположить мыльную пленку по диагонали, то она начнет передвигаться и расположится посредине куба, стремясь образовать наименьшую поверхность. Если пленку расположить около одной из сторон куба, то она загнется и отрежет одно из ребер, изгибаясь с одной стороны цилиндрически.

Совершенно таким же образом и в растительных клетках образуются то плоские, то различно выгнутые оболочки. Известно, однако, не мало случаев отклонения от этого правила, когда прозенхиматические клетки делятся продольно, вместо того, чтобы делиться поперек; особенно распространен этот случай при делении клеток камбия.

У многоклеточных индивидуумов соматические клетки после деления остаются связанными друг с другом, при чем часть их перестает размножаться, а другая продолжает процесс размножения.

Эта часть клеток образует эмбриональную ткань точки роста, о которой уже была речь выше. В зависимости от положения на теле индивидуума различают точки роста верхушечные, осевные и интеркалярные или промежуточные.

Характерной особенностью растений, отличающих их от животных, является длительная деятельность точек роста. В то время, как у типичного животного все органы закладываются в зародыше, и дальнейшее развитие сводится к разрастанию этих органов до некоторой определенной величины, растение всю свою жизнь производит новые органы или, точнее, повторяет построение основных органов, благодаря непрерывной деятельности точек роста.

У растения, сколько бы лет оно ни жило, всегда имеется эмбриональная ткань в соматической части индивидуума, вследствие чего по существу растение никогда не бывает вполне взрослым во всех частях своей сомы.

Явления роста у каждого растительного индивидуума продолжают в течение всей его жизни, но они сосредоточиваются в точках роста.

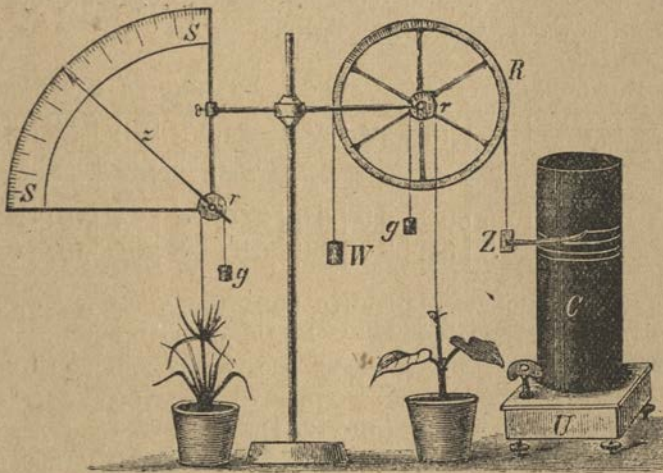


Рис. 250. Ауксанометр (измеритель роста). Слева обыкновенный рычажный ауксанометр (указатель по дуге), справа самопишущий ауксанометр.

Деятельность точки роста складывается из двух последовательных процессов: деления клеток, которое представляет собою начальную стадию роста, и разрастания клеток, наступающего позднее.

В период деления клетки мало отличаются по размерам от эмбриональных, вследствие чего стадия деления не ведет к особенно сильному увеличению размеров органа; напротив, разрастание клеток внешним образом выражается в значительном увеличении размеров органа.

Исследование показывает, что разрастание клеток значительно опережает увеличение количества протоплазмы; при этом сильно увеличивается вакуоля с клеточным соком и соответственно разрастается клеточная оболочка. Отсюда вытекает очень важный для физиологии растений вывод, а именно: величина роста данного органа вовсе не пропорциональна увеличению количества сухого органического вещества.

Скорость роста какого-либо органа, напр., удлинение стебля или корня в простейших случаях можно измерять прямо линейкой. Для точных измерений можно пользоваться микроскопом, который в случае измерения скорости роста верхушки стебля можно устанавливать горизонтально.

При научных исследованиях употребляются особые приборы, называемые ауксанометрами. Более сложно сконструированные ауксанометры сами записывают скорость удлинения изучаемого органа. Существует целый ряд подобных саморегистрирующих ауксанометров (*Визьера, Баранецкого, Пфедффера*, рис. 250).

Рассмотрим теперь ход роста главнейших органов растения.

Если по примеру *Сакса* мы нанесем на кончике корня прорастающего семени конских бобов (*Vicia Faba*) тушью ряд делений на расстоянии 1 миллиметра друг от друга, то уже спустя сутки нетрудно заметить, что прирост разных участков, заключенных между делениями, неодинаков. Приведем данные *Сакса* для бобов и гороха:

Участки корня в 1 мм. длиною, начиная с верхушки.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	прирост в миллиметрах через 24 часа											
<i>Vicia Faba</i>	1,0	2,5	8,0	6,5	3,5	2,0	0,8	0,7	0,6	0,2	0,0	0,0
<i>Pisum Sativum</i>	0,5	4,5	5,5	3,0	1,5	0,5	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Эти цифры ясно показывают, что зона наиболее энергичного роста в длину находится на расстоянии 2 милл. от верхушки корня; затем скорость роста ослабевает, как к верхушке, так и к основанию корня; у гороха рост прекращается на расстоянии 8, а у бобов на расстоянии 11 миллим. от верхушки корня (рис. 251).

Если мы теперь будем следить за приростом зоны наиболее энергичного роста в течение нескольких дней, то получаются, согласно опытам *Сакса*, следующие величины:

<i>Vicia Faba</i> дни	1	2	3	4	5	6	7	8
Прирост в миллим.	1,8	3,7	17,5	16,5	17,0	14,5	7,0	0,0

Из этих данных видно, что прирост в пределах выбранного участка не остается постоянным во времени, но сначала увеличивается, затем некоторое время держится на одном уровне, после чего быстро падает до нуля. Этот ход прироста *Сакс* назвал большим периодом роста, а графическое изображение его большой кривой роста.

Исследования показали, что большой период роста обнаруживается в росте любого органа, а потому его можно считать общим выражением динамики ростовых явлений.

Наличие большого периода роста легко объясняет нам и распределение скорости прироста на отдельных участках корня, о которых была речь выше. Максимальной скорости прирост достигает лишь на некотором расстоянии от верхушки корня, при чем зона максимального при-

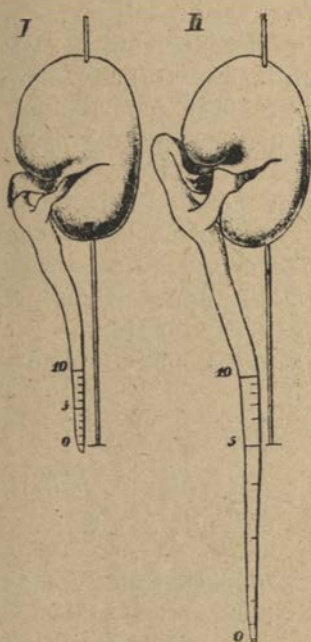


Рис. 251. Распределение прироста на корневой верхушке конских бобов (*Vicia Faba*); I — корневая верхушка разделена тушью черточками на 10 равных поперечных поясов, в 1 мм. шириной каждый, II — тот же корень через 22 часа: названные черточки вследствие неодинакового роста поясов раздвинулись друг от друга на различные расстояния. (По Саксу).

роста все время сохраняет свое положение относительно верхушки. Поэтому понятно, что по мере удлинения корня зона, занимавшая место максимального прироста, удаляется от верхушки, и рост в ней постепенно падает до нуля. Переходя от зоны максимального прироста к основанию корня, мы будем находить участки, где большая кривая роста все более и более спускается к нулю.

Напротив, участки, находящиеся по другую сторону от зоны максимального прироста, а именно по направлению к верхушке корня, будут находиться в начальных стадиях большого периода роста. Малые размеры растущей зоны корня имеют важное биологическое значение для корней, которые распространяются в почве. Здесь корню приходится преодолевать сильное механическое препятствие, и потому понятно, что для него выгоднее сосредоточение нежной растущей зоны на небольшом протяжении в длину. У корней, растущих в воздухе, и, следовательно, не встречающих чисто механического препятствия для разрастания, зона роста, как показал Сакс, и как подтвердили позднейшие исследователи, гораздо длиннее и достигает в отдельных случаях 70—100 миллиметров (напр., у *Cissus*).

Из предыдущего изложения видно, что рост всего корня, т. е. движение его верхушки, складывается из суммы приростов отдельных

участков его. На основании сделанных Аскенази измерений явствует, что при неизменных внешних условиях удлинение всего корня маиса совершается во времени довольно равномерно, как показывают нижеследующие цифры:

Часы	1	2	3	4	5	6	7	8	9
прирост в делениях шкалы (1 деление = $\frac{1}{21}$ миллим.)									
Корень № 1	34,0	27,0	30,0	29,5	36,0	35,0	38,0	31,0	33,5
Корень № 2	32,5	34,5	37,9	34,5	33,0	33,6	33,0	—	—

В действительности ростовое движение совершается как бы отдельными толчками, размеры которых у разных объектов различны. Причины такого толчкообразного ростового движения остаются пока совершенно неизвестными.

Точка роста стебля, как мы знаем, находится в почке, при чем у однолетних и многих многолетних растений точка роста стебля совершает

непрерывно ростовое движение. У растений же, впадающих в состояние покоя, как это обычно наблюдается, напр., у наших деревьев зимой, побег сохраняется в почке в эмбриональном состоянии, образуя конус нарастания. Подобный зачаток целого побега по окончании периода покоя затем быстро разрастается, при чем это разрастание совершается в течение нескольких недель.

Ростовое движение у стеблей несравненно более сложно, чем у корня. В некоторых случаях зоны энергичного роста находятся в междоузлиях, тогда как узлы разрастаются слабо. Напр., у конского каштана в почке намечается столько же зон роста, сколько междоузлий, при чем узлы вытягиваются в длину очень слабо. Напротив, у ели такого расчленения растущего зачатка на зоны, быстро и медленно растущие, вовсе не наблюдается.

Измерения показали, что каждая зона роста стебля проходит большой период роста.

Иногда имеется всего одна зона роста (напр., у *Asparagus*, *Linum*), и тогда рост стебля совершается совершенно также, как и рост корня.

Если зоны роста сосредоточиваются в междоузлиях, то зона максимального прироста приурочивается обыкновенно к определенному месту междоузлий; чаще всего она бывает сначала у основания междоузлия и затем передвигается к верхушке; но бывает как раз обратное перемещение.

В общем зона роста стебля гораздо длиннее, чем в корне; нередко зона роста имеет 10—50 сант. в длину, при чем одновременно могут разрастаться до 50 междоузлий.

Так как каждое междоузлие проходит самостоятельно большую кривую роста, то понятно, что в одно и то же время разные междоузлия будут обнаруживать разную скорость прироста.

Общее удлинение стебля, как сумма приростов отдельных зон, может идти равномерно; опыт показывает, однако, что на самом деле ростовое движение совершается толчками и складывается из поднятий и опусканий. Явление это, причины которого остаются неизвестными, особенно резко выступает в росте стебля бамбука.

Что касается листа, то, как мы уже знаем, он залагается в виде бугорка на конусе нарастания стебля. У некоторых папоротников лист растет своей верхушкой, подобно стеблю, образуя в течение ряда лет все новые и новые листочки. У более высоко организованных растений верхушка листа весьма быстро останавливается в росте, и дальнейшее удлинение идет у основания, благодаря образованию интеркалярной точки роста.

Подобное распределение роста хорошо демонстрируется данными *Стеблера* для листьев лука:

	Влагалище		Основание листа					Верхушка	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Зоны листа									
Прирост в миллим. за 2 недели	7,9	26,4	25,1	48,1	30,1	19,0	16,7	10,4	1,4

Из этих цифр ясно видно, что зона максимального прироста находится у основания листа.

Что касается скорости ростового движения вообще, то у разных растений она чрезвычайно различна.

Особенно быстрый рост наблюдается у следующих объектов:

Прирост в минуту

<i>Dictyophora</i> (гриб из <i>Phalloideae</i>)	5 миллим.
Тычинки злаков	1,8 миллим.
Бамбук	0,4 миллим.

Скорость ростового движения у только что перечисленных объектов настолько значительна, что прирост можно наблюдать уже невооруженным глазом.

Скорость ростового движения определяется не только скоростью роста в растущей зоне, но и длиной самой зоны. Если мы выразим прирост в течение одной минуты в ‰ от длины растущей зоны, то для перечисленных ниже объектов получается следующий ряд:

Пыльцевые трубки <i>Impatiens Balsamina</i>	100 ‰
<i>Mucor Stolonifer</i> — гифы	118 ‰
<i>Botrytis</i> — гифы	83 ‰
Тычинки злаков	60 ‰
Побег бамбука	1,27 ‰

Если мы возьмем за единицу сравнения время, в течение которого орган удлинится вдвое, то получается следующий ряд:

<i>Botrytis</i>	1 минута
Бактерии	20—30 минут
Тычинки злаков	2—3 минуты
Корень <i>Vicia Faba</i>	180 минут

Одновременно с удлинением органа обычно происходит и его утолщение. Рост в толщину изучен гораздо менее полно, хотя и для него констатирован большой период роста. Как мы уже знаем, следует различать первичное утолщение органа, которое получается простым разрастанием клеток, как, напр., в стволе пальм, и утолщение вторичное, которое является результатом деятельности камбиального кольца и может продолжаться большое число лет. Камбиальное кольцо следует рассматривать как самостоятельную интеркалярную зону роста, возникающую из первичной основной ткани.

При быстром росте органа в длину иногда наблюдается уменьшение его диаметра; утолщение же нередко вызывает укорачивание органов. Особенно часто наблюдается укорачивание у корней, наступающее после энергичного роста в длину и связанное с утолщением их. Укорачивание в некоторых случаях бывает весьма значительно, напр., до 70% длины корня. Укорачивание обуславливается активным изменением формы

у некоторых, далеко не всех, клеток, при чем сосудистоволокнистые пучки и кора нередко образуют складки.

Укорачивание корней имеет очень большое биологическое значение: корень как бы втягивает надземные части в почву, вследствие чего, напр., у растений, имеющих стелющиеся на земле розетки листьев, несмотря на прирост стебля, листья все же остаются распростертыми по земле. Укорачивание корней способствует также помещению луковиц и клубней на определенную глубину в почве.

Одновременно с разрастанием органа происходит и его внутренняя дифференцировка, при чем вследствие неравномерности роста у различных тканей, между ними возникает напряжение.

Для растущих междоузлий стебля очень характерно долевое напряжение, при чем внутренние части сжаты, тогда как внешние растянуты.

Если, напр., в стебле бузины, георгины или подсолнечника при помощи полого пробочного сверла освободить сердцевину, то цилиндр сердцевины окажется длиннее взятого для опыта куска стебля. Непосредственное измерение показывает, что сжата только сердцевина, все же остальные ткани, напротив, растянуты. По данным *Сакса* максимальное сокращение отделенной коры достигало 6 %, а удлинение сердцевины почти 9 %.

Особенно демонстративно выступает взаимное напряжение тканей в опытах с цветочной стрелкой одуванчика; если стрелку продольными надрезами расщепить на четыре части, то каждая часть загибается спирально таким образом, что внутренняя ткань занимает выпуклую сторону, а внешняя вогнутую.

Наряду с продольным наблюдается также и поперечное напряжение тканей, являющееся результатом неравномерного роста в толщину; если, напр., снять со стебля кольцо коры по камбию, то, прикладывая его снова на старое место, легко убедиться, что кольцо коры стало короче и не в состоянии вполне обхватить стебель.

Напряженное состояние тканей придает телу растения прочность и эластичность.

ГЛАВА XXXIV.

Влияние внешних агентов на рост. Влияние температуры. Влияние света. Суточная периодичность роста. Влияние лучей различной длины волны. Влияние силы тяжести. Влияние механического давления. Влияние химических агентов. Питательные минеральные соли. Влияние кислорода. Влияние углекислого газа. Стимулирующее действие различных веществ на рост.

Будучи результатом обмена веществ между организмом и средой, рост является физиологической функцией, подверженной влиянию внешних и внутренних привходящих факторов.

Выше уже было указано, что все химические превращения веществ в живой клетке поставлены в очень узкие температурные рамки. Так как описанные выше внешние элементы роста представляют конечный резуль-

тат определенного химического превращения вещества, то понятно, что и в этих рамках должно сказаться влияние температуры постольку, поскольку оно отражается на течении химических реакций в живой клетке.

Действительно, в отношении роста можно установить три кардинальные температуры: **минимум**, при котором рост только начинает обна-руживаться, **оптимум**, при котором он достигает наибольшей ско-рости, и **максимум**, при котором явления роста прекращаются.

Интервал между минимумом и максимумом определяет **ампли-туду** температурных колебаний, в пределах которой осуществляется рост.

Наблюдения и опыты показывают, что все эти величины различны для разных растений, как видно из следующих цифровых данных:

	Минимум	Максимум	Амплитуда
<i>Hydrurus foetidus</i>	0°	16°	16°
<i>Priticum vulgare</i>	0°	42°	42°
<i>Acer platanoides</i>	7°	26°	19°
<i>Faseolus multiflorus</i>	9°	46°	37°
<i>Cucurbita Pepo</i>	14°	46°	32°
<i>Bacillus tuberculosis</i>	29°	41°	12°
Термофильные бактерии	50°	75°	25°

Таким образом, температурный минимум для роста колеблется в пре-делах от 0° до 50°, и, следовательно, абсолютная величина его определяется природой растения, т. е. специфическими особенностями его.

Не менее значительны колебания также для максимума, и мы видим, что у одних растений рост начинается при такой температуре, которая является максимальной для других.

Что касается температурной амплитуды, то величина ее также под-вержена довольно большим колебаниям.

Величина амплитуды до известной степени определяется приспособ-лением растения к колебаниям температуры среды. Так, напр., самая малая амплитуда из приведенных выше оказывается у чахоточного ба-цилла, приспособленного к жизни в теле человека, где температура вообще подвергается незначительным колебаниям.

Подобное же явление наблюдается и у растений, приспособившихся к жизни в водной среде со слабыми температурными колебаниями, напр., в холодных морях и океанах.

Напр., у берегов Шпицбергена температура воды на известной глу-бине держится постоянно ниже 0°, а именно около — 1,8° С; в этих во-дах, однако, встречаются водоросли и бактерии, которые успешно растут при такой температуре.

Весьма интересны с биологической точки зрения также растения, приспособившиеся к жизни в горячих ключах и источниках, где темпера-тура доходит до 90° С. При такой температуре белки свертываются, и, ка-залось бы, жизнь в этих условиях невозможна. Некоторые виды водо-

рослей, однако, успешно растут в источниках, где температура воды остается постоянно на одном и том же высоком уровне.

Так как явления роста представляют собою результат весьма сложного цикла физико-химических процессов, то понятно, что положение максимальных и минимальных точек не остается неподвижным у одного и того же растения; напротив, оно зависит от ряда других условий, которые так или иначе влияют на жизнедеятельность организма и которые могут суживать амплитуду. Если изобразить скорость роста графически, то получится кривая, сначала поднимающаяся, а затем снова опускающаяся, при чем наивысшая точка кривой будет соответствовать оптимальной температуре.

Вот данные для роста корешков маиса:

С	17,2°	26,2°	33,1°	34,0°	41,5°	42,5°
Прирост за 48 ч. в мм.	2,5	24,5	39,0	55,0	25,2	5,9

Из этих данных видно, что оптимальная t° для корешков маиса 34° С; при дальнейшем повышении скорость роста сильно падает.

Вот еще данные для роста корешков лупина желтого:

С	5,0°	10,0°	15,0°	20,0°	25,0°	30,0°	35,0°	40,0°	42,5°
Прирост в миллиметрах	1,5	3,7	9,1	15,6	25,8	30,8	19,4	7,1	4,4

Как видно из приведенных данных оптимальная t° для роста корешков лупина $\doteq 30^{\circ}$ С.

При переходе за максимальную температуру рост прекращается, и растение впадает в состояние теплового оцепенения, которое при достаточной продолжительности нагревания переходит в смерть.

Обычно превышение максимума на $1-2^{\circ}$ оказывается уже настолько вредным, что через более или менее короткое время приводит к отмиранию растения.

Что касается температуры ниже минимальной, то она вызывает оцепенение от холода, которое также может привести к отмиранию.

Мы не будем здесь пока касаться явлений вымерзания растений, так как о них будет речь ниже. Следует упомянуть во всяком случае, что помимо изменений в скорости роста, температура отзывается также и на длине зоны роста: при температурах, близких к минимальной, зона роста удлиняется, а при температурах, близких к максимальной, она, напротив, укорачивается.

Вторым фактором, оказывающим существенное влияние на рост, является свет.

Прежде всего можно высказать, как общее положение, что свет не необходим для роста. Существуют организмы из группы грибов и бактерий, которые могут развиваться в целом ряде поколений при полном отсутствии света. Кроме того, у высших растений корни растут и развиваются по большей части также при полном отсутствии света.

Тем не менее у надземных и обычно хорошо освещаемых частей нормальное развитие совершается только на свету. Ниже, в главе о биологических приспособлениях растений к внешним факторам, мы будем более подробно говорить об отношении растения к свету. Теперь же рассмотрим только прямое влияние света на рост.

На основании имеющихся в настоящее время сведений можно сделать общее заключение, что свет задерживает рост. Очень демонстративно выступает эта задержка роста светом в опытах *Рейнке*, который подвергал стеблевые части подсолнечника освещению и затемнению, при чем каждое продолжалось 15 минут.

При этом были получены следующие приросты в микронах (= 0,001 миллим.) при постоянной температуре:

Т	С	Т	С	Т	С
125	60	120	54	116	71.

Как видно из приведенных цифр, свет сильно задерживает скорость роста. Задержка эта возрастает вместе с напряженностью лучистой энергии и может повести к полному прекращению роста. Так, напр., у кактусов при продолжительном освещении совершенно приостанавливается развитие побегов; оно возобновляется лишь при перенесении растения в темноту. У водяных растений, напр., у *Elodea*, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, при слишком ярком освещении совершенно прекращается рост уже сформировавшихся междоузлий стебля. Весьма вероятно, что свет очень высокой напряженности может совершенно приостановить рост у любого растения из тех, которые развиваются в условиях полного дневного освещения.

В природе, как известно, периоды освещения сменяются периодами затемнения, и потому мы вправе ожидать приспособления у растений к этой периодической смене. Действительно, *Саксу* и *Баранецкому* удалось установить суточную периодичность роста. *Сакс* нашел, что скорость роста стебля достигает максимума в ранние утренние часы дня, тотчас после восхода солнца, затем она падает постепенно в дневные часы до минимума, приходящегося на вечерние часы сумерек; после этого снова начинается усиление скорости роста, которое продолжается всю ночь вплоть до достижения максимума (рис. 252).

Годлевский, работая со стеблями фасоли, нашел, однако, что дневные приросты больше ночных, и что максимум скорости роста приходится на вечерние часы, между 6 и 8 ч. вечера.

Нужно заметить, впрочем, что в этих работах не было обращено достаточного внимания на отношение разных растений к напряженности света; между тем, не подлежит сомнению, что различные растения обладают различной светочувствительностью, вследствие чего и суточная периодичность роста может протекать различно.

Сакс и *Баранецкий* обратили внимание также на то в высшей степени интересное явление, которое наблюдается в ходе прироста у объектов, по-

мещенных в полную темноту. Оказывается, что и в этих условиях у некоторых растений рост совершается периодически, при чем эти периоды совпадают со сменой дня и ночи. Можно предположить, что растения, нормально развивающиеся в обычных условиях смены дня и ночи, выработали у себя последовательную периодичность в скорости роста, которая проявляется даже в отсутствии света. Но в действительности мы не

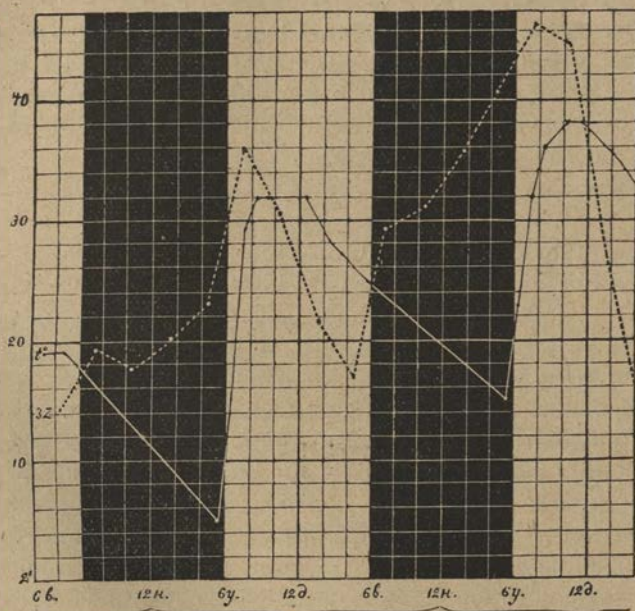


Рис. 252. Суточная периодичность роста по Баранецкому. Зачерненные места на рисунке соответствуют ночным часам суток. Сплошная кривая t° указывает колебания температуры; пунктирная $З$ показывает быстроту роста.

располагаем пока достаточным количеством данных, чтобы высказать определенное мнение по этому вопросу.

В отношении же суточной периодичности роста, проявляющейся в обычных условиях смены дня и ночи, можно с большой вероятностью утверждать, что она является естественным последствием задерживающего влияния света на рост.

Что касается действия лучей различной длины волны, то оказывается, что задерживающее влияние на рост оказывают, главным образом, лучи более преломляемой половины спектра, т. е. синие и фиолетовые, которые, вообще говоря, играют лишь подчиненную роль в фотосинтезе. Роль ультрафиолетовых лучей еще не может считаться выясненной. X-лучи, радиоактивные лучи и лучи эманации радия при кратковременном освещении стимулируют рост, а при более продолжительном действии вызывают вредные последствия. Действие всех этих лучей с очень короткой волной в общем напоминает действие ядов на организм.

На рост в длину оказывает влияние также сила тяжести; если ориентировать стебель в обратном нормальном положении, то обнаруживается замедление роста; при косой ориентировке верхняя и нижняя стороны органа начинают расти неравномерно, вследствие чего получаются изгибы, о которых более подробно будет речь ниже.

Чисто механическое давление на растущую клетку естественно вызывает угнетение роста, и при достаточной силе давления может наступить даже приостановка роста. С другой стороны, сдавленная клетка в свою очередь давит на окружающие ее предметы, при чем, как показал *Пфедфер*, оболочка теряет свое напряженное состояние, и вся сила осмотического давления клеточного сока обращается на внешнее препятствие. Понятно, что, таким образом, нежная растительная ткань может проявить огромное механическое действие. Молодой боковой корешок по этой причине может не только пробить ткань старого корня, но, выйдя наружу и попав в трещину камня, расколоть и камень.

Если растущий орган подвергается растяжению, то вначале происходит замедление роста, а потом наступает ускорение.

Что касается химических агентов, влияющих на рост, то на первом плане, без сомнения, следует поставить питательные минеральные вещества. Здесь на сцену выступает закон минимума, о котором уже была речь выше. Если в окружающей растении среде один из необходимых элементов будет представлен в недостающем количестве, то рост растения задерживается, и оно принимает карликовые размеры, при чем размеры отдельных органов гармонично уменьшаются. Впрочем, при недостатке азота и фосфора наблюдается непропорциональное удлинение междоузлий стебля, корней и корневых волосков.

Наилучший рост совпадает с некоторым оптимальным количеством питательных минеральных солей; когда же количество их переходит оптимум, снова наступает замедление роста. Явления роста, без сомнения, находятся в прямом соотношении с дыхательными процессами, вследствие чего на скорость роста большое влияние оказывает присутствие кислорода в среде, окружающей растение.

Исследование показывает, что у высших растений при недостатке кислорода, когда начинается интрамолекулярное дыхание, рост продолжается лишь очень короткое время и затем останавливается. Таким образом, для этих растений необходимо присутствие кислорода для осуществления роста, при чем количество кислорода должно быть такое, которое обеспечивало бы нормальное кислородное дыхание.

У некоторых растений увеличение парциального давления кислорода по сравнению с наблюдающимся в воздухе вызывает даже усиление роста, если атмосфера искусственно обогащается кислородом (опыты *Вилера*), или увеличивается давление на $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{3}$ атм. При сильном же сжатии газа, в котором находится растение, происходит замедление роста, которое следует отнести на счет механического воздействия сжатого газа.

Во всяком случае увеличение содержания кислорода по сравнению с содержанием его в воздухе вызывает ускорение роста лишь в редких слу-

чаях; гораздо чаще подобное ускорение достигается уменьшением атмосферного давления на $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{7}$ атм. В этих условиях скорость роста увеличивается у самых разнообразных растений в 2—3 раза, а у картофеля даже в 9 раз по сравнению со скоростью при нормальном атмосферном давлении. Подобные же результаты получаются и в том случае, когда искусственно уменьшается содержание кислорода при сохранении нормального атмосферного давления.

На основании этих данных следует заключить, что для роста существует некоторое оптимальное содержание кислорода в атмосфере, при котором он достигает наибольшей скорости.

Абсолютная величина этого оптимума для различных растений различна; большинство высших растений требует довольно значительного содержания кислорода в среде, между тем, как семена многих водных растений (например, риса) могут прорасти при очень малом количестве этого газа.

Наконец, у анаэробных микроорганизмов энергичный рост совершается лишь в отсутствии кислорода, и явления роста прекращаются, если парциальное давление этого газа достигает:

для сульфобактерий	0,700 атм.
„ серных бактерий	0,200 „
„ <i>Clostridium butyricum</i>	0,003 „
„ <i>Bactridium butyricum</i>	0,001 „

Из этих цифр видно, что для бактерий маслянокислого брожения кислород является вредным химическим агентом в отношении роста.

У обыкновенных аэробных растений рост задерживается присутствием значительных количеств углекислого газа; так, например, у корней происходит замедление роста уже при 5% CO_2 в воздухе, а при содержании 25—30% этого газа рост приостанавливается совершенно.

У стеблей задержка роста обнаруживается при содержании 15% CO_2 в атмосфере, а полная остановка при 20—25%. Как уже было замечено ранее, CO_2 является продуктом отброса; вредное влияние на рост производит присутствие и других продуктов отброса, накаплиющихся в среде, окружающей растение.

Угнетающее действие на рост оказывают разнообразные ядовитые вещества, поступление которых в живую клетку нарушает ее жизнедеятельность. Однако, многие яды в слабых растворах вызывают усиление роста, т. е. оказывают стимулирующее действие.

Подобное действие обнаруживается также со стороны наркотиков (например, эфира).

Стимулирующее действие на рост констатировано и для разнообразных солей, при чем действие отдельной соли, как показывают некоторые исследования, слагается из действия ионов. Анионы вызывают ускорение

роста, тогда как катионы, напротив, задерживают рост. Действие соли, следовательно, является суммарным, составленным из противоположных действий ионов.

Так как в основе явления роста, без сомнения, лежат химические превращения веществ протоплазмы, то стимулирующее действие химических агентов можно приписать их участию в этих превращениях.

Однако, связь между внешними проявлениями роста и реакциями, происходящими в протоплазме, настолько сложна и слабо изучена, что нам остается пока лишь констатировать факты, не вдаваясь в их рациональное объяснение.

ГЛАВА XXXV.

Движения у растений. Тургорные движения. Классификация движений активных. Ростовые движения. Геотропизм. Сила тяжести, как раздражитель. Опыты Найта. Клиностат. Положительный и отрицательный геотропизм. Характеристика геотропического изгиба. Автотропизм. Время реакций. Время восприятия раздражения. Зависимость времени восприятия от величины действующей силы. Внутренний механизм восприятия силы тяжести. Орто- и плагиотропные органы. Влияние внешних условий на явления геотропизма. Эпинастия и гипонастия.

Наше обычное представление о неподвижности растения основано, главным образом, на том, что более знакомые нам высшие растения являются прикованными к субстрату и лишены способности быстро перемещаться. На самом деле растения совершают весьма сложные и разнообразные движения, изучение которых составляет одну из интереснейших проблем физиологии растений.

Как известно, в каждой живой клетке содержатся осмотически действующие вещества, которые притягивают воду, вследствие чего увеличивается объем вакуоли с клеточным соком, и оболочка клетки испытывает известное растяжение. Степень этого растяжения определяется, с одной стороны, величиной осмотического давления, а, с другой, состоянием самой оболочки.

За немногими исключениями, клетки вполне выросшие имеют мало растяжимые оболочки по сравнению с клетками растущими.

Степень растяжения оболочки может быть определена обычным методом плазмолиза; при уничтожении тургора плазмолизирующими растворами обычно наблюдается сокращение оболочки от 3 до 20%; редко оно достигает 40%, в среднем же его можно считать равным 10%.

Понятно, что вместе с изменениями осмотического давления клетка совершает движения, которые могут иметь очень важное физиологическое значение; напомним, например, движения замыкающих клеток устьиц, которые предохраняют надземные части растения от излишней потери воды. Кроме того, известны многие разнообразные случаи тургорных движений, выполняемых отдельными органами или комплектами клеток, которые играют большую роль в размножении растений.

Осмотическое давление и, как его результат, тургорное напряжение оболочек клеток являются основным и необходимым условием для осуществления ростовых движений растения. Как мы видели, рост представляет собой естественное последствие питания. Разрастание каждого органа можно рассматривать как некоторое поступательное движение, являющееся результатом воздействия внутренних причин, кроющихся в самой организации растения. Но движение это, с другой стороны, имеет чисто принципиальное, так сказать, механическое значение; с биологической точки зрения увеличение размеров всего растения и его отдельных органов представляет собой акт органического развития, совершающийся по некоторому заранее определенному плану. В этом акте развития, хотя бы и связанном с значительными перемещениями в пространстве отдельных частей растения, не заключается основного признака для биологического представления о движении. С биологической точки зрения под движением организма или его частей подразумеваются такие перемещения их в пространстве, которые заключают в себе некоторый активный элемент, присущий организму в силу его организации, и которые представляют собой реакцию на раздражение живой протоплазмы.

Если раздражителем является какой-либо внешний агент, то получается индуцированное или паратоническое движение; если же агент, вызывающий раздражение, принадлежит самому растению, и движение не связано ни с какой доступной нашему наблюдению внешней индукцией, то оно получает название автономного.

Далее, обычно отделяют в особую группу движения локомоторные, совершаемые свободными растительными организмами. Что же касается растений, прикрепленных к определенному месту, то движения их опять таки распределяются в две группы, движения ориентировочные или тропизмы и движения, не связанные с ориентировкой в пространстве, или настии.

Чтобы лучше представить себе процессы ростовых движений в их взаимной связи и последовательности, рассмотрим сначала тропизмы.

Ростовые движения.

Геотропизм. Выше мы уже не раз указывали, что для успешного выполнения функции питания высшему сухопутному растению необходимо было развить два поглотительных аппарата, один в почве, другой в воздухе. Успешная работа этих аппаратов требует вместе с тем и определенной ориентировки всего тела растения в пространстве. Повседневное наблюдение показывает нам, что стебли большинства растений принимают отвесное направление, т. е. ориентируются по направлению радиусов земного шара. В этом легко убедиться, если посмотреть, как ориентируются стволы деревьев на склонах оврагов или горных ущелий.

Каким образом достигается эта ориентировка? Опыт показал, что в данном случае растение пользуется силой тяжести: действительно,

только эта сила в любой точке земного шара действует по направлению его радиусов и, следовательно, только она может быть использована для определения направления роста стебля и корня. Совершенно понятно также, что для подлежащей ориентировки стебля и корня растение должно было в своей организации приспособиться к тому, чтобы корень рос по направлению к центру земли, а стебель по направлению от центра.

Что действительно ориентировка стебля и корня определяется непрерывным воздействием силы тяжести, это иллюстрируют классические опыты *Найта*. Как известно, при прорастании семени, в каком бы положении оно не было положено, корешок и стебелек всегда принимают обычную ориентировку по отвесу: если проросток положить горизонтально, то через некоторое время мы увидим, что верхушка корешка изогнется книзу, а верхушка стебелька кверху.

Найт сделал предположение, что если в этом случае действует только сила тяжести, то ее легко заменить другой силой, например, центробежной, действующей в любом направлении. Для проверки такого предположения *Найт* укрепил на ободе колеса несколько прорастающих семян в самых разнообразных положениях и привел колесо в быстрое вращательное движение, при чем быстрота была достаточна для развития значительной центробежной силы. В результате оказалось, что проростки ориентировались перпендикулярно к ободу колеса, при чем корни росли по направлению центробежной силы, а стебли в противоположном направлении, к центру колеса, где и встретились своими верхушками.

В опыте *Найта* сила тяжести действовала в одном направлении с центробежной, но благодаря вращению колеса, действие силы тяжести уничтожалось, так как стебель и корень непрерывно меняли свое положение относительно центра земли. В конце концов проростки ориентировали свое тело соответственно направлению центробежной силы.

В другом опыте *Найт* поставил колесо горизонтально и заставил его вращаться вокруг вертикальной оси. В этом случае сила тяжести и центробежная сила действовали в разных и взаимноперпендикулярных направлениях. Согласно законам механики следовало ожидать, что проростки ориентируются не горизонтально и не вертикально, а в некотором косом направлении, параллельно слагающей двух действующих сил. Опыт показал, что, действительно, при очень медленном вращении колеса, когда преобладала сила тяжести, проростки принимали положение, близкое к вертикальному; при ускорении движения колеса и возрастании центробежной силы, они, напротив ориентировались в положении, все более и более близком к горизонтальному.

Новейшие исследования *Джилльте* подтвердили, что центробежная сила вполне может замещать силу тяжести, и растение совершенно не чувствует этой замены, так как обе силы обладают одним и тем же основным свойством сообщать движущимся телам ускорение, пропорциональное массе. Опыты *Найта* относятся к самому началу XIX в. (1806); в конце этого столетия (1879 г.) *Сакс* построил очень удобный аппарат, названный им *клиностагом*, при помощи которого устраняется действие силы

тяжести, и корень и стебель растут в случайном положении в зависимости от первоначальной ориентировки (рис. 253).

Существенной частью клиностага является горизонтальная ось, приводимая в движение часовым механизмом со скоростью, которая не настолько велика, чтобы развить центробежную силу сколько-нибудь заметной величины. Растение прикрепляется к горизонтальной оси, и, вследствие ее вращения, одностороннее действие силы тяжести на стебель и корень уничтожается.

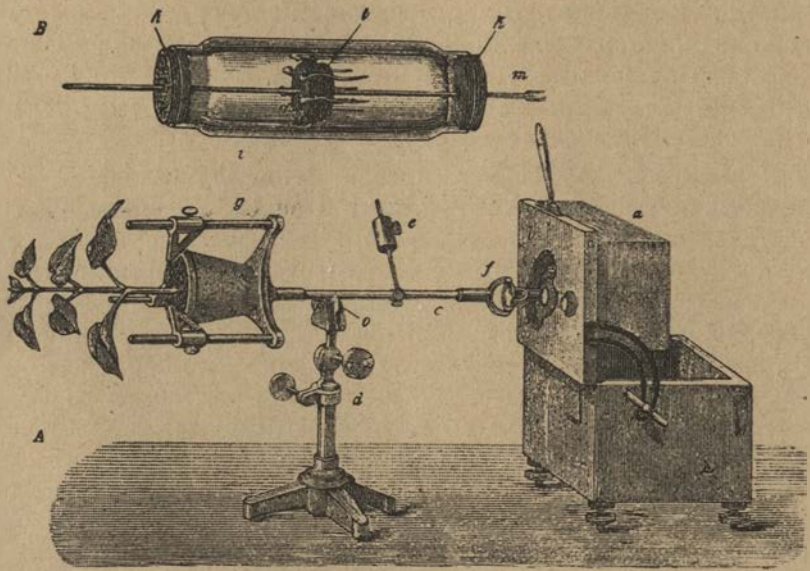


Рис. 253. Клиностаг. В ящике *ab* находится часовой механизм, приводящий во вращение горизонтальную ось *c* с укрепленным на одном конце ее растением. Для опытов с проростками употребляется стеклянный цилиндр *B*.

Ориентировочные движения растений под влиянием силы тяжести называют геотропизмом, при чем различают прежде всего положительный и отрицательный геотропизм. Если орган растет по направлению к центру земли, то его называют положительно геотропичным, а само ростовое движение положительным геотропизмом; если орган растет в обратном направлении, то его называют отрицательно геотропичным, а ростовое движение — отрицательным геотропизмом.

Обычно у большинства растений корни являются органами положительно, а стебли отрицательно геотропичными. Не следует думать, однако, что в данном случае имеет значение морфологическая натура органа. Наблюдение показывает, что в зависимости от потребностей растения, корень может приобрести отрицательный, а стебель положительный геотропизм. Так, например, у растений тропических мангровых болот, описанных выше, дыхательные корни растут вверх, подобно стеблям. Далее, известно не мало случаев, когда стебли обнаруживают положительный геотропизм; особенно часто явление это наблюдается у стеблей молодых проростков и

цветоножек; при этом положительный геотропизм нередко переходит затем в отрицательный. Положительный геотропизм наблюдается также у плодов некоторых растений (например, у *Luffa*).

Геотропическая чувствительность, вообще говоря, чрезвычайно распространена в растительном царстве и свойственна также и низшим растениям, например, мхам, водорослям и грибам; однако, не мало представителей низших растений, особенно среди водорослей, вовсе лишены ее и этот факт может служить доказательством, что развитие аппарата для ориентировки тела растения соответственно направлению силы тяжести, стоит в зависимости от потребностей растений.

Рассмотрим теперь сущность и внешние проявления геотропической реакции у растения. Прежде всего следует заметить, что внешнее проявление геотропической реакции наблюдается только в зоне роста и вообще только у органов растущих. Поэтому мы вправе геотропическое движение отнести к категории движений ростовых.

Сущность явления сводится к тому, что когда геотропически чувствительный орган находится в положении, отвечающем его нормальному положению относительно направления силы тяжести, то рост его совершается как бы по заранее предначертанному плану, соответственно общему морфологическому строению растения. Так, например, если проросток высшего растения расположен так, что стебель и корень в своем положении ориентированы по направлению силы тяжести, то оба эти органа удлиняются, не обнаруживая отклонений от первоначального положения. Если же проросток будет положен горизонтально, то нормальное течение роста корня и стебля нарушается; каждый из этих органов образует характерный изгиб, стремясь занять отвесное положение. Если мы будем следить последовательно за ростом изгибающегося корня, то оказывается, что изгиб обнаруживается в зоне роста, при чем вначале дуга изгиба имеет большой диаметр, который затем уменьшается; изгиб делается круче и мало по малу захватывает всю зону роста. В то же время наблюдается в более старой части кончика корня контр-изгиб, который обуславливается так называемым **а в т о т р о п и з м о м**.

Дело в том, что растению присуща способность исправлять всякое отклонение от предначертанной в организации первоначальной формы, будет ли вызвано это отклонение чисто механическим путем или раздражением, как в случае геотропизма. Эта способность и является причиной автотропных ростовых движений.

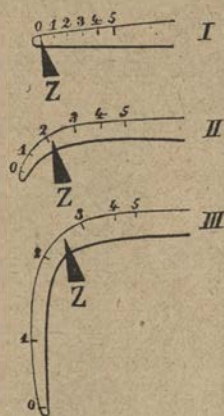


Рис. 254. Геотропическое изгибание корня (проростка *Vicia Faba*). I — корень, росший раньше отвесно книзу, положен горизонтально и снабжен метками тушью. II — тот же корень через 7 часов. III — тот же корень через 28 часа; он опять направился отвесно книзу. Z — неподвижный указатель. (По Саксу).

Принципиально с изгибами корня совершенно сходны изгибы стебля; любопытно, что верхушка стебля при изгибе нередко переходит за вертикальную линию, получается избыточный изгиб, который является как бы следствием геотропического последействия; затем обычно

происходит выпрямление, так как стебель получает в таком положении новое раздражение и изгибается в противоположную сторону (рис. 255).

Если растение с полученным геотропическим изгибом перенести на клиностаг, то, как показали *Баранецкий* и *Фехтинг*, изгиб выравнивается под влиянием автотропизма.

Из сказанного ясно, что при несоответствии положения геотропически чувствительного органа с направлением силы тяжести в росте его наступает существенное изменение, при чем одна сторона начинает прорастать скорее другой и в результате получается изгиб. В некоторых случаях для стебля было констатировано усиление роста на выпуклой стороне и замедление на вогнутой; но общего правила дать нельзя, так как изгиб может получиться и от одного замедления роста на вогнутой стороне (рис. 256).

Во всяком случае можно лишь сказать, что изгиб является результатом неодинаково быстрого роста двух противоположных сторон органа и что в случае положительного геотропизма задержка роста происходит на нижней, а в случае отрицательного — на верхней стороне органа.

Явление изгиба, как показывают исследования, есть явление активного роста в определенном направлении; кончик корня, если ему поставить препятствие для изгибания, может преодолеть сопротивление в несколько сот

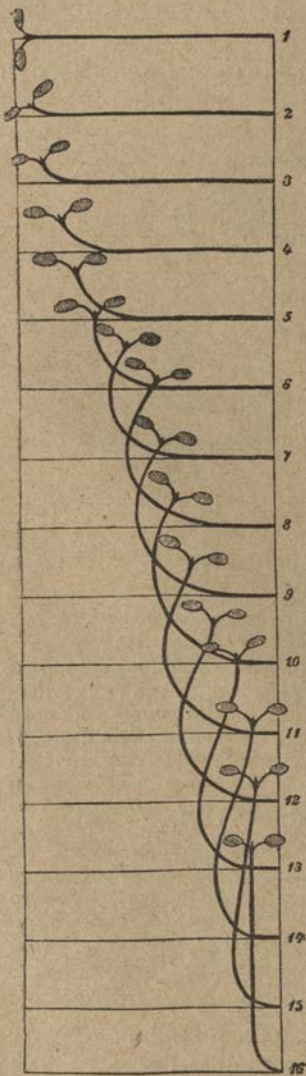


Рис. 255. Ход геотропического движения. 1—16 изображают последовательные стадии геотропического изгибания проростка, выросшего в полусвете. При № 1 он положен горизонтально, а в № 16 совершенно уже выпрямился. (Схематизировано).

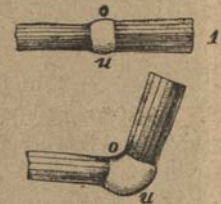


Рис. 256. Геотропическое изгибание узловой подушечки злака. 1 — Стебель, первоначально росший вертикально, положен горизонтально. 2 — Нижняя сторона *u* узловой подушечки сильно удлинилась, верхняя *o* — не удлинилась (даже несколько укоротилась). Получившаяся вследствие этого изгиб приводил более молодую часть стебля приблизительно на 75°.

раз превышающее его собственный вес. Понятно также, что при изгибании верхушки стебля совершается очень значительная работа, сопровождающаяся поднятием определенного груза.

Опыт показывает вместе с тем, что сила тяжести сама по себе является лишь освобождающей причиной при изгибах, активная же сила их производящая принадлежит самому растению.

Сила тяжести служит лишь раздражителем. Обычно первые признаки реакции организма в смысле неравномерного прироста наблюдаются лишь спустя более или менее длинный промежуток времени от 10 минут до 1½ и более часов. Это «время реакции», которое может быть различным в зависимости от внешних причин и природы растения. Опыт показывает, однако, что вовсе нет необходимости подвергать растение воздействию раздражающей силы все время, пока не покажутся первые признаки изгиба; достаточно сравнительно очень короткого времени раздражения, которое называется временем восприятия, чтобы растение затем обнаружило реакцию в виде изгиба уже тогда, когда раздражающая причина перестала действовать.

Время восприятия колеблется для различных растений от 2 до 20—25 минут; при этом совершенно безразлично, будет ли действовать раздражение все это время или же оно будет слагаться из очень коротких периодов, прерываемых отсутствием раздражения.

Если растение после периода раздражения, хотя бы и очень короткого, затем проходит период покоя, то время восприятия не изменяется, когда продолжительность периода покоя превосходит длину периода раздражения не более, чем в пять раз; при более длинных периодах покоя раздражение как бы утеривается и реакция не наступает. Далее оказывается, что для геотропической реакции имеет значение и величина силы тяжести, которую можно заменить центробежной силой и таким образом изменять по произволу.

Приведем цифры, полученные Руттен — Пекельгарингом на проростках овса (*Avena*).

Величина центробежной силы в граммах	Время восприятия в секундах	Произведение из предшествующих чисел
0.04 гр.	7800	312
0.25 „	1300	325
0.76 „	415	315
4,84 „	60	290
24 00 „	12	287
46,00 „	7	322

Из этих данных видно, что произведение из величин, определяющих время и силу, оказывается довольно постоянным. Отсюда понятно, что время восприятия уменьшается по мере увеличения силы. Таким образом, для растения в сущности безразлично, получает ли оно необходимое раздражение путем продолжительного воздействия малой силы или путем краткого воздействия большой силы. Положение это известно под

именем закона произведения или закона количества раздражения, открытого *Блаузом* и *Фрешелем* впервые для фототропизма, о котором будет речь ниже, и доказанного для геотропизма *Пекельгарингом*.

Что касается времени реакции, то оно тоже сокращается вместе с возрастанием величины центробежной силы; однако, строгой пропорциональности здесь не наблюдается. Так, напр., *Бах* нашел для *Vicia Faba* следующие величины:

Велич. центробежн. силы в граммах	Время реакции в минутах
0,056	206
0,200	125
1,25	87
40-50	70,4
100-110	68,7

Отсюда ясно, что реакция организма на раздражение пропорциональна его количеству лишь на первых стадиях; впоследствии же наступают процессы, ограничивающие величину реакции, так как эта последняя определяется внутренней организацией и связана с многими процессами, которые могут задерживать ее течение. Таков, напр., автотропизм, т. е. свойство растения восстанавливать нарушенное изгибом положение органа.

Исследование показывает далее, что для воспроизведения изгиба важен лишь угол, под которым действует сила тяжести; наибольший эффект получается, когда она действует под углом в 90° к направлению оси органа, при чем совершенно безразлично, будет ли, напр., корень направлен верхушкой к центру земли или в противоположную сторону. Если положить стебель горизонтально и фиксировать в одном случае основанием, а в другом верхушкой, то в обоих случаях получится одинаковый изгиб. Различие заключается, однако, в том, что в одном случае кверху поднимается верхушка стебля, а в другом его основание. Отсюда ясно, что направление силы тяжести само по себе не имеет значения: растение не стремится при изгибе придать нормальное положение своим осевым органам по отношению к направлению силы тяжести; точнее, оно не различает этого направления, а лишь параллельность или непараллельность оси органов с этим направлением.

Следует заметить, что когда количество раздражения очень велико, напр., когда оно превышает в 1000 раз нормальное, необходимое для восприятия, то корень дает вместо положительных отрицательные изгибы и делается отрицательно геотропичным; это наблюдается, напр., у корней лупина, лишенных верхушки.

Выше уже было отмечено, что геотропические изгибы осуществляются только в растущих органах. Опыт показывает вместе с тем, что восприятие раздражения неодинаково в зоне роста; наибольшая чувствительность в корне, напр., сосредоточена в его верхушке, при чем раздражение, воспринятое одной верхушкой, передается другим растущим частям. То же

самое наблюдается и для стебля; однако, зона высокой чувствительности у стебля нередко не ограничивается его верхушкой, а распространяется и далее к основанию. Но мы можем в качестве обобщения высказать положение, что чувствительность геотропическая в корне и стебле уменьшается по мере движения от верхушки к основанию органа.

Геотропическая реакция является ответом на раздражение, исходящее со стороны силы тяжести или веса; однако, вес самого органа при этом не играет никакой роли, его можно уравновесить, и изгиб все же произойдет. Отсюда ясно, что сила тяжести действует на некоторые элементы находящиеся внутри тела растения, — точнее внутри каждой отдельной клетки.

В виду того, что главная масса протоплазмы нередко оказывается подвижной, раздражение от силы тяжести может воспринимать лишь кожистый слой ее. *Нолль* высказал мнение, что в пленчатом слое должна быть особая структура, по функции идентичная с статоцистами ракообразных. У этих животных, как известно, восприятие силы тяжести совершается в небольшой полости, выстланной нервными окончаниями; в этой полости находится тяжелый свободно подвижный предмет, так называемый статолит, который при разных положениях тела животного передвигается в полости и вызывает раздражение соответствующих окончаний нервов.

К мнению *Нолля* присоединились *Немец* и *Габерландт*, которые рассматривают растительную клетку, как статоцист, в котором роль нервных окончаний играет кожистый слой протоплазмы; роль же статолитов исполняют крахмальные зерна.

Действительно, подвижные крахмальные зерна найдены у многих растений в стеблях, в крахмалоносном влагалище и в корнях — в клетках чехлика. Нужно заметить, однако, что гипотеза эта не может считаться вполне обоснованной, так как есть не мало геотропически чувствительных растений, у которых зерна крахмала совершенно отсутствуют (напр., гифы грибов, корневые волоски). Кроме того, путем опытов с клиностатом удалось доказать, что для воспроизведения геотропического изгиба вовсе нет необходимости, чтобы подвижные крахмальные зерна скопились на определенной стороне клетки.

В конце концов нельзя не сознаться, что о внутреннем механизме восприятия силы тяжести у растений мы ничего определенного пока не знаем.

Органы, как главный корень и стебель, которые принимают направление параллельное направлению силы тяжести, называются ортотропными; им свойственны положительный и отрицательный геотропизм.

Существуют, однако, органы, которые занимают косое или перпендикулярное положение по отношению к направлению силы тяжести; это так называемые плагиотропные органы. Таковы, напр., боковые ветки главных осевых органов. Еще *Саксу* простыми опытами удалось доказать, что боковые ветки у главного корня *Vicia Faba* обладают гео-

тропической чувствительностью и делают изгибы, если их вывести из нормального косо́го направления.

Что касается влияния внешних условий на геотропическую чувствительность, то прежде всего необходимо отметить действие тепла. Под влиянием пониженной температуры нормально ортотропные превращаются в плагиотропные; подобное явление констатировано для побегов *Senecio vulgaris*, *Sinapis arvensis*, *Holosteum umbellatum* и этиолированных проростков картофеля (*Solanum tuberosum*).

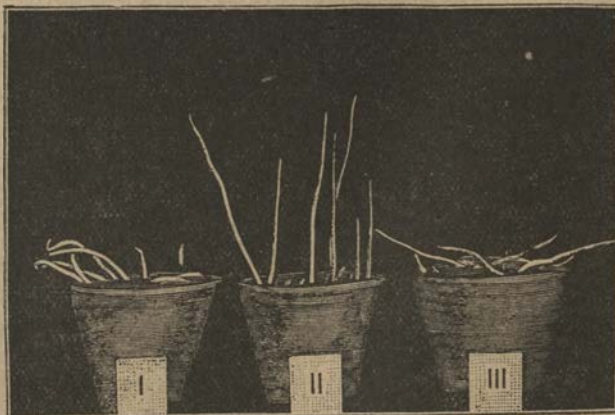


Рис. 257. Прорастание гороха. I и III—в лабораторном воздухе, содержащем светильный газ. II—светильный газ удален пропусканием воздуха через накаленные трубки с окисью меди. Под влиянием содержащихся в светильном газе этилена и ацетилена этиолированные стебли принимают горизонтальное положение. (По Немобову).

Далее еще Шталь отметил, что под влиянием света плагиотропные органы нередко приобретают положительный геотропизм; эта особенность является вполне целесообразной для подземных стеблей, называемых корневищами, которые поэтому несмотря на неровности почвы, остаются в земле и не выходят наружу.

На характер геотропической реакции оказывает влияние также и среда, в которой находится орган; так, напр., культура во

влажном воздухе ослабляет геотропическую чувствительность у корня по сравнению с культурой в обыкновенном воздухе или в почве. Очень небольшие примеси некоторых ядовитых газов, напр., ацетилена, и этилена, вызывают у стеблей стремление к горизонтальному росту; вертикальные стебли при этом изгибаются (рис. 257).

До сих пор мы говорили о геотропизме у органов, построенных радиально. Явления геотропизма наблюдаются также и у органов дорзивентральных, как, напр., листья; нужно заметить, однако, что дорзивентральность листьев обуславливается в значительной степени условиями освещения и в нормальных условиях роста ориентировочные движения листьев совершаются под комбинированным действием различных внешних факторов, среди которых едва ли не первое место занимает свет. Для изучения геотропической реакции поэтому совершенно необходимо помещение листьев в темноту; но в темноте развитие листьев настолько задерживается, что для точного учета реакции геотропизма материал оказывается мало пригодным. Однако, по данным Куина, листья *Lophospermum scandens* вполне выносят затенение и благодаря этому явилась возмож-

ность доказать геотропическую чувствительность для типичных дорзвентральных органов. Нужно заметить, что в ориентировочных движениях боковых органов дорзвентральных, как листьев, так и веток, нередко играют роль *настии*, т. е. такие изгибы, направление которых обусловливается внутренними соотношениями в росте и развитии организма. Различают *эпинастию*, когда верхняя часть бокового органа прорастает сильнее нижней, и *гипонастию*, когда, наоборот, нижняя сторона растет скорее верхней.

ГЛАВА XXXVI.

Движения растений. Фототропизм и его внешние проявления. Место восприятия фототропного раздражения; передача раздражения. Механизм восприятия. Влияние напряженности света. Влияние лучей различной длины. Зависимость фототропных изгибов от температуры. Термотропизм. Электротропизм. Гальванотропизм. Хемотропизм. Осмотропизм. Аэротропизм.

Фототропизм. Вторым фактором, которым растение пользуется для ориентировки в пространстве своего тела и отдельных органов, является свет. Вся сумма явлений, связанных с ориентировочными движениями под влиянием света называется **фототропизмом** или **гелиотропизмом**. Фототропическая реакция проявляется в виде характерного изгиба, если растение подвергнуть одностороннему освещению.

Различные органы при этом реагируют различно: органы геотропически ортотропные, как корень и стебель, обыкновенно обнаруживают положительный или отрицательный фототропизм; в первом случае они изгибаются по направлению к источнику падающего света, во втором — в направлении обратном; органы же плагитропные обнаруживают плагитропность и в фототропизме.

Свет и сила тяжести в нормальных условиях роста оказывают совместное действие на растущие органы, при чем обычно органы положительно геотропичные, как, напр., корни, оказываются отрицательно фототропичными и, наоборот, отрицательно геотропичные органы обнаруживают положительный фототропизм. Следует заметить, однако, что фототропическая чувствительность вообще оказывается менее распространенным свойством растений, чем геотропизм (рис. 258).

Положительный фототропизм наблюдается уже у низших растений, как, напр., у водорослей, у бесхлорофильных грибов (рис. 259); но особенно он характерен для стеблей высших растений. Известны, однако, и положительно фототропичные корни, напр., у *Allium Sativum*. Корневым органам, однако, присущ по преимуществу отрицательный фототропизм. Наконец, у дорзвентральных органов, как, наприм., у листьев наблюдается поперечный фототропизм.

В естественных условиях роста фототропизм особенно резко проявляется у растений, растущих на опушке леса или вообще испытывающих одностороннее затенение. У растений же, растущих на открытых местах, фототропизм может проявляться, благодаря перемещению солнца над го-

ризонтом: некоторые растения столь быстро реагируют соответствующими изгибами, что их фототропные надземные части остаются все время обращенными к солнцу. Таковы, напр., подсолнечник и череда, цветы которых всегда обращены к солнцу. С внешней стороны фототропическая реакция не отличается от геотропической: фототропический изгиб получается вследствие неравномерности в росте двух противоположных сторон органа,

при чем положительная реакция по существу не отличается от отрицательной. Первые признаки изгиба появляются обыкновенно в зоне наибольшего роста органа, при чем положительно и отрицательно реагирующие органы нередко ориентируются совершенно точно в направлении лучей. Наличие

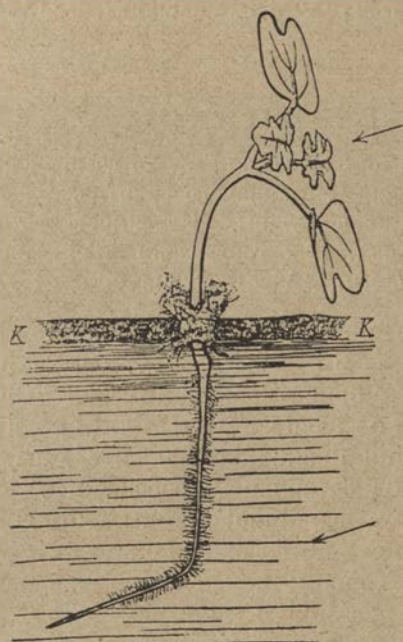


Рис. 258. Проросток белой горчицы (*Sinapis alba*), первоначально равномерно освещенный со всех сторон, а потом только с одной стороны. Стебель наклоняется к свету, корень отклоняется от света, листовые пластинки располагаются перпендикулярно к свету. КК—свободно лежащий на воде поплавок из пробки.

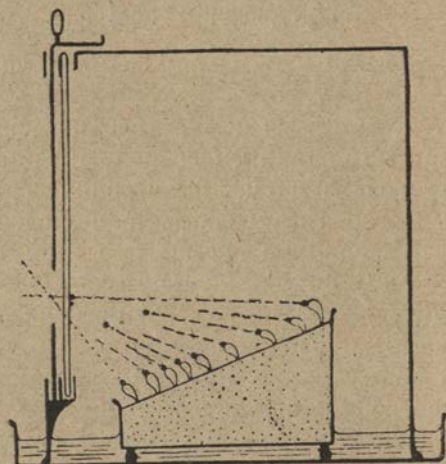


Рис. 259. Положительный фототропизм спорангиеносцев гриба *Pilobolus*. Гриб находится в темной камере, в которую пропускается свет через отверстие с одной стороны.

геотропизма обычно не мешает проявлению фототропизма, в чем легко убедиться из повседневного опыта. Что касается ориентировки таких плагиотропных органов, как зеленые листья, то движения их осуществляются не только ростовыми изгибами, но также скручиванием черешка или же колебаниями в величине тургора на двух противоположных сторонах черешка. В результате этих движений листовая пластинка ориентируется таким образом, что ее морфологически верхняя сторона обращается к источнику света, при чем главную роль в ориентировке листьев, как показал *Визнер*, играет диффузный свет. Этот ученый различает следующие три типа листьев: эуфотометрические, панфотометрические и афотометрические.

Ориентировка листьев первого типа имеет целью поставить пластинку в положение перпендикулярное к направлению наиболее интенсивного диффузного света (рис. 260, 261 и 262).

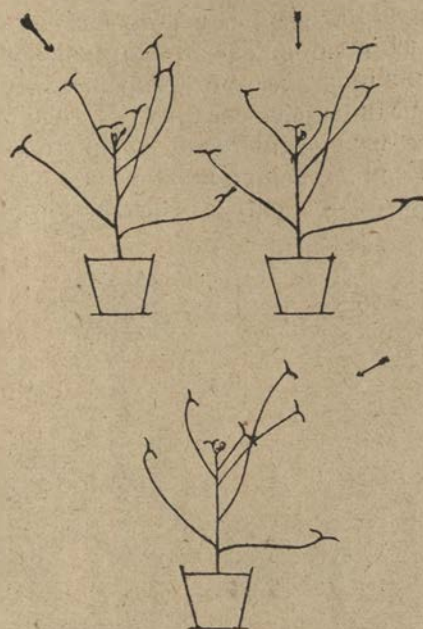


Рис. 260. Повороты листовых пластинок к свету у растения с аутофотометрическими листьями. Стрелками показано направление лучей света.

При таком положении пластинка может подвергаться также и действию прямых солнечных лучей, хотя бы и не очень продолжительное время. Листья второго типа, напротив, ориентируются таким образом, что освещение пластинки прямыми лучами солнца, по крайней мере в полуденные часы дня, совершенно устраняется. Такая ориентировка характерна особенно для компасных растений; у этих растений, к которым между прочим принадлежит наше *Lactuca scariola*, пластинки листьев становятся вертикально в плоскости меридиана. Листья панфотометрические нередко построены билатерально, т. е. их морфологически нижняя и верхняя стороны имеют одинаково развитую столбчатую паренхиму (рис. 263).

Что касается афотометрических листьев, то они оказываются вовсе не чувствительны к свету в отношении их ориентировки; таковы в особенности листья, построенные радиально, как например, хвои сосны.

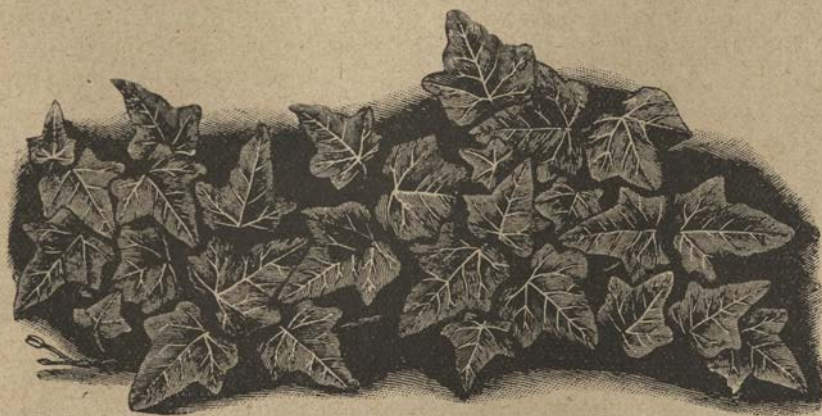


Рис. 261. Мозаика листьев плюща в чаще леса. Ориентировка листовых пластинок при одностороннем освещении.

Наконец, в некоторых случаях ориентировка листовых пластинок достигается не ростовыми движениями черешков и пластинок, прекращающимися вместе с прекращением роста, а изменениями тургорного напряжения в сочленениях. У белой акации (*Robinia Pseudacacia*), например, отдельные листочки сложного листа находятся в постоянном движении. Если падающий на лист свет слаб и падает, например, сверху, то пластинки листочков располагаются горизонтально и перпендикулярно к падающим

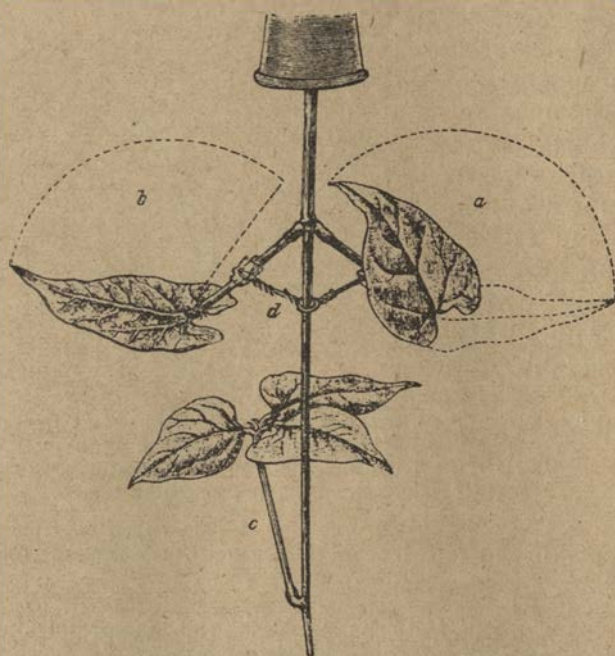


Рис. 262. Фасоль в обратном положении. Два черешка закреплены проволокой, чтобы сделать их неподвижными. Лист *b* в первоначальном положении, лист *a* перевернулся, лист *c* принял нормальное положение вследствие перекручивания черешка.

лучам: если направление лучей меняется, то меняется и ориентировка пластинок, которые стремятся занять положение перпендикулярное к направлению лучей.

Такую ориентировку пластинок можно назвать световой. Когда же сила света становится очень значительной, то пластинки стремятся занять косое положение по отношению к направлению лучей; если, например, сильный свет падает сверху, листочки приподнимаются кверху и приближаются друг к другу верхними сторонами, вслед-

ствие чего лучи падают на пластинки под острым углом и действие света таким образом ослабляется. Эту ориентировку можно, в противоположность световой, назвать защитной.

У тех растений у которых ориентировка листьев достигается ростовыми движениями, защитой против слишком яркого света нередко служит разрастание пластинок, которое изменяет их форму из плоской в выпуклую или вогнутую.

В виду того, что свет задерживает рост, прежде сводили явления фототропизма к неодинаково быстрому росту под влиянием неодинаково сильного освещения двух противоположных сторон. Что касается отрицательно фототропных органов, то приходилось допускать здесь налич-

ность трудно объяснимого противоречия, так как в этом случае более быстро растущей оказывалась сильнее освещенная сторона.

Но на самом деле, как показали уже исследования *Дарвина*, фототропный изгиб может получиться в такой части органа, которая значительно удалена от места воздействия одностороннего освещения. Особенно интересны в этом отношении опыты *Ротерта* над некоторыми злаками. Так, например, у *Setaria viridis* проросток состоит из сравнительно короткой семядоли (3—6 мм.) и длинного подсемянодольного колена стебля — гипокотыля (5—6 сант.). Опыт показывает, что фототропные изгибы совершаются гипокотылем, если одностороннему освещению подвергается семядоля; сам же гипокотиль нечувствителен к свету, по крайней мере в отношении фототропных движений. Здесь, следовательно, место восприятия светового раздражения ясно отделено от места воспроизведения реакции. Правда, подобные случаи сравнительно редки в растительном царстве, но они очень ценны, как указание, что явление фототропизма нельзя сводить к неодинаково быстрому росту неодинаково освещенных сторон органа. В основе фототропизма лежит раздражение протоплазмы, которое может передаваться на известное расстояние, но сущность и механизм этого раздражения нам пока неизвестны. У других злаков нет такого резкого разграничения воспринимающей и реагирующей зон проростка; вместе с тем опыт показывает, что особенно чувствительной к свету является верхушка семядоли и полученное ею раздражение передается к основанию.

Ротерт показал, что неравномерность фототропной чувствительности есть очень распространенное явление и у других растений, помимо зла-



Рис. 263. Растение-компас *Silphium laciniatum*; 1—вид с востока, 2—вид с юга.

ков. Опыты показали вместе с тем, что передача фототропного раздражения происходит при посредстве паренхимы и притом не по прямой линии. Если надрезать пластинку листа с двух сторон так, чтобы надрезы заходили друг за друга и если перерезать сосудистоволокнистые пучки, то раздражение все же передается от верхушки к основанию органа.

Современные данные о фототропной реакции позволяют различать в ней четыре разных процесса: восприятие, возбуждение, передачу и изгиб.

Механизм восприятия для нас остается совершенно неизвестным, главным образом, потому, что свет нельзя заменить другим агентом, как это имело место в явлениях геотропизма. Можно высказать предположение, что действие света аналогично действию силы тяжести, т. е. оно чисто механическое. Действительно, *Максвелль* показал, что луч при падении на тело оказывает давление, равное приблизительно 0,5 млгр. на кв. метр. *Лебдеву* удалось опытным путем доказать наличие такого чисто механического действия света. Предположение, что свет действует механически, однако, не имеет за себя до сих пор ни одного факта и более вероятной является гипотеза о фотохимическом действии света. Без сомнения, лучистая энергия вызывает в живой клетке очень разнообразные и глубокие химические превращения и потому вполне допустимо, что под воздействием света в живых клетках образуются вещества, под влиянием которых происходит неравномерный рост. В таком случае фототропизм явился бы лишь частным случаем хемотропизма (о нем речь будет ниже) и по существу вполне отличным от геотропизма. Действительно, *Корренс* показал, что геотропические изгибы у *Helianthus* могут осуществляться в отсутствии кислорода, между тем, как для воспроизведения фототропных ростовых движений присутствие кислорода совершенно необходимо и притом в количестве довольно значительном (около 1% его нормального количества в воздухе). Наконец, новейшие исследования показывают, что раздражения, не доходящие до порога реакции и производимые силою тяжести и светом, не могут суммироваться, подобно тому, как суммируются раздражения от силы тяжести и центробежной силы. В этом нельзя не видеть существенного отличия фототропизма от геотропизма.

Фототропное возбуждение получается при одностороннем освещении органа растения и в этом отношении явления фототропизма сходны с явлениями геотропизма. Если растение укрепить на клиностате и заставить его вращаться, то одностороннее освещение не вызывает фототропного изгиба, подобно тому, как не получается геотропного изгиба при соответствующем вращении клиностата.

Само собою разумеется, что в данном случае вращение растения не уничтожает светового возбуждения самого по себе; уничтожается только внешнее выражение реакции в виде изгиба, так как возбуждение распространяется на все стороны ортотропных органов.

Значение односторонности освещения в явлениях фототропизма в сущности неизвестно, так как чрезвычайно трудно определить ход лучей внутри ткани растения. Предположение *Габерланда*, что световое восприятие совершается кожицей и что последняя имеет для этой функции особые анатомические приспособления, пока не имеет под собой твердых фактических данных. Действительно, в кожице ортотропных органов очень чувствительных к свету никаких особых приспособлений для восприятия не найдено. *Нордгаузен* доказал, что фототропные изгибы совершаются органом даже в том случае, если кожица разрушена шлифованием.

Что касается значения напряженности и продолжительности действия света для воспроизведения фототропных реакций, т. е. изгиба, то здесь наблюдается та же законность, как и в явлениях геотропизма. *Блаув* и *Фрешель* показали, что при восприятии главную роль играет количество света, которое может быть получено при более или менее продолжительном освещении в зависимости от напряженности лучей.

Блаув получил следующие данные для продолжительности освещения, необходимого, чтобы вызвать изгиб в зависимости от напряженности света

Продолжительность освещения.	Сила света в свечеметрах.	Произведение из продолж. на силу света.
6 час.	0,00085	18,6
1 „	0,00477	17,2
4 минуты	0,0898	21,6
4 секунды	5,456	21,8
1/100 „	1902	19,0
1/1000 „	26520	26,5

Из этих цифр, видно, что вместе с увеличением интенсивности света, продолжительность освещения для восприятия уменьшается и что восприятие определяется количеством света, которое остается одинаковым или почти одинаковым.

Если растение получает количество света меньшее, т. е. не достигающее до порога восприятия, но освещение чередуется с промежутками затемнения, то, в конце концов, получается суммирование раздражения и фототропная реакция наступает даже в том случае, когда продолжительность затемнения превосходит продолжительность освещения в 16 раз (опыты *Натансона* и *Прингсгейма*).

Если на растение падает количество света значительно большее того, которое необходимо для воспроизведения изгиба, то получается изгиб отрицательный, который может замениться индифферентным отношением, если количество света продолжает нарастать; за индифферентной стадией может последовать вторичный положительный изгиб, если количество света снова нарастает.

Этот вторичный изгиб уже не является чисто фототропной реакцией, так как для его осуществления требуется тем большее количество света, чем выше его интенсивность.

Фототропная чувствительность изменяется не только у разных растений, но также и у одного и того же растения в зависимости от стадии его развития; так, напр., молодые спорангиеносцы *Phycomyces* чувствительнее старых.

Не раз подвергался изучению вопрос о качестве света, т. е. о длине волны тех лучей, которые вызывают фототропические изгибы. Недавние опыты *Блаува* показывают, что все видимые лучи спектра обладают активностью в фототропизме, но в весьма различной степени. Для семян овса все лучи менее преломляемой половины спектра оказались очень слабо активными; активность затем сильно возрастает, начиная от лучей λ 500 μ и достигает максимума в лучах синих λ 465 μ , а затем она падает к концу видимого спектра и падение продолжается также в области ультрафиолетовых лучей.

Для гриба *Phycomyces* лучами максимальной активности являются лучи λ 550 μ , а поднятие кривой начинается с лучей λ 500 μ .

Осуществление фототропного изгиба зависит от t° , как и вообще все явления роста. По данным *Ниберга* восприятие раздражения происходит при t° ниже 0° и выше 44° , тогда как изгиб осуществляется при более благоприятных температурах. *Ниберг* поэтому полагает, что в основе фототропизма лежит фотохимический процесс, скорость которого весьма мало зависит от t° .

Термотропизм. Под именем термотропизма известна группа явлений, которые близко стоят к фототропизму. Еще *Визнер* указал, что проростки кресс-салата, конских бобов и др. растений дают положительные изгибы под влиянием невидимых ультракрасных лучей. Явление это по существу не отличается от фототропизма, так как в данном случае дело идет о той же лучистой энергии только иного качества в смысле длины волны. Нужно заметить, однако, что действие невидимых ультракрасных лучей солнечного спектра еще очень мало изучено.

К термотропизму относят также и ростовые движения, которые происходят от неравномерного нагревания среды, где находится испытуемый орган. Так, напр., *Вортманн* показал, что корни не отвечают при развитии во влажном воздухе или в воде на одностороннее нагревание; но они производят характерные изгибы, если их культивировать во влажных опилках.

В опытах *Вортманна* корни растений помещались в цинковом ящике в 6 сант. шириной, при чем одна сторона его нагревалась пламенем газовой лампы до 40° C, а другая охлаждалась током воды до 9° C; таким образом, в ящике на каждый сантиметр t° падала на 5° C.

Понятно, что в этих условиях противоположные стороны одного и того же корня нагревались неодинаково. В результате корни дали изгибы: росшие при высокой t° отрицательные, а росшие при низкой поло-

жительные. Напр., корни *Erythronium* при t° 27,5 $^{\circ}$ С до 50 $^{\circ}$ дают отрицательные изгибы, а при 26—12 $^{\circ}$ С положительные; при 27 $^{\circ}$ наблюдаются то отрицательные, то положительные изгибы. Для гороха переходная точка лежит при 32 $^{\circ}$, а для кукурузы при 38 $^{\circ}$ С.

Сущность подобных изгибов, как и вообще явлений термотропизма, в которых причиной служат не лучи, а направление температурного падения в проводниках (опилки) совершенно неизвестна.

Принимая во внимание единство лучистой энергии, можно ожидать, что электрические лучи, отличающиеся большой длиной волны, также окажутся активными в качестве раздражителя. Действительно Геглеру удалось показать наличие отрицательного электротропизма у *Physcomyces*; но факт этот стоит совершенно особняком и не позволяет сделать каких-либо определенных выводов. Более разработан вопрос о влиянии электрического тока. Эльфвинг впервые наблюдал искривление корней, опущенных в воду, через которую пропускался ток. Этот, так называемый, гальванотропизм может быть то отрицательным, то положительным, в зависимости от плотности тока в самом корне, т. е. отношения силы тока к его поперечному сечению. Токи высокой плотности вызывают положительный изгиб, т. е. изгиб в сторону катода, а токи слабой плотности вызывают изгибы в сторону анода. Позднейшие исследования показали, что положительный гальванотропизм обуславливается прекращением роста на одной стороне корня, которое вероятно является результатом химического воздействия образующихся при прохождении тока веществ (быть может H_2O). Отрицательный же гальванотропизм, несомненно, имеет в основе раздражение протоплазмы, при чем, как показал Гасснер, местом восприятия служит верхушка корня. По мнению Ротерта возможен и настоящий положительный гальванотропизм при очень низких плотностях тока.

Получается ли гальванотропическое возбуждение от повреждения верхушки корня, или же оно есть результат одностороннего накопления некоторых продуктов электролиза в ткани корня, неизвестно.

Хемотропизм. Ориентировочные движения органов в виде изгибов могут быть вызваны также неравномерным распределением растворенных в воде веществ; движения эти соединяют под общим именем хемотропизма. Наибольшее количество фактических данных относится к гифам грибов и пыльцевым трубкам. Если, как это делал Миоши, высеять споры грибка на продырявленную тонкими отверстиями слюдяную пластинку, положенную на поверхность желатины, пропитанной хемотропично действующей жидкостью, то гифы гриба прорастают через отверстия в желатину. Такой же результат получается и в том случае, если наполненные хемотропно действующей жидкостью тонкие капилляры погрузить в питательную среду, в которой развивается мицелий гриба. Миоши исследовал таким образом большое количество разнообразных веществ и пришел к выводу, что одни вещества притягивают гифы грибов, другие отталкивают их, наконец, третьи не вызывают никакого действия. Особенно хорошими хемотропными приманками являются:

аммиачные соли, фосфаты, пептон, аспарагин, сахар. Глицерин оказывается индифферентным веществом для плесневых грибов; отталкивание вызывают: органические и неорганические кислоты, некоторые соли, напр., KNO_3 , $MgSO_4$, виннокислый калий и натрий, а также продукты обмена вещества самих грибов (рис. 264).

Уже из приведенного перечня видно, что хемотропное действие веществ не стоит в прямой связи с их питательным значением.

Хемотропная реакция, вызываемая одним и тем же веществом, изменяется в зависимости от его концентрации. Так, напр., *Mucor stolonifer* реагирует положительными изгибами на 0.1% раствор сахара; эта

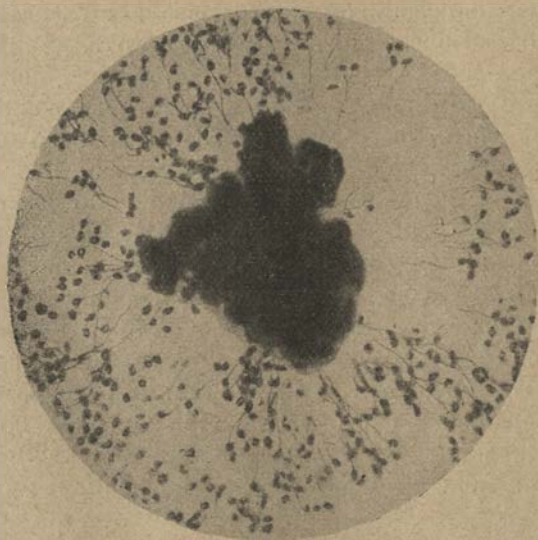


Рис. 264. Пыльцевые трубки *Vallota purpurea*, привлекаемая комочком диастаза. Положительный хемотропизм.

реакция усиливается вместе с концентрацией сахара, но когда последняя достигнет 15—30%, наблюдается ослабление реакции; а при 50% обнаруживается отталкивание.

Хемотропическое раздражение обнаруживает нередко очень низкие пороги; напр., сапролегния обнаруживает положительный хемотропизм уже при 0.805% мясного экстракта, *Mucor Mucedo* при 0.01% глюкозы и 0.05% азотнокислого аммония.

Хемотропизм играет выдающуюся роль в явлениях размножения растений и симбиоза, о чем будет речь ниже. Отталкивание

органов, вызываемое высокими концентрациями веществ, в сущности вряд ли можно отнести к хемотропной реакции, так как в этом случае вещество не проникает в клетку, а действует чисто осмотически. Подобные отталкивания поэтому называют осмотропизмом.

Хемотропными раздражителями могут быть не только вещества, находящиеся в растворе, но также и газы. Изгибы, вызываемые газами, были впервые изучены *Моллишем* на корнях и названы аэротропизмом; позже те же явления положительного и отрицательного аэротропизма были исследованы *Половцовой* на стеблевых органах по отношению к CO_2 , H и N . Последние два газа оказались индифферентными; CO_2 вызывает положительные изгибы у высших двудольных растений и не вызывает изгибов у однодольных; гриб *Phycomyces* давал только отрицательные изгибы.

Гидротропизм. Очень близок к аэротропизму гидротропизм, в основе которого лежит восприятие к неравномерному распределению в окружающей орган атмосфере водяного пара. Очень демонстративен для показания наличия гидротропизма у корней опыты *Сакса*. Если сито, наполненное влажными опилками, подвесить так, чтобы дно его составляло с горизонтальной плоскостью угол в 30—40°, то посаженные в опилки семена гороха дают корешки, которые сначала растут вертикально под влиянием геотропизма. Но когда верхушка корешка выйдет на воздух, то получается изгиб, и корень, отклоняясь от вертикали, прижимается к дну сита. Если дном служит обыкновенная марля или канва, то корень прошивает ткань, так как, войдя из воздуха в опилки, он делает геотропические изгибы и снова выходит в воздух, а затем опять под влиянием гидротропизма входит в опилки (рис. 265).

Что в данном случае отклонение корня от вертикали вызывается именно влажностью воздуха, легко доказать, окружая дно сита атмосферой, насыщенной парами воды: в этом случае по выходе из опилок корни продолжают расти вертикально. Позднее *Молиш* и *Пфеффер* доказали, что восприятие неравномерной влажности совершается исключительно верхушкой корня.

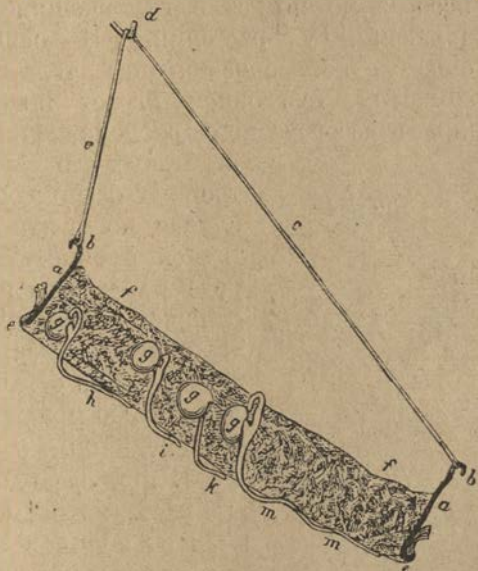


Рис. 265. Гидротропизм корней.

Органы растений способны реагировать ростовыми движениями также на раздражения чисто механического характера, причиняющие местное повреждение ткани. Движения этой категории называют **травматотропизмом**. Он был впервые открыт *Дарвином* у корней. Если верхушке корня наносится одностороннее поранение путем механического пореза каким-либо реактивом или нагреванием, то в зоне роста получается изгиб, удаляющий верхушку от повреждающего предмета; в этом случае, следовательно, реакция всегда носит отрицательный характер.

К разряду тропизмов относят также **реотропизм**, впервые открытый у корней *Ненсеном*. Сущность явления сводится к тому, что при развитии корней в токе воды получаются изгибы навстречу тока. Особенно чувствительными оказались корешки крестоцветных. По данным *Ньюкомба*, изгибы получаются уже при скорости тока в 2 сант. в минуту; наибольшей интенсивности реакция достигает при скоростях 100—150 сант. в минуту. При скорости в 1000 сант. в минуту наблюдаются отрицательные изгибы, которые, вероятно, обуславливаются чисто механическим

воздействием тока. Нужно заметить, что реотропизм далеко не пользуется большим распространением, и чисто индивидуальные различия по отношению к нему могут быть очень велики.

ГЛАВА XXXVII.

Движения растений. Вьющиеся растения. Гаптотропизм. Никтинастические движения. Сон растений. Эпинастии и гипонастии. Сеймонастия.

Гаптотропизм. Из предыдущего очерка видно, как разнообразны могут быть внешние факторы, вызывающие ростовые движения у растений. В основе всех этих движений лежит определенная ориентировка тела растения во внешней среде. Без сомнения, геотропизм играет выдающуюся роль в смысле достижения целесообразного расположения как всего тела растения, так и отдельных его частей. Вертикальная постановка ортотропных осевых органов, однако, возможна лишь в том случае, когда эти органы сами по себе обладают достаточной прочностью и крепостью. Между тем, в природе наблюдается немало растений, стебли которых слишком слабы для поддержания всего тела в вертикальном положении. В таком случае растению приходится либо оставаться расprostертым на поверхности земли, либо искать опоры среди внешних, окружающих его предметов.



Рис. 266. Верхушка вьющегося растения (*Ipomoea purpurea*), выросшая выше подпорки и совершившая так называемые свободные обороты. (Из Detmer'a. *Physiol. Pract.*)

В природе наблюдаются оба эти случая. Некоторые растения остаются расprostертыми на земле и имеют ползучие стебли. Другие, напротив, прикрепляются к разным предметам и принимают положение, близкое к вертикальному. В эту группу входят вьющиеся и лазающие или цепляющиеся растения. Стебли вьющихся растений требуют вертикальной опоры, вокруг которой они образуют винтообразные обороты. Опыт показывает, что на молодых стадиях развития стебель вьющихся растений обнаруживает ортотропность и удерживается в вертикальном положении. Затем верхушка его активно наклоняется, делается плагитропной и в то же время она начинает совершать нутационные, т. е. круговые движения вокруг вертикальной части стебля, как опоры. У одних растений движения совершаются по направлению движения часовой стрелки (вправо), напр., у хмеля, жимолости (*Lonicera Caprifolium*); у других в обратном направлении (влево), напр., фасоль, вьюнок. Некоторые же растения могут вращаться вправо и влево, напр., *Bowiea volubilis*, *Loasa lateritia*.

Направление вращения верхушки определяет и направление завивания стебля вокруг опоры (рис. 267 и 268).

Истинная причина круговых движений стебля и завивания не может считаться вполне выясненной. Некоторые исследователи полагают, что круговые движения суть движения автономные, т. е. независимые от воздействия внешних факторов; другие, напротив, считают, что в основе круговых движений лежит сила тяжести, при чем предполагают наличие особого диагеотропизма, вызывающего неодинаково быстрый прирост боковых частей стебля.

Если вращающаяся по кругу верхушка стебля встретит подходящую опору, то начинается процесс завивания; завитки сначала бывают неплотны и пологи, а затем они под влиянием отрицательного геотропизма делаются крутыми и плотно охватывают опору. Процесс завивания, однако, еще очень мало изучен, и потому мы не будем на нем далее останавливаться.

Лазящие или цепляющиеся растения достигают удержания всего тела в определенном положении при помощи особых органов, усиков или прицепок, назначение которых заключается в прикреплении к опоре при посредстве особых хватательных или гаптотропных движений.

В усики превращаются обыкновенно боковые ветви стебля, листья или части листьев, главный же побег обнаруживает обычный рост. Лишь очень немногие тропические растения лазят при посредстве своего главного стебля.

Существенным отличием движений усиков от завивания стебля вьющихся растений является то обстоятельство, что усики могут производить завитки во всех направлениях.

Усики представляют собой нитевидные органы, часто с хорошо развитым дорзивентральным строением, которое легко обнаруживается уже



Рис. 267. Верхушечная часть растения, вьющегося слева направо (*Pharbitis hispida*, из сем. *Convolvulaceae*). Верхние листья долгое время остаются маленькими.



Рис. 268. Верхушечная часть растения, вьющегося справа налево. Молодой побег (*Myrsiphyllum asparagoides*, сем. *Liliaceae*). На коротких боковых побегах находятся молодые филлокладии.

при внешнем наблюдении. В начальных стадиях развития они обыкновенно бывают завиты спиралью, при чем морфологически нижняя сторона их обращена кнаружи. Затем усик разрастается, выпрямляется и начинает производить круговые нутационные движения, которые напоминают круговые движения стеблей вьющихся растений. Движения усика обуславливаются неравномерным ростом двух противоположных сторон.

Рост усика в длину в этот период происходит весьма быстро, и удлинение нередко достигает 50—90% первоначальной величины, при чем прирост сосредоточивается не на верхушке, а в зоне более или менее удаленной от нее. Затем через 3—5 дней рост как бы приостанавливается, после чего снова наступает период энергичного удлинения, хотя прирост уже не достигает такой значительной величины, как во время первого периода.

В период вторичного удлинения опять наступает большая неравномерность в приросте двух противоположных сторон усика: на этот раз преобладание получает морфологически верхняя сторона, усик завивается штопором, при чем морфологически верхняя сторона остается снаружи.

Во все время, пока усик растет, он сохраняет специфическую чувствительность к прикосновению твердого тела, на которой и основан механизм завивания усика. Если прикоснуться, напр., деревянной палочкой к морфологически нижней стороне усика *Passiflora* или *Cyclanthera pedata*, то уже через несколько секунд (5—30) наступает искривление, при чем нижняя сторона остается вогнутой. Изгиб иногда образуется настолько быстро, что за ним можно следить невооруженным глазом.

Изгиб затем постепенно уничтожается и образуется снова при новом прикосновении твердого тела.

Если же твердое тело прикасается к морфологически верхней стороне, то никакого изгиба не получается. Нужно заметить, однако, что у некоторых растений, напр., у *Cobea scandens*, *Cissus discolor* и др., изгиб получается и при раздражении верхней стороны.

Наиболее чувствительной к прикосновению оказывается верхушечная часть усика: к основанию чувствительность падает до нуля; чувствительными оказываются обе стороны, верхняя и нижняя; различие же сводится только к реакции, т. е. к образованию изгиба, как уже отмечено выше.

Опыты *Дарвина* и в особенности более поздние исследования *Пфёффера* позволяют нам теперь определенно судить о механизме восприятия раздражения усиками. На первый взгляд может показаться, что причину раздражения нужно искать в давлении, которое производит твердое тело при прикосновении к усикам. Так думал *Дарвин*, который даже пробовал определить минимальный груз для того, чтобы вызвать изгиб.

Опыты *Пфёффера*, однако, показали, что статическое давление само по себе не может вызвать изгиба. Так напр., если на усик пустить струю воды, масла, ртути, вообще какой-либо жидкости, то никакого изгиба не

наступает, хотя бы сила удара струи была такова, что вызывала бы даже механическое повреждение усика. Отсюда понятно, что в природных условиях дождевые капли не вызывают завивания усиков.

Но если к жидкости примешаны какие-либо твердые тела в взвешенном состоянии, то изгиб от удара струи всегда наступает с неизменной правильностью. На основании этих данных можно было бы подумать, что усики различают агрегатное состояние тел и отвечают изгибом только на раздражение твердыми телами. Но *Пфедфер* показал, что усики не отличают 10—14% желатину, представляющую собою при обыкновенной т° типичное твердое тело, от воды. Стеклянная палочка, покрытая слоем такой желатины, не вызывает изгиба ни при ударах, ни при потирании, между тем, как прикосновение тонких и гладких стеклянных нитей, бумажных полосок, животного пузыря, кусочков воска и т. п. вызывает изгиб. Однако, изгиб получается только в том случае, если прикосновение твердого тела сопровождается трением, хотя бы и очень легким; при простом надавливании реакции не получается.

Отсюда ясно, что усикам свойственна контактная чувствительность, стоящая весьма близко к осязательной чувствительности кожи у высших животных. Чувствительность эта, повидимому, сосредоточена в эпидермисе, и у некоторых лазящих растений эпидермис обладает особыми анатомическими приспособлениями, т. наз. чувствительными порами (рис. 269).

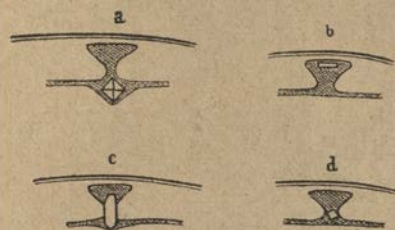


Рис. 269. Чувствительные поры из клеток эпидермиса усика *Cuscuta Реро*; *a, b, c* и *d*—утонченные места в клеточной оболочке, к которым прилегает протоплазма с кристаллами щавелевокислой извести.

Образование изгиба, как показали опыты, происходит вследствие ускорения роста и оно принадлежит, следовательно, к типичным ростовым движениям.

Благодаря нутационным движениям верхушки, усик как бы отыскивает твердую опору, и если таковая окажется (не слишком толстая и не слишком тонкая), то он обхватывает ее своим изгибом. Как уже сказано выше, за изгибом следует распрямление усика, если не наступит нового раздражения; в природных условиях, однако, это вторичное раздражение неизбежно наступает при ослаблении изгиба вследствие трения усика об опору; в результате получается новый изгиб, который захватывает все большую и большую часть усика и который приводит к настоящему завиванию усика вокруг опоры. За каждым изгибом опять следует распрямление, приводящее к ослаблению охвата и новым раздражениям. В конце концов получается воспроизведение хватательных движений: усик схватывает опору, сжимает ее, затем сжатие ослабляется, опора готова ускользнуть, но новое раздражение вызывает новое сжатие, и подобные движения продолжают вплоть до прекращения роста, фиксирующего завивы усика вокруг опоры.

Нужно заметить, однако, что после схватывания опоры рост усика в длину быстро прекращается; затем начинается винтообразное закручивание основной части усика, приводящее к тому, что тело растения притягивается к опоре. Получаются спиральные завитки, на которых растение поддерживается, как на пружинах (рис. 270, 271, 272).

У усиков, захватывавших опору, нередко наблюдается утолщение, как верхушечной, так и основной части, а также усиленное развитие механической ткани; усики же, оставшиеся без опоры, большую часть быстро отмирают и сбрасываются растением, как излишние части.

Галотропизм свойственен не только типичным усикам; он встречается также у корней, листьев, особенно у их черешков, а также у



Рис. 270. Усик *Bryonia dioica*.



Рис. 271. Часть лазящего стебля *Lophospermum scandens*. Побег прикрепляется нижними частями листовых черешков, которые играют роль органов прикрепления, обвивая тонкую подпорку на подобие усиков.

отдельных частей листовой пластинки. Разнообразные движения, относящиеся к этой области, однако, остаются еще очень мало изученными.

Никтинастические движения. У многих растительных органов, особенно у листьев и цветов, наблюдаются движения, связанные со сменой дня и ночи, вследствие чего является возможность различать дневное и ночное положение этих органов.

Так как обычно раскрытые днем цветы на ночь закрываются, а листья принимают поникшее положение, то это дало повод говорить о снере растений и движениях сна. На самом деле движения эти вовсе не связаны с утомлением, они требуют затраты известной силы от растения и могут быть устранены без видимого вреда для него.

Общей причиной, вызывающей эти движения, являются изменения в нагревании и освещении; свет и тепло служат, таким образом, внешними факторами, обуславливающими движения сна. Так как в данном случае растение реагирует на всестороннее изменение в нагревании или освещении, наступающее во времени, то движения сна называются, в отличие от фототропизма и термотропизма, *настиями*.

Обычно движения раскрывания, напр., цветка наз. *эпинастическими*, а движения закрывания *гипонастическими*; и те и другие можно соединить под общим названием *никтинастических движений*, так как они являются периодическими, связанными со сменой дня и ночи.

Никтинастические движения листовых органов являются типичными ростовыми движениями и они свойственны растениям самых разнообразных групп, как *Alsineae*, *Compositae*, *Solaneae*, *Balsaminaceae* и др.

Распростертые более или менее наклонно к горизонту листья этих растений на ночь резко меняют свое положение, либо поднимаясь вверх, либо опускаясь книзу и, след., приближаясь к положению вертикальному (рис. 273 и 274).

Причиной такого перемещения является ослабление освещения; действительно, у недотроги (*Impatiens parviflora*) можно вызвать среди дня заметное опускание листьев посредством затенения. По измерениям *Пфеффера* и *Видергейма* при этом происходит значительное ускорение роста в верхней части черешков. Поэтому понятно, что движение происходит лишь у листьев, продолжающих расти, и амплитуда движений уменьшается вместе с возрастом листа.

У многих растений, однако, и вполне взрослые листья производят никтинастические движения; в этом случае главную роль играют сочленения, как напр., у листьев бобовых (*Leguminosae*), *Oxalideae*, *Marantaceae*, некоторых *Euphorbiaceae* и пр.

У сложных листьев, напр., у листьев *Mimosa pudica*, в движении принимают участие все сочленения листа, вследствие чего движение значительно усложняется.

Никтинастические движения вызываются не только уменьшением силы света, но также и увеличением ее. Листья с сочленениями реагируют не только на изменения в напряженности света, но также и на смену температуры, при чем повышение t° действует подобно увеличению интен-



Рис. 272. Часть лезящего побегов *Ampelopsis Veitchii* (*Vitis inconstans*). Усики *R* прикрепляются к гладкой стене посредством особых утолщений на верхушке на подобие присосок.

сивности света, тогда как охлаждение вызывает движения, аналогичные движениям при затемнении. В качестве примеров можно указать листья *Mimosa*, *Acacia lophantha*, *Phaseolus multiflorus*. Складывание листочков у *Robinia Pseudacacia* под влиянием яркого света, быть может, вызывается их перегреванием; это — так называемый дневной сон листьев.



Рис. 273. Сонные движения листьев у *Amicia zygomeris*. Слева в рассеянном дневном свете с распростертыми листочками, справа — после затемнения, в положении сна.

В никтинастических движениях листьев с сочленениями рост почти не играет никакой роли, но зато первенствующее значение приобретают изменения тургора в сочленениях. Однако, до настоящего времени мы не располагаем точными данными, в каком направлении происходит изменение тургора в сочленении. Проще всего предположить, что в верхней половине сочленения при затемнении происходит нарастание тургора, а в нижней — ослабление его или более медленное нарастание в связи с открытым *Лепешкиным* изменением проницаемости протоплазмы в зависимости от света.

Нельзя не заметить, что в природных условиях роста растений никтинастические движения осложняются геотропизмом и фототропизмом, и что вообще каждое движение скорее является результатом суммы воздействия нескольких факторов, чем результатом воздействия одного. Кроме того, никтинастические движения в природе являются периодическими: если растение, производящее фотонастические движения, перенести в темноту и сохранять его при постоянной температуре, то оно будет продолжать периодические движения, как бы отвечая на смену дня и ночи, которой на самом деле нет.

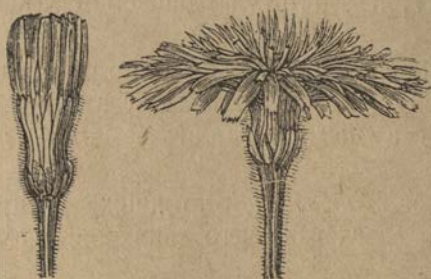


Рис. 274. Корзинка (соцветие) одного сложно-цветного (*Leontodon hastilis*), слева — закрывшаяся вследствие затемнения, справа — раскрывшаяся при освещении. (Из Детмера, *Physiol. Prakt.*)

Особенно ясно выражено сохранение периодических движений у *Mimosa* и *Acacia lophantha*; лишь после продолжительного пребывания в темноте способность к движениям пропадает, и наступает так называемое оцепенение от темноты. У *Mimosa* такое же состояние оцепенения можно вызвать на свету, устранив доступ CO_2 к листьям.

Периодичность сохраняется при постоянстве внешних условий также у листьев таких растений, у которых никтинастические движения являются ростовыми (напр. у *Nicotiana*).

Некоторые же растения при перенесении в темноту быстро теряют способность к никтинастическим движениям.

Любопытно, что при непрерывном освещении фотонастические движения у *Impatiens* и *Acacia lophantha* исчезают, и листья принимают дневное положение. По некоторым наблюдениям в приполярных странах движения сна растений исчезают вместе с наступлением непрерывного освещения и снова обнаруживаются, когда появляются ночи.

Истинная причина сохранения периодичности никтинастических движений при постоянстве внешних условий у некоторых растений в сущности неизвестна. Некоторые авторы склонны рассматривать эти движения, как движения автономные, независимые от воздействия внешних факторов и лишь совпадающие со сменой дня и ночи. Очень возможно, что в данном случае действует не одна, а несколько причин, вследствие чего трудно выделить влияние одной из них.

Сейсмонастия. Под именем сейсмонастии разумеют движения, вызываемые ударом или сотрясением. Так, например, *Mimosa pudica*, превосходно воспроизводящая никтинастические движения, еще более резко реагирует на удар. Уже легкого прикосновения к листу мимозы достаточно, чтобы вызвать характерное опускание вниз черешка и складывание листочков. Реакция протекает чрезвычайно быстро и обратила на себя внимание еще в то время, когда между животным и растением проводилась резкая грань, и когда растения считались лишенными чувствительности. Опускание вниз главного черешка происходит в течение 4—7 секунд у горизонтально лежащего и в течение 30 сек. у вертикально стоящего растения. После склонения вниз черешок вновь начинает подниматься и спустя 10—15 минут достигает первоначального положения; поднятие, однако, продолжается еще некоторое время, затем следует опять опускание, и только после повторения нескольких колебательных движений лист принимает окончательно нормальное положение (рис. 275).

Опыт показывает, что сейсмонастические движения осуществляются при ударе не только твердыми, но также и жидкими телами, напр., каплями дождя, и в этом отличие рассматриваемых движений от галлотропизма усиков.

Механизм движения сосредоточен в сочленениях, при чем местом воспринимающим раздражение от удара, является нижняя сторона сочленения.

Раздражение получается лишь от удара, простое надавливание не вызывает реакции. В нижней половине сочленения происходит изменение тургора, она резко уменьшается в объеме, и упругость ее падает на $2\frac{1}{2}$ —5 атмосфер, по определениям *Пфеффера*. Главную роль играют паренхимные клетки сочленения, которые быстро отдают воду в межклетные пространства, отчего нижняя часть сочленения темнеет. В основе явления, след., лежит быстрое изменение осмотического давления в паренхимных клетках сочленения, но причина и механизм этого изменения давления ближе неизвестны.

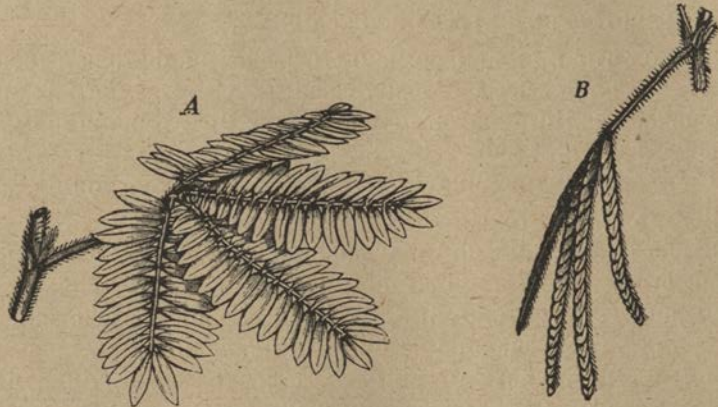


Рис. 275. Сложные двуперистые листья *Mimosa pudica*; А—нормальное положение, В—после раздражения.

Раздражение получается не только от удара, но также от поранений и химических воздействий, при чем можно констатировать проведение раздражения от тканей, не участвующих в реакции в сочленения; напр., если сделать надрез пластинки листа близ сочленения, то реакция обнаруживается сначала на ближайшем сочленении, а затем и на более отдаленных. Мимоза отвечает опусканием листьев также на раздражения от электрических индукционных ударов; это обстоятельство дало возможность точно дозировать силу раздражителя для установления предела, при котором еще получается реакция. При этом оказалось, что отдельные раздражения слабыми токами, сами по себе недостаточные для реакции, могут суммироваться, если они следуют друг за другом с достаточной частотой.

Чувствительность мимозы непостоянна и изменяется в зависимости от внешних условий; так напр., она впадает в оцепенение при t° ниже 15° и выше 40° С.

Что касается передачи раздражения по телу, то у мимозы она совершается особенно быстро при поранениях и достигает 100 мм. в секунду. Такая скорость получается, напр., при перерезывании черешка, при простом надрезе она уже меньше, а при обжоге всего 7 мм.

Во всяком случае скорость передачи раздражения у мимозы может считаться наивысшей; однако, она в среднем в 1000 раз меньше, чем скорость передачи раздражения по нерву у животного.

Интересно, что раздражение передается лишь по тканям сосудисто-волокнистых пучков, при чем передача совершается грубо механически, так как часть пучка может быть убита, и все же раздражение передается. Сущность передачи, по видимому, сводится к изменению гидростатического давления в сосудах.

Сейсмонастические движения свойственны не только листьям мимозы, но также листьям *Neptunia obovata*, *Desmanthus plenus*, *Biophyllum sensitivum*.

Очень вероятно, что вообще все листья с сочленениями способны реагировать на сотрясения, хотя и в значительно более слабой степени, чем листья мимозы стыдливой.

ГЛАВА XXXVIII.

Движения растений. Автономные движения. Локомоторные движения растений. Ориентировочные локомоторные движения. Хемотаксис. Осмотаксис. Фототаксис. Термотаксис. Гальванотаксис. Движения пластид. Движение клеточных ядер.

Автономные движения. Все только-что рассмотренные движения можно соединить под общим термином паратонические или индуцированные, т. е. представляющие ответ на определенное раздражение извне, исходящее от определенного внешнего фактора. Само движение совершается на счет запасов энергии организма, воздействие же внешнего фактора играет роль лишь освобождающей причины.

Но если оградить растение от раздражений, вызывающих паратонические движения, то оно все же не останется неподвижным, но будет совершать автономные движения, причины которых нужно искать уже внутри организма; движения этого рода являются также ответными, но в качестве освобождающих причин действуют внутренние факторы, находящиеся в тесной связи с организацией растения.

Классическим примером автономных движений являются движения листьев у *Desmodium gyrans*; у этого растения листья тройчатые, при чем верхушечный более крупный лист совершает никтинастические движения, между тем как боковые листочки при температуре 30—35° С совершают столь быстрые автономные движения, что их можно проследить невооруженным глазом. Скорость движений падает с уменьшением или увеличением t° по сравнению с оптимальной, а при 16° и 42° уже наступает оцепенение.

К автономным движениям следует отнести и вообще всю совокупность ростовых движений каждого органа в период его разрастания, характеризующуюся уже известной нам большой кривой роста. Движения эти также нередко сопровождаются отклонениями от прямой линии удлинения органа.

Локомоторные движения у растений. Выше были рассмотрены движения прикрепленных растений, и на первый взгляд кажется, что движения эти существенно разнятся от так наз. свободных движений.

при которых совершается перемещение всего тела в пространстве. На самом деле никакого принципиального различия в данном случае нет. Описанные выше движения органов прикрепленных растений в основе своей ничем не отличаются от движений органов животных, ведущих неподвижный образ жизни, и могут уподобляться движениям органов животного, случайно прикрепленного к данному месту. И если бы растению было необходимо перемещение, то можно не сомневаться, что его способность к движению могла бы быть с успехом использована и для этой цели.

В основе всякого движения лежит раздражение, за которым следует реакция организма, внешнее выражение которой определяется строением и организацией. С этой точки зрения свободные передвижения растительных организмов по существу не отличаются от движений отдельных органов растений прикрепленных.

Локомоторные движения автономного характера мы наблюдаем прежде всего в протоплазме, перемещения которой констатированы у многих растений; само собой разумеется, что движения эти пространственно ограничены оболочками клетки. Многие же низшие растения в своих автономных локомоторных движениях ничем не ограничены, и потому их перемещения вполне аналогичны передвижениям животных.

Одноклетные низшие растения обладают способностью активно плавать; эту способность мы находим уже у флагеллят, т. е. у протистов, которые стоят на границе животного и растительного царства; затем она наблюдается также у многих водорослей, грибов и бактерий в течение всей жизни организма или на определенной стадии его развития. Обычно свободно плавающие организмы этого типа имеют особые нитевидные придатки, реснички или жгутики, которые и служат органами передвижения.

Типичным образцом подобных организмов могут служить зооспоры водорослей. Это голые клетки, состоящие из протоплазмы, ядра, хлоропластов и снабженные 2—4 или большим числом жгутиков на одном конце. При движении жгутиков происходит поступательное движение по растянутой винтообразной линии с вращением тела вокруг оси. Встретив механическое препятствие зооспора иногда останавливается на месте и продолжает лишь вращаться или же резко изменяет направление, передвигаясь прямо назад или вбок. В общем быстрота движения зооспор не очень велика; она не превосходит 1 мм. в секунду.

Если жгутики удалить чисто механически, то способность к движению исчезает; таким образом, жгутики являются исключительными органами движения.

Механизм движения жгутиков не может считаться выясненным; но, повидимому, они действуют, как весла.

Помимо плавания, у низших организмов наблюдается еще ползание, некоторые водоросли, как напр., десмидиевые, осциллярии, двигаются при помощи выделения слизи. Диатомей, повидимому, передвигаются при посредстве внеклеточной протоплазмы. Наконец, растения, лишенные оболочек, передвигаются, изменяя свою форму; это движение

наз. амебоидным. Амебоидное движение особенно удобно изучать на описанных выше плазмодиях миксомицетов, которые образуют большие массы голой протоплазмы. Наряду с изменением формы внутри плазмодия происходит очень оживленное движение протоплазмы.

Было сделано очень много попыток объяснить движение голых растительных организмов; при этом указывали, что сущность движения сводится к изменению поверхностного натяжения в наружном слое протоплазмы. Ближайший анализ, однако, не подтверждает подобного объяснения, и потому нам остается только признать, что механизм локомоторного движения растений представляет в настоящее время величайшую загадку.

Локомоторные автономные движения не требуют определенного воздействия со стороны внешних определенных факторов; однако, они осуществляются лишь при наличии некоторых необходимых формальных условий. Прежде всего необходима наличие определенного количества воды в протоплазме; правда, при плазмолизе движение протоплазмы не прекращается, но лишь до тех пор, пока плазмолизующий раствор не достигнет некоторой определенной крепости. Если взять крепкий раствор (5—10% селитры), то, как показал *А. Фишер*, движение прекращается, протоплазма как бы впадает в оцепенение; при ослаблении концентрации движение снова возобновляется.

По данным *Фишера* оцепенение наступает также при действии кислот, наркотиков (эфир). Очень интересно влияние кислорода на движение. Типичные аэробные организмы двигаются только при наличии кислорода; типичные анаэробы, наоборот, прекращают движение в присутствии следов кислорода. У организмов, которые могут обходиться некоторое время без кислорода или факультативных анаэробов, движение совершается также только в его присутствии, хотя у некоторых наблюдается движение и в бескислородной среде, по крайней мере в течение некоторого времени.

По наблюдениям *Челяковского* в бескислородной среде у *Pelomyxa* движение продолжается 72 часа, у осциллярий — 24 ч., у хар — 18 ч., у элодеи — 1—4 часа. Таким образом, несомненно, что движение может совершаться на счет энергии, доставляемой интрамолекулярным дыханием.

Некоторые цветные бактерии, по данным *Юарта*, обладают свойством связывать кислород, быть может, именно при помощи своих пигментов и потреблять его в бескислородной среде. Большое значение для скорости движения имеет температура. По данным *Фельтена* круговое движение протоплазмы в клетках *Vallisneria* обнаружило следующие скорости в 1 секунду в сотых долях миллиметра, в зависимости от t° .

t°	1 $^{\circ}$	5 $^{\circ}$	10 $^{\circ}$	15 $^{\circ}$	20 $^{\circ}$	25 $^{\circ}$	30 $^{\circ}$	32 $^{\circ}$	33 $^{\circ}$	34 $^{\circ}$	35 $^{\circ}$
Скорость	0,02	0,06	0,12	0,20	0,26	0,32	0,42	0,40	0,30	0,17	0,11

Из этих цифр ясно видна наличие температурного оптимума, от которого скорость движения медленно убывает с понижением и быстро с

повышением температуры. За пределами максимума и минимума наступает оцепенение.

Что касается влияния света на движение, то оно еще недостаточно изучено. Известно лишь, что очень яркий свет останавливает движение жгутиков и протоплазмы.

Интересны наблюдения *Иозинга*, который утверждает, что при воздействии эфира, хлороформа, CO_2 , органических и неорганических кислот и солей движение протоплазмы в темноте тотчас же прекращается, а на свету продолжается. Свет, след., как бы ослабляет ядовитое действие этих веществ.

Известно также, что у некоторых растений движение протоплазмы возбуждается лишь при поранении (например, у *Elodea*), или поранением усиливается.

Обычно представляют, что движение протоплазмы в клетках там, где оно существует в неповрежденных растениях, способствует ускорению обмена веществ.

Что же касается движения амебOIDных организмов, то оно может использоваться ими также в интересах питания, т. к. они могут захватывать кусочки твердых веществ и растворять их.

Ориентировочные локомоторные движения. Ориентировочные движения, т. е. движения индуцируемые внешними агентами у свободноподвижных растительных организмов носят названия таксисов; в зависимости от характера внешних агентов различают фототаксис, хемотаксис и пр.

Выше уже было указано, что некоторые бактерии обнаруживают энергичное движение в присутствии кислорода; на этом частном случае хемотаксиса и основана методика *Энгельманна* для констатирования ассимиляции у зеленых клеток.

Подвижные бактерии реагируют определенным движением также и на многие другие вещества, при чем в общем можно сказать, что они ищут оптимальную концентрацию, избегая слишком слабой и слишком сильной.

С биологической точки зрения такие движения вполне целесообразны, так как они переносят организм в оптимальные жизненные условия. Нужно заметить, однако, что хемотаксис обнаруживается не только в присутствии веществ, встречающихся в природных условиях роста растений, но также и в присутствии веществ искусственного происхождения. Так например, *Ротерт* наблюдал у двух видов бактерий привлечение эфиром, который мог быть только вреден; подобные же случаи привлечения вредными веществами искусственного происхождения отмечает и *Лидфорс* для *Thiospirillum*. *Пфеффер* показал, что на присутствие некоторых ядов подвижные растения вовсе не реагируют (например, на присутствие сулемы, азотнокислого стрихнина).

Помимо общebiологического значения для свободноподвижных растений, хемотаксис играет выдающуюся роль в процессе размножения, о чем будет речь ниже.

Для изучения хемотаксиса у микробов обычно наполняют очень тонкие капиллярные, запаянные с одного конца трубочки (длина 1 сант., диам. внутр. 0,1 миллим.) испытуемым раствором при помощи воздушного насоса; в трубочки эти помещают каплю с разводкой микроба и затем наблюдают движение микробов в микроскоп.

В типичном случае бактерии, двигаясь прямолинейно, случайно проплывают мимо капилляра, как бы не замечая его, затем на некотором расстоянии внезапно останавливаются — это так называемая реакция испуга; потом бактерия снова движется, но уже в обратном направлении, опять проплывая мимо конца капилляра и опять повторяя реакцию испуга. В конце концов бактерия как бы попадает в ловушку, двигаясь около конца капилляра в зоне определенной концентрации испытуемого вещества. Если вещество вызывает только движение вспять, то хемотаксис называется отрицательным.

Из раздражителей можно назвать прежде всего кислород (аэротаксис), действующий, однако, далеко не на все подвижные бактерии.

По данным *Пфедфера* *Bacterium termo* реагирует на все нейтральные соли щелочных и щелочно-земельных металлов, на виноградный, молочный сахар, декстрин, маннит, мочевицу, аспарагин, креатин, пептон, мясной экстракт, солянокислый морфий, салицилово-кислый натр. Два последние вещества являются сильными ядами, и привлекаемые ими бактерии быстро умирают.

Спирт, свободные кислоты и щелочи отталкивают. Что касается концентрации веществ, действующих хемотактически, то она варьирует вместе с природой вещества. По данным *Пфедфера* необходимы следующие минимальные концентрации для привлечения *Bacterium termo*:

Пептон, мясной экстракт, декстрин	0,001 %
Хлористый калий, мочевица	0,01 „
Креатин	1,00 „
Виноградный сахар	1,00 „

Хемотактическое скопление организмов вызывается неравномерным распределением привлекающего вещества, т. е. падением концентрации. Но само раздражение может быть вызвано также и равномерной концентрацией действующего вещества. Это легко определить по повышению порога раздражения.

Например, если *Bacterium termo* находится в воде, то его привлекает уже 0,001% мясного экстракта; если же бактерия находится в мясном экстракте, то хемотактически действующий раствор последнего должен быть приблизительно в 5 раз сильнее концентрации среды; порог раздражения по данным *Пфедфера* лежит:

в мясном экстракте	0,01 %	при	0,05 %
„	0,1 „	„	0,5 „
„	1,0 „	„	5,0 „

Эти цифры показывают, что прирост раздражения, обусловливаемый веществом, находится в постоянном отношении к уже действующему раздражению. Подобное же соотношение наблюдается и у животных; оно известно под именем закона Вебера. Например, если к весу в 1 гр. нужно прибавить $\frac{1}{3}$ гр., чтобы мы почувствовали различие в величине нагрузки, то к весу в 10 гр. нужно прибавить $\frac{10}{3}$ гр. для ощущения разницы в весе.

В основе хемотаксиса лежат проникновение действующего вещества внутрь клетки и вызываемые им химические превращения. В некоторых же случаях движение обусловливается не проникновением вещества внутрь клетки, а отнятием воды при соприкосновении с более концентрированным раствором вещества. Явление это носит название осмотаксиса, при чем химическая природа вещества уже не играет никакой роли; значение имеет только концентрация. Наличие осмотаксиса констатировано Массаром у некоторых бактерий; очень вероятно также, что движения плазмодиев к влажным местам и отталкивание их при соприкосновении с концентрированными растворами также относится к явлениям осмотаксиса. Осмотаксис часто трудно отделить от хемотаксиса, так как вещество, действующее осмотически, в то же время может вызывать хемотактические движения.

Многие свободноподвижные растительные организмы реагируют определенными движениями на освещение — это явление известно под именем фототаксиса. Фототаксис обнаружен у зеленых флагеллят, *Volvocineae*, зооспор зеленых водорослей, пурпурных бактерий (*Chromatium*). Есть, однако, немало зеленых подвижных форм, лишенных фототактической чувствительности; но зато существуют бесцветные, обнаруживающие фототаксис (например, роды *Chytridium*, *Rhizophidium*, *Polyphagus*, *Bodo*, питающиеся зелеными водорослями). Смотря по напряженности света, организмы то приближаются к освещенному месту, то удаляются от него. Привлекает свет слабой напряженности, сильный же отталкивает; средняя напряженность света не вызывает фототактических реакций; эта напряженность является оптимальной, которую разыскивает организм.

Ползающие растения также обнаруживают фототактическую чувствительность; она наблюдается, например, у миксомицетов, диатомовых, десмидиевых и нитчатых водорослей. Плазмодии миксомицетов всегда реагируют отрицательно, убегая от света. Подобно фототропизму, фототаксис обусловливается, главным образом, действием более преломляемых лучей спектра; пурпурные бактерии, однако, реагируют на красные и ультракрасные лучи. Некоторые ученые (*Молиш*), однако, отрицают наличие фототаксиса у этих бактерий.

У миксомицетов наблюдается термотаксис, т. е. движения, вызываемые передающейся по проводникам теплотой. Плазмодий *Fuligo varians* перемещается, например, из холодной воды в теплую, если t° ее не выше 33° ; при более высокой t° наблюдается отрицательное движение.

У некоторых *Volvocineae*, флагеллат и бактерий обнаруживается гальванотаксис, т. е. движение, вызываемое электрическим током; смотря по тому, собираются ли подвижные организмы у положительного или отрицательного полюса, различают положительный или отрицательный гальванотаксис.

При увеличении силы тока положительная реакция нередко переходит в отрицательную.

Выше уже было указано, что пластиды обнаруживают весьма характерные самостоятельные движения; для этих организмов клетки была установлена наличность фото-, хемо- и термотактических реакций, при чем передвижения по существу не отличаются от передвижений свободно-подвижных организмов.

Активные движения обнаруживают также клеточные ядра; для них установлены хемотаксис и травматотаксис. Если в эпидермальном слое чешуи лука обыкновенного лука сделать надрез или разрыв, то через несколько часов в ближайших к ране клетках начинается оживленное движение протоплазмы и ядра перемещаются на стенки, обращенные к ране. Такое же перемещение ядер наблюдается, если на эпидермис чешуи нанести каплю вещества, действующего хемотактически (например, органических кислот, углеводов). Нельзя не заметить, впрочем, что движения ядер еще мало изучены и возможно, что движения эти не носят такого характера вполне самостоятельных перемещений, как например, движения хлоропластов.

Из изложенного здесь краткого очерка о движениях растений можно сделать общий вывод, что в основе их лежит специфическая раздражимость протоплазмы и что по существу они не отличаются от движений животных.

Движение является ответной реакцией на возбуждение, получаемое от того или иного внешнего фактора, при чем возбуждение должно достигнуть определенной величины для осуществления движения.

Возбуждение слишком слабое не вызывает реакции, но если оно будет повторяться через известные, не слишком длинные промежутки времени, то получается суммирование раздражения, и движение осуществляется.

Далее, движение совершается, если возбуждение происходит в определенной части органа, служащей местом восприятия. Однако, как мы видели, местом восприятия далеко не всегда является та часть органа, которая совершает движение; место восприятия и место осуществления ответной реакции могут быть удалены друг от друга на более или менее значительное расстояние. Возбуждение, следовательно, может передаваться по телу растения, хотя до сих пор еще не удалось найти особых путей для такой передачи, путей, которые отличались бы определенными внешними отличиями сообразно с этой специальной функцией. Растения, не прикрепляющиеся к субстрату, нередко обладают способностью к локомоторным движениям, ни чем не отличающимся от таких же движений животных.

У растений прикрепленных преобладают ростовые ориентировочные движения, конечною целью которых является приведение органа в наиболее благоприятное положение в пространстве, в котором он и фиксируется по окончании роста.

В виду того, что автономные локомоторные движения свойственны низшим растениям, а ростовые ориентировочные высшим, можно сделать общее заключение, что функция движения вовсе не является признаком сложности организации.

В ряду других физиологических функций она играет определенную служебную роль, и характер движения согласуется с интересами организма. Если у большинства растений движения совершаются медленно и ограничиваются периодом роста органов, то происходит это не от того, что растительный организм вообще не способен к быстрым локомоторным движениям, а от того, что такой характер движения не соответствует функции питания растения. Необходимость утилизировать минеральные вещества почвы и атмосферы привязала растение к субстрату, наилучшее использование которого исключает быстрые перемещения тела в пространстве.

Литература.

1. О росте.

- Andrews. (Jahrbüch. für wiss. Botanik. XXXVIII; 1902.)
Askenasy. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. VIII; 1890.)
Baranetzky. Tägliche Periodicität im Längenwachstum. (Mémoires de l'Acad. d. Sc. de St.-Petersbourg. VII Série. XXVIII; 1879.)
Berthold. Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation; 1904.
Büchner. Zuwachsgröße und Wachstumsgeschwindigkeit bei Pflanzen. Leipzig. 1901.
Chapin. (Flora. XCI; 1902.)
Crooker. (Botanic. Gazette; XLIV; 1907.)
Fitting. (Botan. Ztg. LVIII; 1900.)
Giesenhagen. Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich. Stuttgart. 1909. (Flora. XCIX; 1909.)
Hegler. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. VI; 1893.)
Hering. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik. XL; 1904.)
Hilbrig. Einfluß supramaximaler Temperaturen auf das Wachstum. Leipzig. 1900.
Jaccard. (Revue gén. de botanique. 1893.)
Johansen. Das Aether-Verfahren beim Fröhrtreiben. 2 Aufl. Jena. 1906.
Klein und Reinau. (Botan. Centralblatt. CXXXII; 1916.)
Köppen. Wärme und Pflanzenwachstum. 1870.
Krabbe. Das gleitende Wachstum. Berlin. 1886.
— Wachstum des Verdickungsringes und der Holzzellen. 1884.
Küster. (Progress. rei botanicae. II; 1908.)
— (Zeitschr. f. allgem. Physiologie. XVII; 1916.)

- Leitch. (Annales of Botany. XXX; 1916.)
 Molisch, H. Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Jena. 1909.
 — Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena. 1897.
 Набоких. Временный анаэробноз высших растений. СПб. 1905.
 Newcombe. Effect of mechanic resistance on the growth. Leipzig. 1893.
 (Annals of Botany. VIII; 1894.)
 Noll. Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. 1887.
 — (Flora. LXXXI; 1895.)
 Nordhausen. (Flora. CV; 1912.)
 Porodko. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik; XLI; 1904.)
 Pfeffer, W. (Jahrbüch. für wiss. Botanik. XXXV; 1900.)
 — Druck- und Arbeitsleistungen. 1893.
 — (Bot. Ztg. XLV; 1887.)
 — Pflanzenphysiologie. II; 1904.
 Reinhardt. (Festschrift f. Schwendener. Berlin. 1899.)
 — (Botan. Ztg. LXIII; 1905.)
 Rimbach. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik; II; 1897.
 Sachs, J. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik. II; 1860.)
 — (Arbeit des botan. Institut in Würzburg. I. 1873—1874.)
 Schröder. (Flora. XCIX; 1908.)
 Schwarz, Fr. Physiologische Untersuchungen über Dickenwachstum von *Pinus silvestris*. 1899.
 Sokolowa, C. Wachstum der Wurzelhaare und Rhizoiden. 1897.
 Stebler. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik. XI; 1878.)
 Stameroff. (Flora. LXXXIII; 1897.)
 Straßburger, E. (Histologische Beiträge; II. Jena. 1889.)
 — Bau und Wachstum der Zellhäute. 1882. (Jahrbüch. für wiss. Botanik; XXXIV; 1898.)
 Strehl. Untersuchungen über Längenwachstum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes. Leipzig. 1874.
 De Vries. Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. 1877.
 Wiesner, J. (Flora. LIX; 1876.)
 Wisselingh. (Zeitschr. f. Botanik. IV; 1912.)
 Wund. Kardinalpunkte der Sauerstoffkonzentration. Marburg. 1908.
 Zacharias. (Flora. LXXIV; 1891.)

2. О движениях растений.

- Ambrohn, H. Mechanik des Windens. 1884.
 Arisz. (Rec. des travaux botan. néerland. XII; 1915.)
 Baranetzki, J. Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. 1883.
 Баранецкий, О. В. О причинах направления ветвей деревьев и кустарников. Киев. 1899.
 Baranetzki. (Flora. LXXXIX; 1901.)
 Barth. Geotropische Wachstumskrümmungen der Knoten. Leipzig. 1894.
 Blaauw. (Recueil des travaux bot. néerland. V; 1909.)
 Bremekamp. (Recueil des travaux botan. néerland. IX; 1912.)
 Burgerstein, A. Ueber die nyctitropischen Bewegungen der Perianthien. 1887.
 Cisielski, Th. Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Breslau. 1870. (Beitr. z. Biol. d. Pflanz. I. 1879.)

- Czapek, Fr. Geotropismus und Pflanzenform. (Wiesner's Festschrift. 1908.)
- Czapek, Fr. und Bartel, R. Oxydative Stoffwechselvorgänge bei pflanzlichen Reizreaktionen. (Jahrbuch. f. wiss. Botan. XLIII. 1906.)
- Дарвин, Чарльз. О движениях и повадках лазящих растений. Перев. с англ. Н. Петровского под ред. К. А. Тимирязева. Т. III. Иллюстриров. собр. сочин. изд. Ю. Лепковского. Москва. 1907 г.
- Derschau, M. v. Einfluß von Contact und Zug auf rankende Blattstiele. Leipzig. 1893.
- Ewart. On the physics and physiology of protoplasmatic streaming. Oxford. 1903.
- Fitting, H. Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. (Jahrb. für wiss. Botanik. XLI; 1905. XXXIX; 1903. — Ergebnisse der Physiologie. V. 1906.)
- Frank, A. B. Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und der Gravitation. Leipzig. 1870.
- Fritsche, C. Ueber die Beeinflussung der Circumutation durch verschiedene Factoren. 1899.
- Fröschel. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Abth. I; CXVII; 1908. CXVIII; 1909.
- Giltay. (Zeitschr. für Botanik. II; 1910.)
- Guttenberg, H. Ueber das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. (Jahrb. für wiss. Botan. XLV; 1907.)
- Guttenberg, H. von. (Jahrbuch. f. wiss. Botan. LII, 1913.)
- Haberlandt. Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig. 1890.
- Haberlandt, G. Ueber die Statolithenfunction der Stärkekörner. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XX; 1902. Jahrbuch. für wiss. Botan. XXXVIII; 1902. — Physiologische Pflanzenanatomie. 4 Aufl. Leipzig. 1909. — Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. 1905.
- Hansgirg, A. Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. 1893.
- Hossens. Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch einige äußere Faktoren. Leipzig. 1903.
- Jennings. Verhalten der niederen Organismen etc. Leipzig. 1910.
- Keller. Ueber Protoplasmaströmung. Zürich. 1890.
- Kersten. (Beitr. zur Biologie der Pflanzen. IX; 1907.)
- Kosanin. Einfluß von Temperatur und Aetherdampf auf die Lage der Laubblätter. Leipzig. 1905.
- Knier. (Jahrbuch. f. wiss. Botan. XLVIII; 1910.)
- Knight, T. A. (Philosoph. Transactions. 1806.)
- Lidfors. (Berichte d. deutsch. botan. Ges. XXX; 1912.)
- Miyoschi, M. (Flora, 1894. Bot. Ztg. 1894.)
- Molisch, H. (Sitzungsber. d. Wiener Akad. Abt. I; LXXXVIII; 1883.)
- Nathanson und Pringsheim. (Jahrbuch. für wiss. Botan. XLV; 1908.)
- Нелюбов, Д. Н. Качественные изменения гелиотропизма. (Записки Имп. Акад. Наук. СПб. VIII-e Série. XXXI. 1913 и XXXII; 1914.)
- Nemes, B. Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Jahrb. für wiss. Botan. XXXVI; 1901.)
- Nienburg. (Flora CII; 1911.)
- Noll, Fr. Ueber heterogene Induction. Leipzig. 1892.
- Ueber Geotropismus. (Jahrb. für wiss. Bot. XXXIV; 1900.)

- Oltmanns, Fr. Ueber positiven und negativen Heliotropismus. (Flora. LXXXIII; 1897.)
- Половцова, В. Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. 1909.
- Породко, Ф. М. Хемотропизм корней. (Записки Новороссийск. Об-ва Ест. XXXV; 1910. XLI; 1915.)
- Pringsheim, E. Die Reizbewegungen der Pflanzen. 1912.
- Pringsheim, E. Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. (Beitr. zur Biol. d. Pflanzen. IX. 1907; 1909.)
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. II; 1904.
- Die periodische Bewegung der Blattorgane. Leipzig. 1875.
- Die Reizbarkeit der Pflanzen. (Verh. der Gesell. deutsch. Naturforsch. und Aerzte zu Nürnberg. 1893.)
- Richter, E. Zur Frage nach der Function der Wurzelspitze. Wien. 1902.
- Röthert. (Cohn's Beitr. zur Biologie d. Pflanzen. VII; 1894.)
- Ротерт, В. О. О гелиотропизме. Казань. 1893.
- Rutten-Pekelharing. (Rec. des reav. botan. néerl. VII; 1910.)
- Sachs, J. Ueber Wachstum und Geotropismus aufrechter Stengel. (Flora. 1874.)
- Schenck, H. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. 1892.
- Schober. Anschauungen über den Geotropismus seit Knight. Hamburg. 1899.
- Steyer, K. Reizkrümmungen bei *Phycomyces nitens*. Leipzig. 1901.
- Straßburger, E. Die Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärm-sporen. Jena. 1878.
- Tröndle, A. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. LII. 1913.)
- Vöchting, H. Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn. 1882.
- Wiedersheim. (Jahrbüch. für wiss. Botan. XL; 1904.)
- Wiesner, J. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. I. 1878; II. 1880.
- Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1881.
- Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschrift der K. Akad. d. Wiss. in Wien. Abth. I. XXXIX; 1879; XLIII; 1882.

ОТДЕЛ XII.

Размножение растений.

ГЛАВА XXXIX.

Понятие о размножении растений. Вегетативное и половое размножение. Размножение у бактерий. Размножение одноклеточных водорослей. Размножение у многоклеточных водорослей. Размножение у грибов.

Выше мы уже говорили о том, что живой материи свойственна индивидуальность, и что рост организма определяется размерами индивидуума. Когда индивидуум достиг некоторой определенной для данного вида максимальной величины, рост прекращается и наступает размножение. В простейшем случае, представляемом одноклеточными организмами, индивидуум распадается на два новых, которые начинают снова расти.

У многоклеточных растений мы наблюдаем подобное же явление с тою только разницей, что размножение начинается до прекращения роста, вследствие чего граница между индивидуумом и его потомством становится неясной.

Если мы возьмем нить спирогиры и разделим ее на отдельные клетки, то каждая клетка путем деления может дать новую нить. Точно также, если мы возьмем ветки одного дерева ивы и посадим их в качестве черенков в землю, то из каждой ветки получится новое дерево.

С чисто теоретической точки зрения целое поколение ив, полученное от веток одного дерева, можно рассматривать, как один индивид. В самом деле, ветки, находящиеся на одном дереве, мы рассматриваем, как части одного индивида; те же ветки, посаженные в землю и укоренившиеся, принципиально остаются по прежнему частями материнского индивида. У некоторых тропических пород деревьев, напр., у фикусов, ветви обладают способностью выпускать корни, которые укрепляются в земле и служат органами питания для несущих их ветвей; в этом случае укоренение совершается даже без отделения ветвей от материнского дерева. Ясно, что в данном случае чрезвычайно трудно провести границу индивидуальности, и на первый взгляд кажется, что мы имеем дело с простым разрастанием одного единственного индивида, а не с умножением числа индивидов.

Иначе представляется дело, если мы обратим внимание на размеры индивидуума. Как и всякая древесная порода, ива имеет некоторый предел для роста одного индивидуума. Без сомнения, каждая ветвь де-

рева, пока она действительно составляет часть индивидуума, никогда не может достигнуть по величине тех размеров, которые легко достигаются, если она будет отделена и начнет самостоятельную жизнь. То же самое можно сказать и относительно ветвей фикуса, укореняющихся до отделения от материнского дерева.

В данном случае величина индивидуума является лишь внешним выражением присущей живой материи особой внутренней организации, которая определяет все внутренние соотношения отдельных частей индивидуума, пока они находятся в определенной связи друг с другом. Как только часть индивидуума в силу каких-либо причин отделяется от него и попадает в условия благоприятные для дальнейшего развития, она приобретает самостоятельность и воспроизводит все недостающие органы, необходимые для самостоятельной индивидуальной жизни.

Став на такую точку зрения, мы вправе рассматривать указанное явление, как умножение числа индивидуумов, т. е. как размножение. Нельзя, однако, не подчеркнуть, что подобное размножение, которое по всей справедливости можно назвать вегетативным, действительно представляет собой только простое распадение одной первоначальной индивидуальной формы и не вносит само по себе ничего нового в происходящее потомство.

Вегетативное размножение чрезвычайно широко распространено в растительном царстве и можно сказать, вряд ли существуют растения, которые были бы абсолютно лишены способности к этому способу умножения числа индивидуумов.

Для вегетативного размножения служит соматическая часть организма, при чем, по мере усложнения организации, наблюдается постепенное ограничение этой функции. У одноклеточных организмов вегетативное размножение совершается чрезвычайно простым способом распада одного индивидуума на два новых. У организмов колониальных каждая клетка колонии обычно сохраняет способность, в случае ее отделения от материнского индивидуума, воспроизвести новый индивидуум.

У растений, более высоко организованных, способность к вегетативному размножению ограничивается теми частями сомы, где сохраняется эмбриональная ткань; отсюда понятно, что вместе с усложнением дифференцировки внешней и внутренней, способность к вегетативному размножению сохраняют все меньшие и меньшие части сомы одного и того же индивидуума. Обычно для этого служат точки роста.

При нормальном развитии растения способность к воспроизведению новых индивидуумов у точек роста обычно не обнаруживается; только в тех случаях, когда часть сомы, содержащая эмбриональную ткань, случайно отделяется от материнского растения, это свойство проявляется. Однако, у целого ряда растений, как низших, так и высших, мы встречаем особые органы вегетативного размножения, которые рассчитаны на отделение от материнского индивидуума и играют роль специальных органов размножения.

Наряду с вегетативным у растений существует еще и половое размножение. Отличительной особенностью его является то, что в нем принимают участие два индивидуума. Нужно заметить, что учение о поле у растений представляет одно из блестящих завоеваний экспериментальной науки. Древние ученые, и в том числе *Аристотель*, из чисто умозрительных соображений отрицали наличие пола у растений. Аристотель, напр., считал, что пол может быть только у свободно-подвижных существ, каковыми и являются животные; у растений же, как у существ неподвижных, женское и мужское начало слиты и разделения полов не существует.

Опыт, однако, опроверг это умозрительное заключение, и наличие пола у растений в настоящее время уже не может подвергаться сомнениям. Рассмотрим теперь процесс размножения и все те приспособления, которые растения выработали в этом направлении.

Прежде всего следует отметить, что среди низших форм растений известны очень многие, у которых полового размножения нет вовсе. Типичным примером таких форм могут служить бактерии. Бактериальная клетка по достижении некоторой максимальной величины просто делится на две новые клетки, которые повторяют тот же процесс. При благоприятных условиях развития деление наступает через 20—30 минут. Если условия почему-либо делаются неблагоприятными, бактерии образуют споры. Содержимое клетки в таком случае уплотняется, одевается новой более толстой оболочкой. Спора оказывается уже более устойчивой по отношению к воздействию внешних разрушающих агентов; так, напр., бактерии при нагревании до 100° С обычно погибают, между тем, как споры многих видов без вреда переносят такое нагревание. Споры бактерий хорошо выносят также недостаток воды и потому вместе с пылью могут переноситься ветром на далекие расстояния. Попадая в среду, благоприятную для развития, бактериальная спора прорастает, дает нормальную бактериальную клетку, которая затем делится обычным вегетативным путем.

Не трудно видеть, что в данном случае интересам умножения числа индивидуумов служит только простое вегетативное деление клеток; образование спор не увеличивает числа особей и служит только к их сохранению при наступлении неблагоприятных условий для роста и вегетативного размножения.

Только вегетативное размножение путем простого деления клеток мы находим у большого класса протистов, известных под именем *Flagellata*. Это свободно-подвижные, лишенные целлюлезной оболочки одноклеточные организмы микроскопических размеров. Однако, уже среди одноклеточных равножгутиков водорослей (*Isokantae*), очень близких к протистам, мы находим два способа размножения: вегетативное и половое.

Типичным примером здесь нам могут служить организмы из рода *Chlamydomonas*. Это одноклеточные зеленые организмы, имеющие, кроме протоплазмы и ядра, также один хроматофор, оболочку и две реснички, при помощи которых они плавают в воде.

Вегетативное размножение совершается таким образом: клетка *Chlamydomonas* перестает двигаться, теряет реснички, оболочка набухает и часто ослизняется, а содержимое делится на 2 или 4 клетки, у которых развиваются новые реснички. Дочерние клетки выходят из материнской и движутся некоторое время в воде; они называются зооспорами.

Зооспоры затем растут и выделяют на поверхности своего тела оболочку, превращаясь таким образом прямо во взрослые особи.

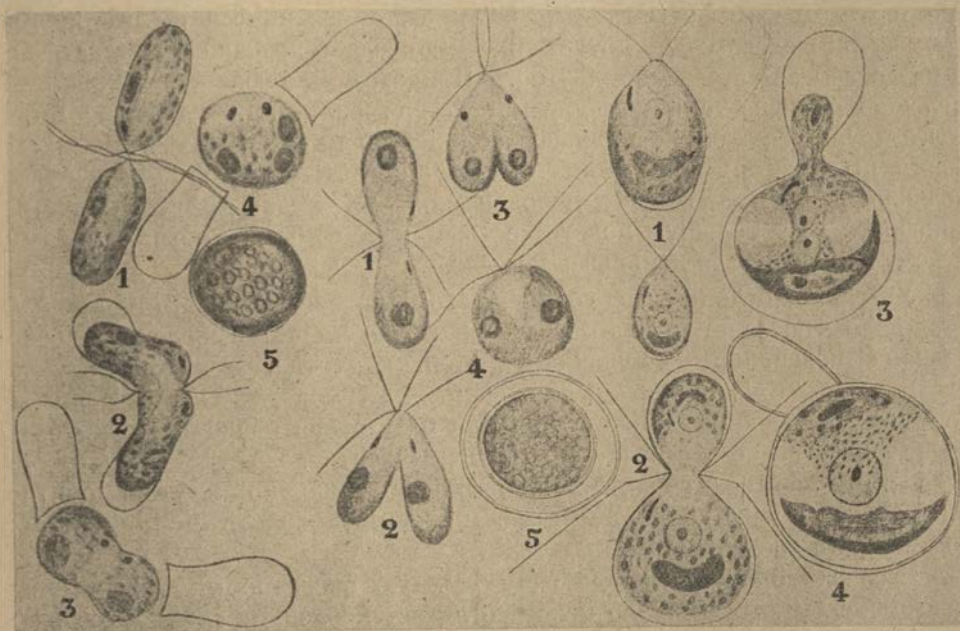


Рис. 276. *Chlamydomonas longistigma* Dill.; 1—особи встречаются друг с другом, 2—гаметы покидают оболочки и начинают сливаться, 3 и 4—дальнейшие стадии слияния, пустые оболочки находятся вблизи, 5—зигота образовала оболочку и красный пигмент. *Chl. Steinii*, 1, 2, 3, 4—различные стадии слияния голых гамет, 5—зигота, одетая двойной оболочкой. *Chl. Braunii*, 1—гаметы разной величины, 2—начало слияния гамет, 3—содержимое малой гаметы (мужской) переходит в большую (женскую), оба ядра сблизилась, 4—слияние ядер уже произошло. (По Wille'ю, Горожанкину и Lotsy).

При половом размножении потерявшая реснички взрослая особь *Chlamydomonas* делится на большее число клеток: 8, 16 и 64, смотря по виду водоросли. Клетки эти по внешности сходны с зооспорами, но они уже не превращаются прямо, как зооспоры, во взрослые особи, а предварительно копулируют; их называют гаметами. Сущность копуляции сводится к тому, что две гаметы сталкиваются друг с другом носиками, где находятся реснички, затем поворачиваются друг к другу боком и, теряя реснички, постепенно сливаются, в одну единственную клетку. Ближайшее наблюдение показывает, что сливается в одно целое не только протоплазма гамет, но также и их ядра; в результате слияния

получается крупная одноядерная голая клетка, лишенная оболочки и ресничек, называемая зиготой. Зигота затем одевается толстой оболочкой и в таком виде может зимовать или пережить засуху; попав в благоприятные условия для развития, она затем разрывает свою защитную оболочку и превращается во взрослую особь (рис. 276).

Из сказанного ясно, что существенное отличие полового размножения у *Chlamydomonas* от вегетативного сводится к копуляции двух особей, при чем происходит полное слияние ядер и протоплазмы. У одних видов (например, у *Chl. longissima* Dill.) гаметы, сливающиеся друг с другом, совершенно сходны; у других же наблюдается различие: одна из гамет оказывается меньше другой. При этом наблюдается любопытное явление: по мере того, как увеличивается различие в величине гамет, более крупная накапливает большое количество питательных запасных веществ, необходимых для развития будущего растения, и становится мало подвижной, или даже вовсе неподвижной. Меньшая гамета, напротив, приобретает все большую подвижность, при чем количество протоплазмы у нее становится все меньше и меньше.

Указанное отличие дает возможность наметить уже здесь наличие двух полов: более крупная и менее подвижная является женской, а более мелкая и подвижная — мужской гаметой.

Гаметы у *Chlamydomonas*, смотря по виду, могут быть голые или же покрытые оболочками; присутствие или отсутствие оболочки, однако, не имеет существенного значения и не меняет сути дела. Но у некоторых видов женская гамета оказывается совершенно лишенной жгутов; понятно, что в таком случае копуляция гамет может происходить лишь благодаря подвижности мужской гаметы.

Необходимо отметить еще одну важную особенность: клетки, производящие гаметы, в случае ясного отличия последних, дают либо одни мужские, либо одни женские гаметы. Таким образом, при копуляции происходит слияние гамет, развившихся не от одной и той же материнской особи, а от двух разных. Кроме того, наблюдение показывает, что даже в случае изогамии, т. е. когда гаметы совершенно сходны друг с другом, копулируют лишь гаметы, происходящие от разных клеток.

У *Chlamydomonas* зигота дает одну особь при прорастании; у других равножгутиков водорослей она делится на несколько новых особей; таким образом, будучи продуктом полового акта, зигота в то же время является и органом вегетативного размножения. Описанные у *Chlamydomonas* способы вегетативного и полового размножения можно считать основными и ничего принципиально нового мы не находим у растений более сложно построенных. Действительно, возьмем в качестве примера водоросль *Volvox*, стоящий на рубеже между одноклеточными и многоклеточными растениями. Как уже было сказано выше, водоросль эта представляет собой шаровидную колонию с числом особей от 20 до 22 тыс. расположенных по периферии шара.

Среди этих клеток дифференцируются так называемые партеногонидии, очень большие по величине и лишенные жгутиков клетки:

число их в одной колонии может быть очень различно, напр., у *Volvox globator* обыкновенно 8, у других видов больше или меньше. Партеногонидия начинает усиленно делиться и образует новую молодую колонию, которая выходит из периферического слоя клеток внутрь шара и затем пробивается наружу. После выхода нескольких дочерних колоний соматическая часть шара материнской колонии продырявливается в нескольких местах и умирает. При половом размножении *Volvox globator* производит мужские и женские гаметы. Мужские гаметы, называемые антерозоидами или сперматозоидами, образуются делением одной клетки колонии, которая дает от 32 до 256 сперматозоидов; такая клетка носит название антеридия. Женские гаметы или яйца образуются разрастанием одной клетки; клетка эта, называемая оогонием, увеличивается в объеме, переполняется питательными веществами и принимает интенсивно-зеленый цвет.

Сперматозоиды чрезвычайно малы по сравнению с яйцами; они представляют собой голые клетки с двумя жгутами, ядром, ядрышком и оранжевым хроматофором. После образования сперматозоиды держатся пачками и в таком виде обыкновенно покидают материнскую колонию; подплыв к другой колонии с образовавшимися яйцами сперматозоиды проникают внутрь шара, здесь пачка рассыпается, отдельные сперматозоиды начинают быстро двигаться, окружая яйца, пока один из них не сольется с яйцом (рис. 277).

В результате слияния получается зигота, покрывающаяся двумя оболочками и зимующая; после зимнего покоя зигота прорастает, давая путем деления новую колонию.

Из сказанного ясно, что все отличие в размножении *Volvox* от размножения *Chlamydomonas* сводится к тому, что у первого от колонии всегда остается некоторая часть индивидуума, именно его соматическая часть, которая совершенно не принимает участия в размножении и которая поэтому осуждена на смерть.

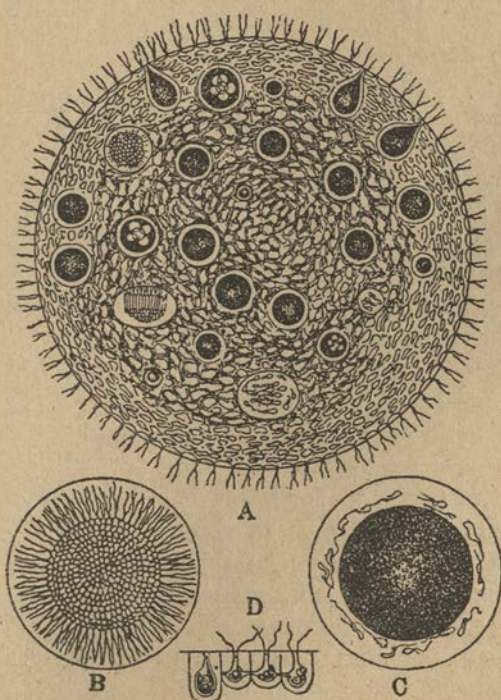


Рис. 277. *Volvox globator*; А—шаровидная колония с оогониями и антеридиями, В—антеридий, С—яйцо в оогонии, окруженное сперматозоидами, D—несколько клеток из периферии шара. (По Dodel-Port).

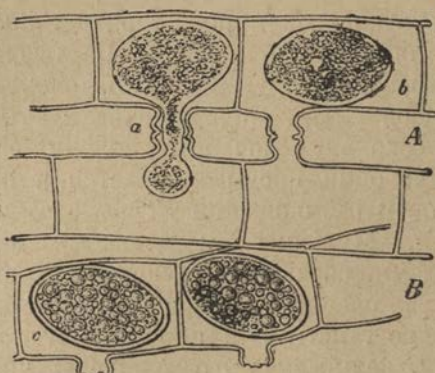


Рис. 278. Конуляция водоросли *Spirogyra longata*. Процесс оканчивается; в *A a* переливание содержимого почти, в *b* — совершенно окончено; *B* — готовые зигоспоры.

вана путем внешнего механического воздействия: приспособления же органического характера специально для вегетативного размножения отсутствуют.

Половое же размножение осуществляется конуляцией клеток двух нитей, находящихся рядом, при чем конулирующие клетки дают отростки по направлению друг к другу; эти отростки сталкиваются, разделяющие их перегородки разрушаются и в конце концов образуется канал, соединяющий две конулирующие клетки. Содержимое обеих клеток соединяется в одну общую массу, которая дает зиготу. У многих нитчаток нет никакого отличия между конулирующими клетками, т. е. половые элементы изогамны. У спирогиры, наоборот, нередко можно отличить мужские и женские нити; последние обыкновенно толще и клетки их крупнее клеток мужских нитей. Слияние происходит таким образом, что по описанному выше каналу содержимое мужской клетки переходит в женскую клетку (рис. 278).

У других, более сложно построенных, зеленых водорослей мы наблюдаем лишь разные вариации тех основных форм вегетативного и полового размножения, которые описаны для *Volvox*.

Очень своеобразную форму с внешней стороны, но не по существу, приняло половое размножение у нитчаток, образцом которых может служить спирогира. У спирогиры бесполое размножение отсутствует; оно осуществляется регенерацией, т. е. происходит лишь в том случае, если нить спирогиры будет разор-

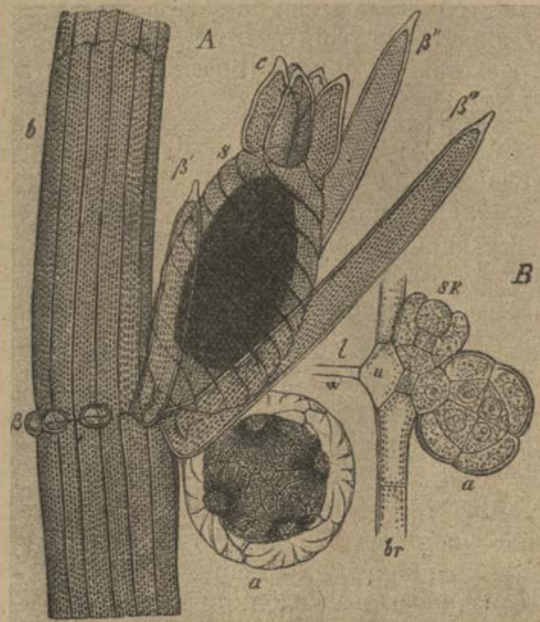


Рис. 279. *Chara fragilis*; *A* — средняя часть ветви с антеридием *a* и яйцепочкой *s*, *c* — ее коронка, *B* — молодой антеридий *a* с еще более молодой яйцепочкой *sk*.

Только одно половое размножение наблюдается и у высших зеленых водорослей, называемых харами; у них также имеются женские и мужские гаметы, развивающиеся в особых вместилищах, представляющих многоклетные половые органы (рис. 279).

У бурых водорослей вегетативное размножение совершается при посредстве зооспор, а половое при посредстве гамет, которые у некоторых форм, напр., у *Ectocarpus*, по внешности не отличаются друг от друга, но зато разнятся поведением: мужские собираются вокруг женской в большом числе, прикрепляются к ней одним жгутом и качаются, пока одна из них не сольется с женской. У других форм, напр., у *Fucus*, не образующих зооспор, наблюдается огромное различие в величине между лишенным ресничек яйцом и антерозоидами, имеющими по две реснички каждый. Яйца *Fucus* выходят из oogония в воду, и слияние яйца с антерозоидом совершается в воде, т. е. вне материнского организма (рис. 281).

У багряных водорослей бесполое размножение совершается при помощи голых, лишенных ресничек спор, из которых мужские называются

сперматидиями. Oогоний имеет длинный отросток — трихогину, которая улавливает плавающие в воде сперматидии. После растворения оболочек сперматидии и трихогины, происходит слияние гамет: зигота дает спорогенные нити, из которых развиваются картоспоры (рис. 282).

Весьма интересна с точки зрения размножения группа растений, которую называют грибами. Растения эти не способны синтезировать органическое вещество и потому вынуждены питаться либо на счет мертвых органических остатков, сапрофитно, либо соками других растений, а также животных, т. е. жить паразитами. Соматическая часть каждого гриба состоит из мицелия или грибницы, представляющей собой сплетение нитей или гиф, развивающихся в подходящем субстрате. В виду того, что грибы вынуждены существовать на счет запасов готового органического вещества, существование каждого индивидуума у них под-



Рис. 280. *Ectocarpus* sp.; 1—ветвь с гаметаггиями, 2—гаметаггий, 3—4—копуляция гамет. (По Berthold'y).

вержено целому ряду случайностей в смысле нахождения подходящей пищи, ибо далеко не всюду, где может поселиться фотосинтезирующее растение, может поселиться гриб. Поэтому процесс размножения для грибов играет особенно важную роль; им необходимо, так сказать, заранее рассчитывать на то, что значительное число зародышей не найдут подходящих условий для развития. Любопытно, однако, то, что бесполое размножение у них занимает бесспорно первое место. Грибы делят на 4 класса:



Рис. 281. *Fucus vesiculosus*; *a*—разрез через женский концептакул, видны оогонии и бесплодные нити — парафизы, *b*—зрелый оогоний между парафизами, *c*—начало освобождения яиц, *e*—яйцеклетка, окруженная сперматозоидами, *f*—проростающая зигота, *d*—антеридии, *g*—сперматозоид (*a*—увелич. в 50 раз, *b, c, d, e, f*—в 160 раз). (По Thuret).

спорами. Эти вегетативные споры весьма разнообразны, при чем нередко у одного и того же вида формируется несколько особых сортов этих спор. Замечательно при этом, что половой процесс сохранился только у низших форм, именно в классах *Phycomycetes* и *Ascomycetes* (рис. 283); у представителей остальных двух классов полового процесса вовсе нет; бесполое размножение, напротив, сильно усложняется, при чем на мицелии развиваются особые плодовые тела. У знакомого всем, напр., белого гриба, относящегося к базидиальным грибам, это плодовое тело состоит из пенька и шляпки, которые образуются из плотно переплетенных

I. — *Phycomycetes* — грибы-водоросли с одноклетным полиэнергидным мицелием; II. — *Ascomycetes* — сумчатые грибы с многоклетным и часто моноэнергидным мицелием; III. — *Ustilagineae* — головневые грибы с многоклетным и моноэнергидным мицелием; IV. — *Basidiomycetes* — базидиальные грибы с многоклетным, большей частью моноэнергидным мицелием.

У каждого из этих классов бесполое размножение достигается при посредстве отделяющихся от материнского мицелия, клеток, называемых вообще

гиф. Шляпка пронизана трубочками, отверстия которых открываются на нижней стороне ее; внутри каждой трубочки находится гимениальный слой, или гимений, состоящий из клеток, дающих споры и наз. базидиями. Каждая базидия дает вегетативные базидиоспоры, обыкновенно в числе 4.

У пластинчатых шляпных грибов, примером которых может служить опенок или шампиньон, базидии развиваются на особых пластинках, расположенных лучеобразно на нижней стороне шляпки плодового тела (рис. 284). Не трудно видеть, что плодовое тело базидиальных грибов служит лишь интересам бесполого размножения и никакого отношения к половому размножению не имеет. Мощное развитие его, как и то колоссальное количество спор, которое развивается в подобных плодовых телах, указывают только на высокую степень приспособления к вегетативному размножению.

Примером особенно изощренного вегетативного размножения с разными сортами вегетативных спор может служить паразитный гриб, называемый хлебной ржавчиной (*Puccinia graminis*).

Гриб этот ведет жизнь паразита и причиняет ржавчинную болезнь у наших злаковых хлебных растений, у ржи, пшеницы, овса, ячменя.

С внешней стороны болезнь выражается тем, что стебли и листья злака покрываются полосками и пятнами ржавого цвета.

Микроскопическое исследование пятен обнаруживает присутствие в ткани листа большого количества переплетающихся бесцветных нитей, гиф гриба, образующих вместе грибницу или мицелий.

Мицелий располагается в паренхимной ткани и дает отростки, которые продыравливают эпидермис листа и образуют на верхушках одноклетные споры оранжевого цвета, называемые уредоспорами или летними спорами.

Уредоспоры после отделения от мицелия легко разносятся ветром и, попав на лист злака, прорастают, образуя новый мицелий, который в свою очередь производит уредоспоры. Этим путем достигается быстрое распространение гриба в течение лета.

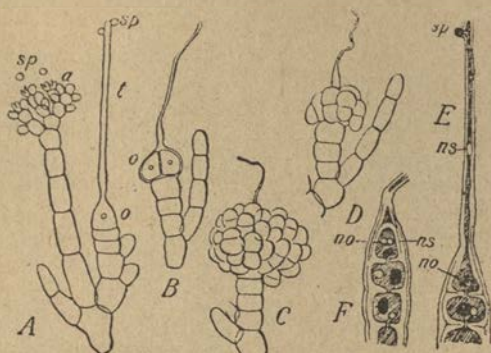


Рис. 282. *Nematium multifidum*; А—оогоний о с трихогией t, а—антеридий, дающий спермации—sp, из которых два пристали к трихогине, В—начинается деление оплодотворенного яйца, С и D—образование спорогенных нитей, Е и F, по окрашенным препаратам, показывают прохождение мужского ядра—ns по трихогине и его слияние с женским ядром—no. (По Thuret и Wille).

Под осень мицелий начинает производить новый вид вегетативных спор, называемых телеитоспорами или зимними спорами. Эти споры двуклетны, имеют более толстую оболочку, чем уредоспоры, и отличаются бурым цветом.

Телейтоспоры уже не прорастают на листьях злаков, но сохраняются на земле в покоящемся состоянии всю зиму.

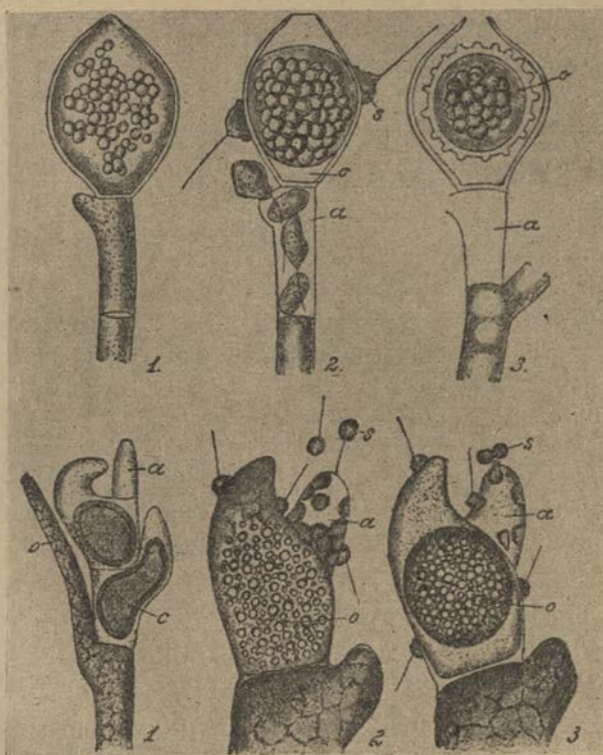


Рис. 283. Верхний ряд: *Monoblepharis sphaerica*, развитие оогониев—*o* и антеридиев—*a*, *s*—сперматозоиды, увелич. в 800 раз. (По Cornu). Нижний ряд: *M. insignis*, развитие оогониев—*o* и антеридиев—*a*, *s*—сперматозоиды, *o* и *s* в фиг. 1—зиготы. (По Thaxter'y).

Ранней весной телеитоспоры прорастают, при чем из споры развивается базидия в виде тонкой и короткой нити, состоящей из 4—5 клеток. Верхушечные клетки базидии дают четыре отростка, называемых стеригмами; каждая стеригма образует одну базидиоспору, называемую конидией.

Конидии не могут прорасти на листьях злаков; они прорастают только в том случае, если попадут на листья обыкновенного барбариса (*Berberis vulgaris*). Из конидии при этом развивается в паренхимной ткани листа мицелий, который дает два сорта плодовых тел; на верхней стороне листа пикнидии, а на нижней эцидии.

Пикнидии имеют вид маленьких бутылочек или колбочек, внутри которых на густосидящих нитевидных конидиеносцах развиваются конидии, называемые пикноконидиями. Пикноконидии выходят через горлышко пикнидии, но дальнейшая их судьба остается еще не выясненной.

Эцидии представляют собой более крупные образования в форме широкого бокала или корзинки. На дне эцидия развивается гимениальный слой в виде коротких вертикальных нитей, отшнуровывающих одноклетные оранжевого цвета споры, называемые эцидиоспорами. По мере того, как созревшие эцидиоспоры отделяются, образуются новые, вслед-

ствие чего спороносы на верхушке имеют вид цепочки, составленной из спор на разных стадиях созревания. Эцидиоспоры неспособны прорасти на листьях барбариса; но они прорастают на листьях злаков, давая описанные выше ржавого цвета пятна с уредоспорами, которые начинают новый круг развития (рис. 285 и 286).

Хлебная ржавчина имеет, следовательно, 5 различных сортов вегетативных спор; уредоспоры, телейтоспоры, базидиоспоры, эцидиоспоры и пикноспоры.

Это изобилие вегетативных зародышей, без сомнения, стоит в связи с тем способом существования, который ведет этот гриб и который основан на отыскании подходящего субстрата для осуществления развития.

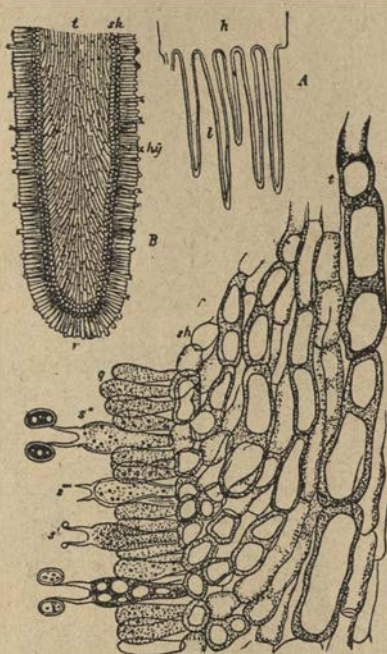


Рис. 284. *Agaricus campestris*. Образование гимения; А, В—слабо увеличено. С—часть сильно увеличенная. А—пластинки, В—отдельная пластинка, hg—гимений, sh—субгимениальный слой, с—базидии с базидиоспорами.

ГЛАВА XL.

Органы размножения у мхов. Чередование поколений. Размножение у папоротникообразных. Зародыш у папоротников. Апогамия. Микро- и макроспоры. Размножение у семенных растений. Микро- и макроспорангии у саговников. Размножение у хвойных. Генеративные ядра. Пыльцевая трубка. Размножение у покрытосемянных. Цветок и его строение. Тычинки и пестики. Половой аппарат. Опыление. Оплодотворение. Строение зародыша и семени. Формы и строение плодов.

Если мы теперь перейдем к более высоко организованным зеленым растениям, именно к мхам, то и у них найдем как бесполое, так и половое размножение. Растения эти замечательны тем, что у них мы впервые наблюдаем правильное чередование бесполого и полового поколения. Половое поколение мха состоит из протонемы, которая имеет вид либо многоклетной зеленой пластинки, либо сильно ветвистой зеленой нити. Верхушка этой нити может у высших листовых мхов дать растеньице, которое в общежитии называется мхом, и примером которого нам может служить, напр., кукушкин лен. На стадии протонемы нередко происходит и вегетативное размножение при посредстве выводковых почек, которые развиваются на ветках протонемы. Таким образом, прото-

нема, происшедшая из одноклеточной споры, может дать несколько индивидов, и обыкновенно благодаря размножению выводковыми почками протонема получают те изящные дерновники, которые так часто образуют листовенные мхи в природных условиях роста (рис. 287 и 288).

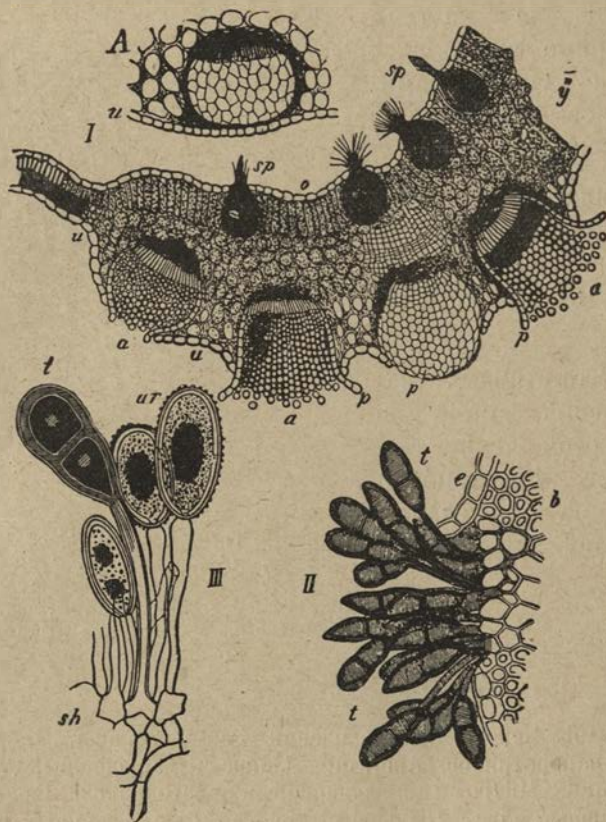


Рис. 285. *Puccinia graminis*; A — поперечный разрез через лист барбариса с молодым эцидием, I — разрез через лист барбариса, sp — пикнидии, a — эцидии, II — телейтоспоры на листе пырея, III — ur — уредоспоры, t — телейтоспоры.



Рис. 286. *Puccinia graminis*. Прорастание телейтоспоры.

На верхушке стебелька мха развиваются половые органы, мужские антеридии и женские архегонии. Антеридий состоит из многослойной оболочке и материнских клеток сперматозоидов, находящихся внутри.

Обычно он имеет эллипсоидальную форму. Каждая материнская клетка сперматозоида дает только один сперматозоид, тело которого состоит, главным образом, из ядра с небольшим количеством плазмы и двух жгутов. После сформирования сперматозоидов антеридий лопаются и вся

внутренняя ткань выходит наружу, при чем оболочки клеток ослизняются и готовые сперматозоиды освобождаются.

Архегоний в готовом виде имеет вид бутылочки; его вздутая основная часть называется брюшком, а удлиненная узкая — шейкой. Стенка брюшка может состоять из одного или двух слоев клеток, а шейка обыкновенно составлена из одного слоя клеток; внутри шейки имеется еще несколько так называемых канальцевых клеток. Внутри брюшка одна из клеток разрастается и делится на две, из коих одна нижняя образует яйцо, а верхняя маленькая — канальцевую клетку. При созре-



Рис. 287. А — нижняя часть стебля мха с ризоидами *r*, при *b* — выводковая почка. Пунктирная линия — поверхность земли, над этой линией ризоиды переходят в зеленую протонему *p*, *k* — выводковая почка на протонеме, В — прорастающая спора *Funaria hygrometrica* с частью экзоспория, еще не отвалившейся, С и D — дальнейшее прорастание и образование протонемы. (По Luerssen'y).

вании архегония оболочки канальцевых клеток ослизняются, образовавшаяся слизь наполняет канал, разбухает, вследствие чего шейка на верхушке лопается. Через образовавшееся отверстие слизь выступает наружу и привлекает сперматозоидов; в данном случае происходит описанное выше явление хемотаксиса, при чем привлекающими веществами у одних мхов служат, повидимому, белковые вещества, а у других тростниковый сахар (рис. 289 и 290).

Приплывшие к отверстию шейки сперматозоиды входят в канал и один из них сливается с яйцом, при чем ядро сперматозоида сливается с ядром яйца. Получившаяся зигота одевается своей особой оболочкой.

Из сказанного ясно, что по существу половой акт у мхов принципиально ничем не отличается от полового акта у *Chlamydomonas*.

У некоторых мхов антеридии и архегонии развиваются на верхушке одного и того же стебелька; в данном случае мы имеем гермафродитные или обоеполые особи; у других видов одни особи дают только антеридии, тогда как другие только архегонии. Это так называемые двудомные мхи, раздельнополые. Листья, окружающие половые органы, нередко имеют несколько иную форму и розовую или коричневую окраску, вследствие чего собрание их напоминает цветок высших растений, хотя морфологически здесь нет тождества.



Рис. 288. Кукушкин лен (*Polytrichum commune*). Общий вид растений с коробочками. (По Бушу).

Из описания процесса оплодотворения у мхов видно, что половой акт требует присутствия воды, так как она необходима для перемещения сперматозоидов к шейке архегония.

Зигота мхов делится и образует спорогоний, который представляет собой бесполое поколение и который развивается на половом. Спорогоний имеет вид коробочки, внутри которой развивается особая ткань, археспорий; делением клеток археспория получают материнские клетки спор; каждая такая клетка путем дальнейшего деления дает 4 споры, представляющие собой органы вегетативного размножения. Из каждой споры затем может развиваться протонема с соответствующим и уже описанным выше циклом развития (рис. 291).

Анатомическое строение коробочки мхов довольно сложно и мы на нем не будем останавливаться; заметим только,

что у высших листовенных мхов коробочка имеет устьица, которых лишено половое поколение.

Помимо почек на протонеме у некоторых видов мхов (напр., у *Marchantia polymorpha*) органами вегетативного размножения являются еще выводковые почки, образующиеся на теле полового поколения в особых вместилищах или же в пазухах листьев.

Следующую, более высокоорганизованную, группу зеленых растений составляют папоротникообразные — *Pteridophyta*. У этих растений также наблюдается правильное чередование полового и бесполого поколений;

но в противоположность мхам, половое поколение папоротникообразных очень мало развито и представлено заростком.

Бесполое поколение, напротив, оказывается сильно развитым и представляет собой именно то, что мы привыкли называть растением папоротника, хвоща или плауна.

Папоротникообразные разделяются на несколько классов. 1-й класс — *Filicineae* — настоящие папоротники, у которых заросток имеет форму небольшой, до 1 сант. в диаметре, зеленой цельной или лопастной пластинки; у некоторых форм (напр., у *Trichomanes*)



Рис. 289. *Sphagnum acutifolium*; А—часть растения ниже верхушки, а—ветви с антеридиями, ch—ветки с архегониями, окруженными крупными листьями. В— мужская ветка; листья частью оторваны, чтобы показать антеридии, С—группа из трех архегониев, D—спорогоний *sp* в продольном разрезе; широкая ножка *sg* во влагалище *v*; с—колпачек, ar—шейка архегония, ps—ложная ножка, E—группа клеток из листа, сверху, II—отверстия, b—хлорофиллоносные клетки, s—спиральные углубления. (По Schimper'у).

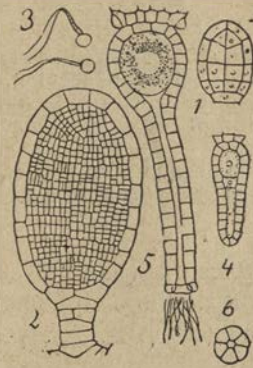


Рис. 290. *Marchantia polymorpha*; 1—молодой антеридий в продольном разрезе, 2—почти зрелый антеридий в продольном разрезе: однослойная стенка, внутри мелкие материнские клетки сперматозоидов, 3—отдельные сперматозоиды, 4—молодой архегоний в продольном разрезе, 5—зрелый и открытый архегоний в продольном разрезе: сверху яйцо, внизу устье шейки, в него проникают сперматозоиды, 6—поперечный разрез шейки архегония.

заросток представляет собой ветвистую нить, очень сходную с протонемой мха.

На нижней стороне пластинчатого заростка обыкновенного папоротника, напр., из рода *Dryopteris*, развиваются антеридии и архегонии, совершенно сходные с таковыми мхов, но более простого анатомического

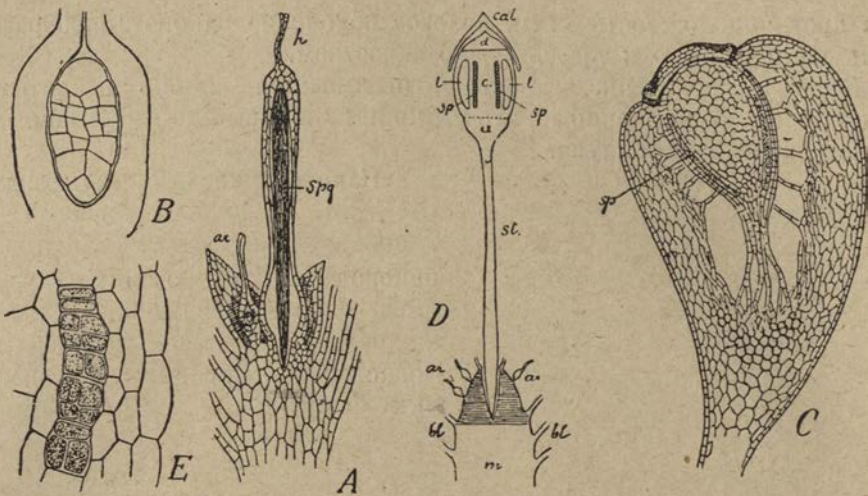


Рис. 291. А—С *Funaria hygrometrica*; А—зачаток спорогония в брюшке архегония (*h*—шейка архегония), *ar*—неоплодотворенный архегоний, В—зародыш в брюшке архегония, С—продольный разрез коробочки; *sp*—спорообразующая ткань, Е—часть этой ткани в продольном разрезе. D—схема взаимоотношений спорогония к половому поколению мха, *m*—стебель мха, *bl*—листья, *ar*—архегонии, *st*—стебелек спорогония (ножка его погружена в стебель мха), *a*—апофиза (основание коробочки), *c*—колонка, *l*—воздушные пространства, *sp*—спорообразующая ткань, *d*—крышечка, *cal*—колпачек. (По Sachs'y.)

строения (рис. 292). Антеридии дают сперматозоиды, тело которых спирально закручено и несет много ресничек; сперматозоиды после освобождения из антеридиев плавают в воде и, привлекаемые выделяемой архегониями яблочной кислотой,

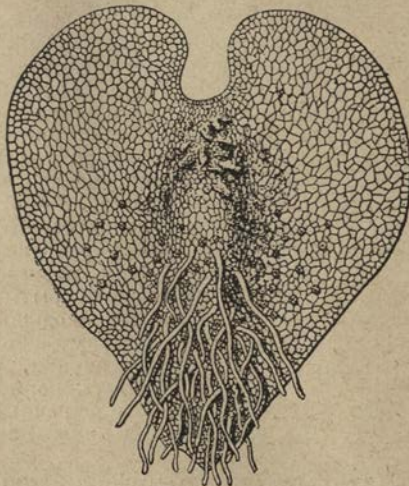


Рис. 292. *Dryopteris filix mas*. Половое поколение с нижней стороны, с архегониями у вырезки и разбросанными ближе к корневым волоскам антеридиями.

устремляются к архегониям (рис. 293). Половой акт совершается так же, как и у мхов и сводится к слиянию одного сперматозоида с яйцом. Оплодотворенное яйцо путем деления дает зародыш, состоящий из стеблевой почки, семядоли, первичного корешка и сосательной ножки; последняя представляет собой особый орган, при помощи которого зародыш поглощает пищу из заростка. Семядоля является в сущности листом, который отличается принципиально от настоящих листьев только тем, что возникает не из почки.

Ножки, семядоля и первичный корешок существуют недолго; при

дальнейшем развитии зародыша появляются настоящие листья, а корешок заменяется придаточными корнями (рис. 294).

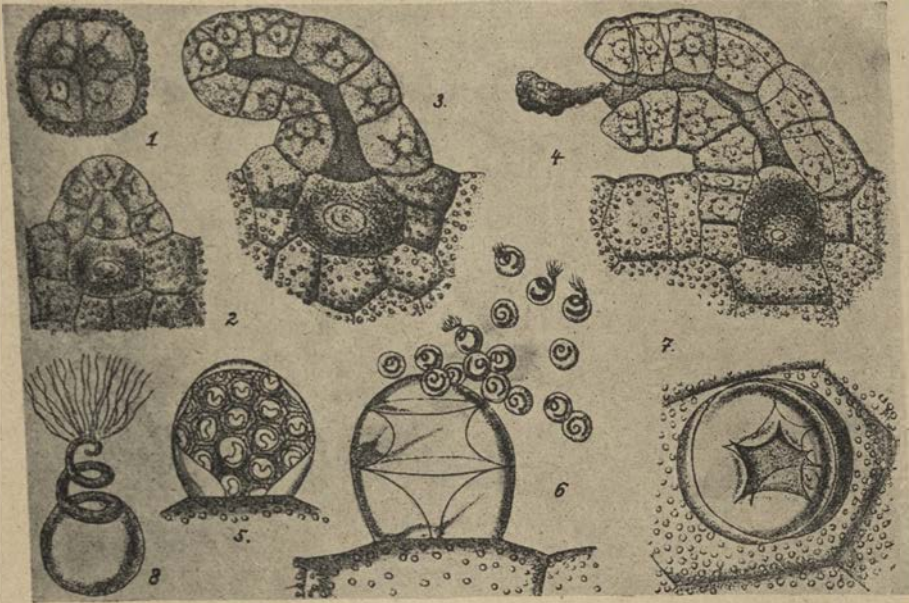


Рис. 293. *Dryopteris Filix mas.* Антеридии и архегонии; 1—4 — развитие архегония, 5 — арелый антеридий, 6 — он же в моменты выделения сперматозоидов, 7 — он же опорожненный, 8 — сперматозоид.

Бесполое поколение с хорошо дифференцированными главными органами, стеблем, корнем и листом, дает споры в качестве органов размножения вегетативного. Споры эти развиваются в спорангиях, которые образуют на листьях сорусы (кучки), часто прикрытые сверху покрывальцем и расположенные обыкновенно по жилкам на нижней стороне листьев. Внутри каждого спорангия возникает археспорий, который дает обыкновенно 16 материнских клеток спор; каждая материнская клетка путем деления дает 4 споры (рис. 295).



Рис. 294. *Adiantum Capillus Veneris.* Поперечный разрез заростка (ff) и зародыша (F); h—ризиды, a — неоплодотворенные архегонии, b — первый лист зародыша (cotyledo, „семядоля“), r — первичный корень. Увели. в 10 раз. (По Sachs'у.)

У некоторых папоротников, напр., у *Pteris cretica*, часто разводимого в садах, наблюдается апогамия, т. е. отсутствие полового акта; в этих случаях бесполое поколение развивается прямо из ткани заростка.

У некоторых форм папоротников, напр., у *Marsiliaceae* и *Salviniaceae*, бесполое поколение дает два вида спор: мелкие микроспоры и



Рис. 295. *Dryopteris Filix mas*—щитник; 1—взрослое бесполое поколение с молодыми скрученными удикообразно листьями *a*, 2—поперечный разрез корневища, 3—часть листа с сорусами снизу, *a*—покрывальце, *b*—сорус, 4—продольный разрез через сорус и покрывальце, 5—тоже в поперечном разрезе, *a*—ткань листа, *b*—покрывальце, *c*, *c*—спorangии, *b*—один лопнувший спорангий, *d*—споры.

крупные макроспоры, развивающиеся в различающихся по величине микро- и макроспорангиях. Микроспоры дают заростки только с антеридиями, а макроспоры только с архегониями. Таким обра-

зом, у этих форм наблюдается ясно разделение полов, которое обозначается уже в спорах (рис. 296).

У *Salvinia natans* сорусы развиваются у основания подводных, напоминающих корни, листьев; каждый сорус облечен двуслойным

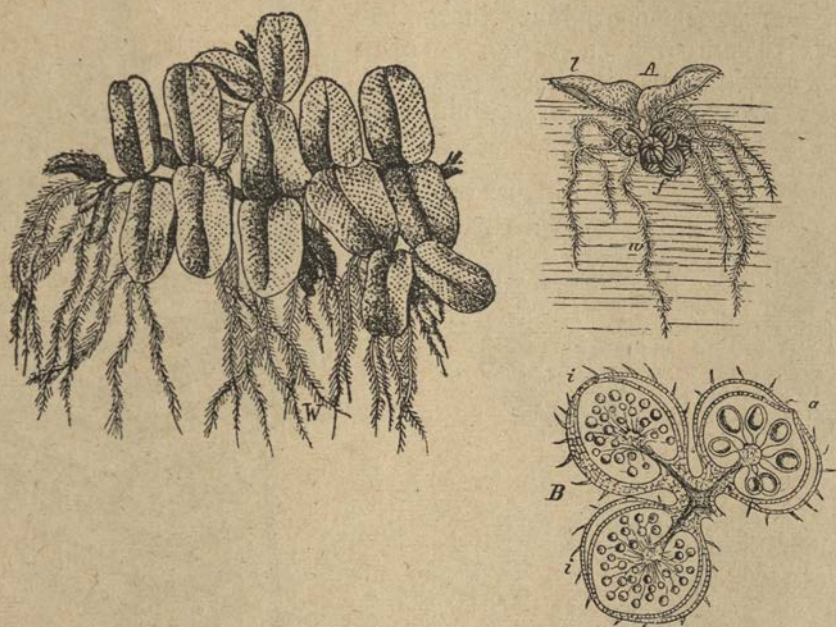


Рис. 296. *Salvinia natans*. Слева общий вид растения. Справа А часть растения, *l* — надводные, *w* — подводные листья, *f* — спорокарпий, В — поперечный разрез через микроспорангии *i* и *i* и макроспорангий *a*.

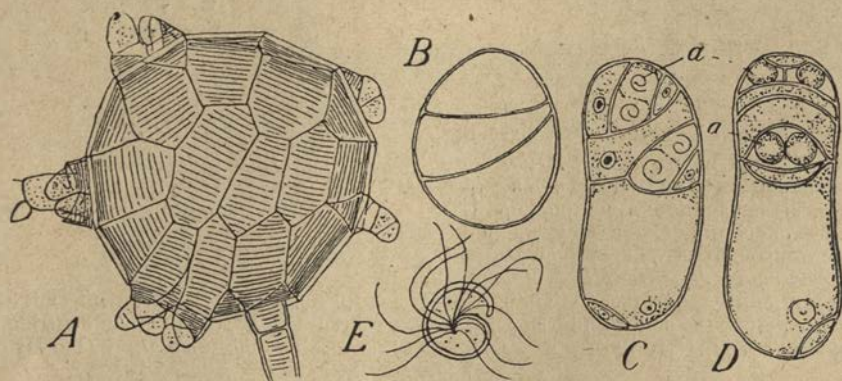


Рис. 297. *Salvinia natans*; А — микроспорангий, из которого выставляются антеридии мужских заростков (микроспоры прорасли в микроспорангии). (По Pringsheim'у). В — прорастающая микроспора, ее первые деления, С и D — мужские заростки с антеридиями *a*; С — сбоку, D — спереди. (По Веляеву). Е — сперматозоид. (По Campbell'ю).

покрывальцем и имеет вид своеобразного плода — спорокарпия. В микроспорангиях развивается по 16 материнских клеток спор, которые двукратным делением дают 64 споры. В макроспорангиях развивается по одной макроспоре. Развитие заростков происходит в спорангиях (рис. 297 и 298).

У многих папоротников листья, на которых развиваются спорангии не отличаются от обыкновенных, тогда как у некоторых плодущие спорангиеносные ли-

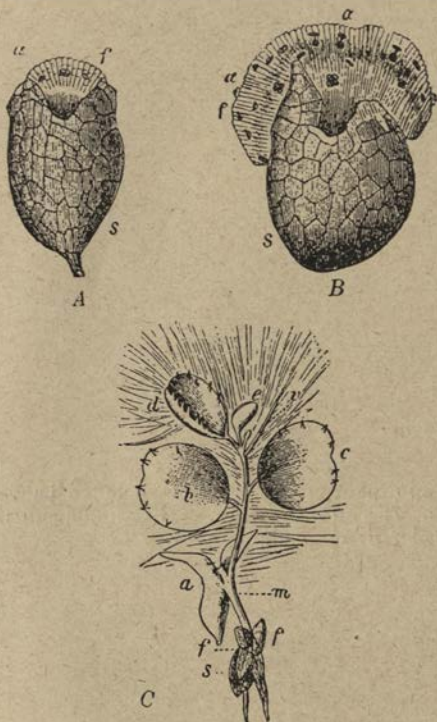


Рис. 298. *Salvinia natans*; А и В — женские заростки выставляются из макроспоры, заключенной в макроспорангии, *ae* — архегонии, С — зародыш, еще в связи с макроспорой *S*, *f* — крыловидные лопасти женского заростка, *m* — ножка, *a* — зародышевый лист („семядоля“), *b, c, d, e, v* — следующие за ним листья (*d, e, v* — уже в мутовке). (По Pringsheim'у).

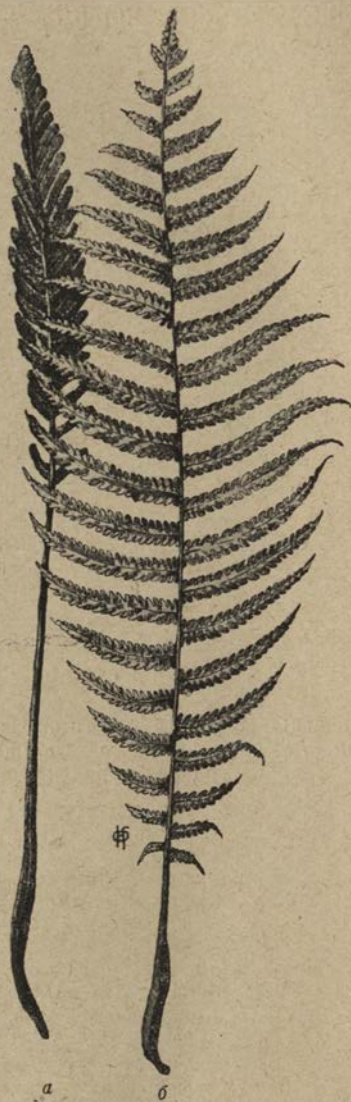


Рис. 299. *Matteuccia Struthiopteris*; *a* — спорангиеносный лист, *б* — бесплодный лист. (По Бушу).

стья отличаются уже по внешнему виду более простым строением и более слабой зеленоватой окраской (рис. 299).

II-й класс папоротникообразных, *Equisetinae* — хвощи, у которых заростки, представляющие собой зеленые тела различной формы, также

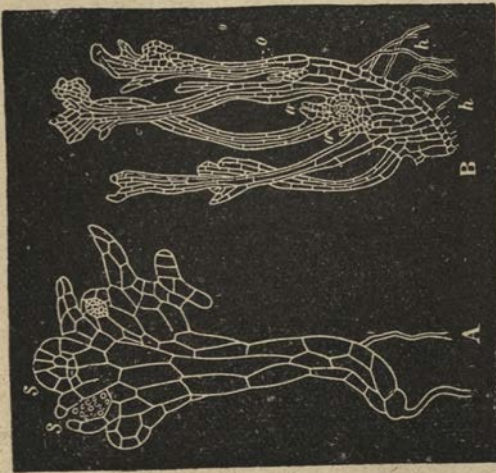


Рис. 300. Equisetum arvense. Заростки, сильно увел.; А — мужской заросток, S — антеридии, В — часть поперечного разреза через женский заросток, ae — архегонии, средний оплодотворен, h — ризоиды. А — сильнее увел., чем В. (По Hofmeister'у).

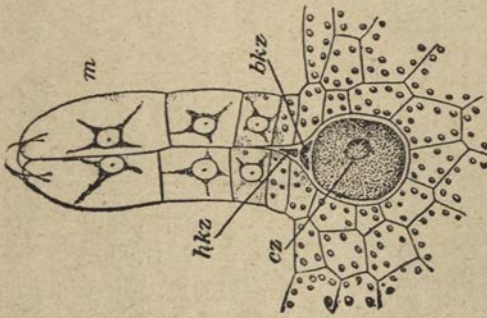


Рис 301. Архегоний Equisetum arvense.

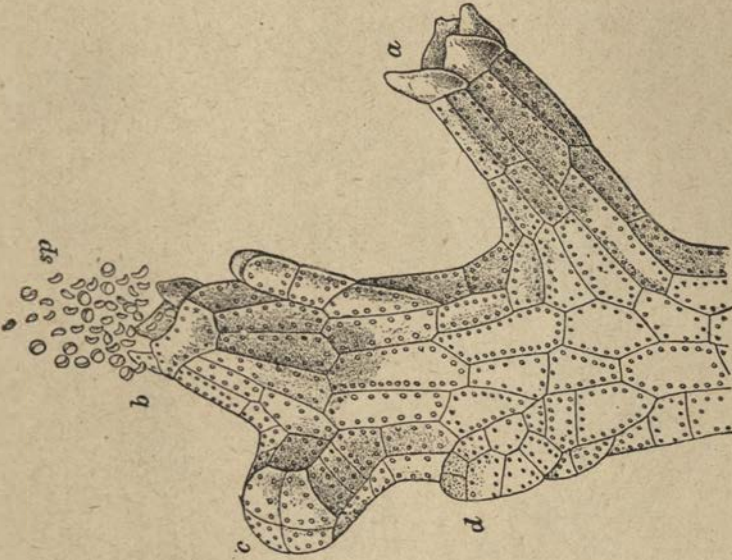


Рис. 302. Equisetum palustre. Часть мужского заростка; а, b, с — антеридии на различных стадиях развития, с — закрытый, а, b — открытые, sp — сперматозоиды. Увелич. в 140 раз.



Рис. 304. *Equisetum arvense*; *a* — бесплодные особи, *b* — спорангиеносная особь, *c, d* — спорофиллы со спорангиями, *e* — увлажненная спора, *f* — подсушенная спора. (По Вушу).



Рис. 303. Сперматозоиды *Equisetum Telmateja*; *a* — еще заключен в оболочку материнской клетки. (По Sachs'у).

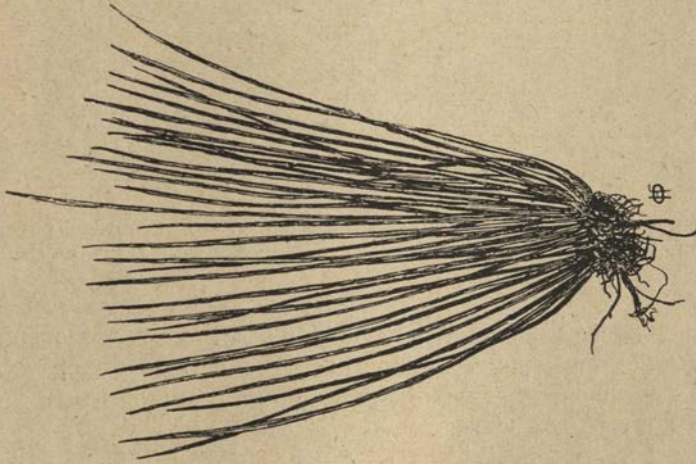


Рис. 305. *Isoetes lacustris*. (По Бушу).

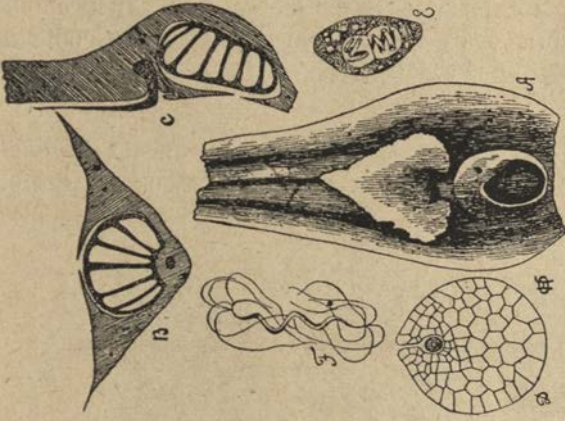


Рис. 306. *Isoetes lacustris*; *A* — основание листа, язычок, под ним ямка; *B* — поперечный и *C* — продольный разрезы спорангия. (Срисовано из Luerßen'a). *D* — женский заросток в продольном разрезе, через 4 недели после начала прорастания макроспоры; виден архегоний и яйцеклетка; увелич. в 40 раз. (Срисовано из Hofmeister'a). *E* — микроспора, в которой образуются сперматозоиды, *F* — зрелый сперматозоид. (*E* и *F* срисованы из Millardet).

двудомны; но двудомность эта в спорах не обозначена, так как бесполое поколение дает одинаковые споры. Спорофиллы со спорангиями собраны в особые колоски на верхушках надземных побегов (рис. 300, 301, 302, 303 и 304).

III-й класс — *Isoetinae* имеет макро- и микроспоры; у представителей этого класса заростки очень редуцированы; мужской заросток, напр.,

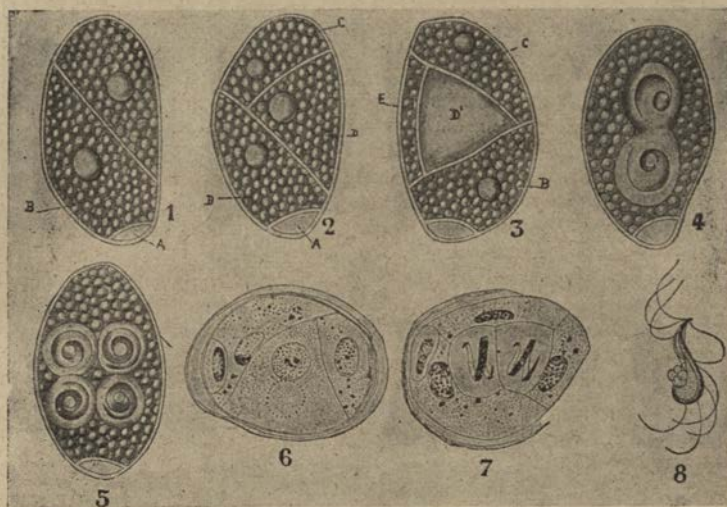


Рис. 307. 1—5 прорастание микроспор *Isoetes setacea*, 6—7 развитие антеридиев у *I. echinospora* var. *Braunii*, 8—сперматозоид *I. Malinverniana*. (Все по Беляеву).

состоит всего из 3 клеток, женский из 30—50 клеток. Оплодотворенное яйцо дает зародыш с теми же частями, как и у папоротников. Спорофиллы по форме и положению не отличаются от обыкновенных листьев (рис. 305, 306 и 307).

IV-й класс — *Lycopodiinae* — плауновья, включает представителей равноспоровых и разноспоровых. У первых половое поколение имеет вид надземного зеленого тела или же бесцветного подземного клубня; заросток обоеполый, сперматозоиды с 2 ресничками. У разноспоровых к которым относится сем. *Selaginellaceae*, мужской и женский заростки сильно редуцированы и при своем развитии не покидают споры, развиваясь в ней целиком.

Сперматозоиды имеют два жгута. Спорофиллы у плауновых собраны колосьями на верхушках ветвей (рис. 308, 309, 310, 311 и 312).

Следующие две крупные группы высших зеленых растений характеризуются семенами и нередко соединяются в один отдел семянных растений.



Рис. 308. *Lycopodium clavatum*; а — заросток, б — бесполое поколение, в — спорофилл со спороангием, г — спора, д — лист, сильно увелич. (По Бушу).

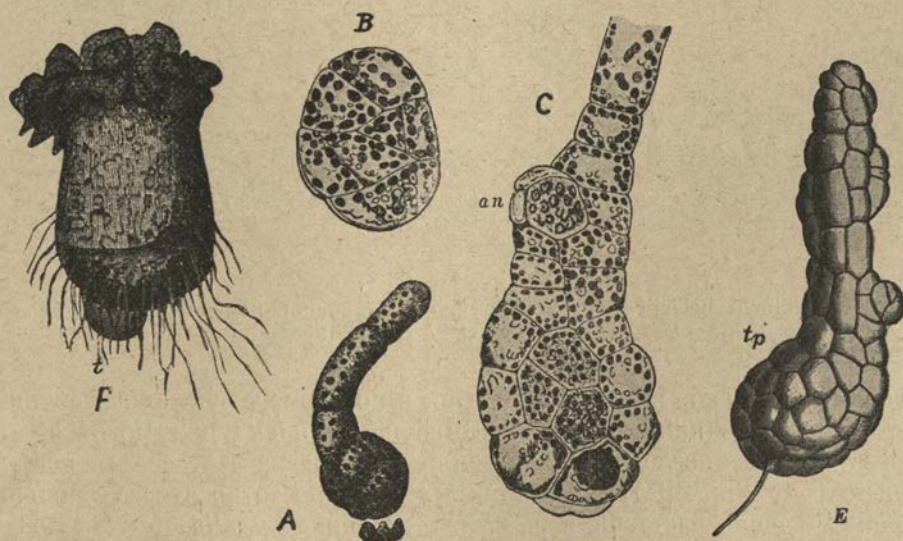


Рис. 309. Образование заростка *Lycopodium selaginum* из споры; А, В, С — первые стадии прорастания, в С — образовались уже антеридий *an*, Е — молодой заросток, F — более старый заросток, увеличенный в 25 раз.

Бесполое поколение этих растений характеризуется высокой степенью дифференцировки основных органов, корня, стебля и листа. Половое поколение, напротив, чрезвычайно редуцировано и совершает свое

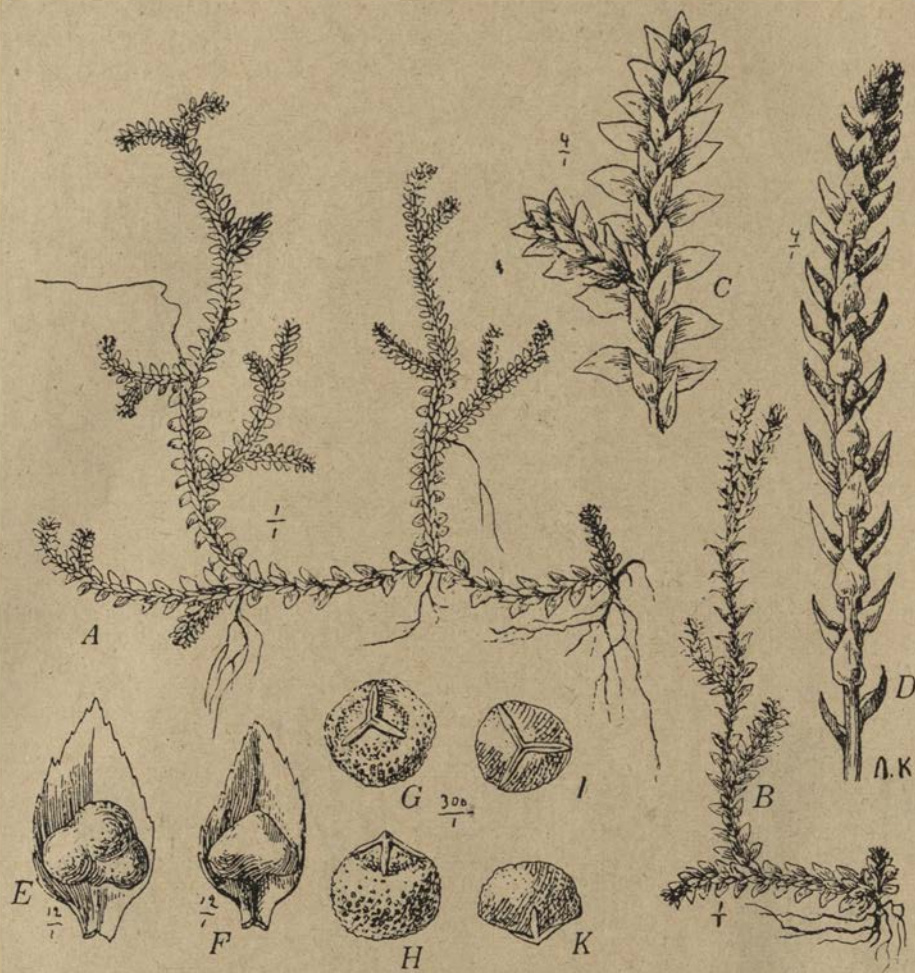


Рис. 310. *Selaginella helvetica*; E—спорофилл с макроспорангием, F—спорофилл с микроспорангием, G, H—макроспоры, I, K—микроспоры. (По Бушу).

развитие внутри споры. Макроспорангий, в котором развивается женский заросток с архегониями, носит название семяпочки. После оплодотворения яйца последняя дает семя, заключающее в себе зародыш будущего растения. К группе семянных растений относятся несколько классов вымерших растений, а из ныне живущих: *Cycadinae* — Саговники, *Ginkgoineae* — гинкговья, *Coniferae* — хвойныя, *Gnetinae* — хвойниковыя; эти классы соединяют в одну группу голосемянных — *Gymnospermae* в противоположность покрыто-

семянным — *Angiospermae*, к которым относятся классы однодольных — *Monocotyledones* и двудольных — *Dicotyledones*.

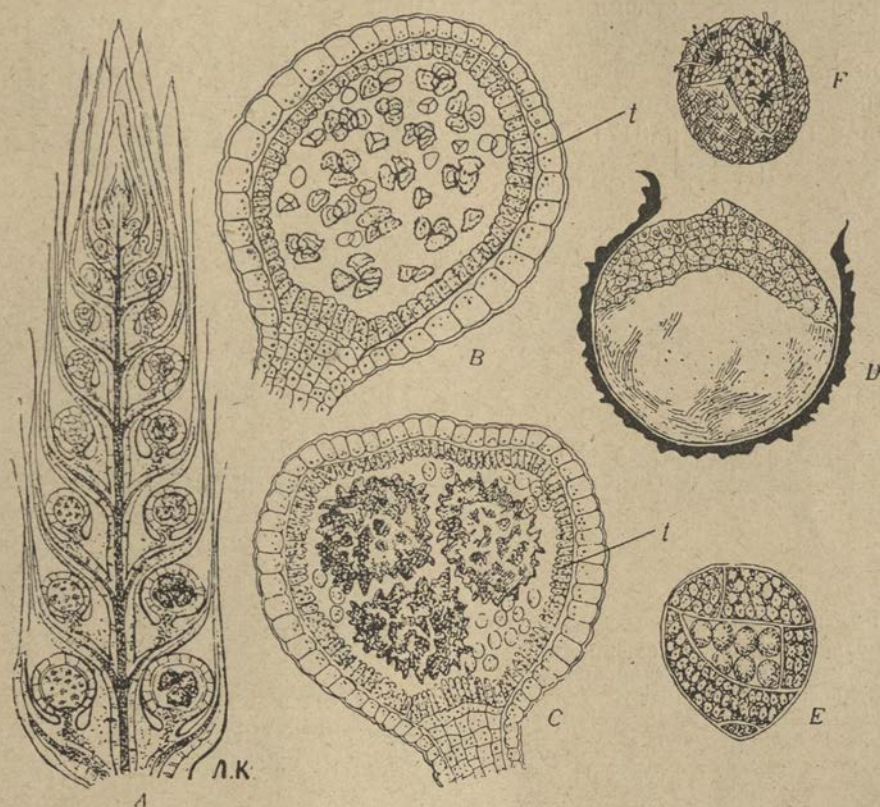


Рис. 311. А—С—*Selaginella inaequalifolia*, D—*S.—apus*, E—*S.—stolonifera*, F—*S.—selaginoides*; А—колос в продольном разрезе, налево с микроспорангиями, направо с макроспорангиями, В—продольный разрез через микроспорангий, С—продольный разрез через макроспорангий, *t*—выстилающий слой, D—продольный разрез женского заростка с одним архегонием, E—мужской заросток, в центре округлившаяся материнские клетки сперматозоидов, F—лопнувшая макроспора с тремя буграми, развивающими ризоиды.

У саговников принципиально мы находим те же приспособления для развития спор на бесполом поколении, как и у папоротникообразных. Листья, несущие спорангии, обычно отличаются по форме от обыкновенных и соединяются в группы, наз. шишками. Мужские шишки, листья которых называются микроспорофиллами, бывают нередко до 1 фута и более длины. На нижней поверхности микроспорофилла располагаются сорусы, состоящие, напр., у *Sucas* из 3—6 спорангиев (рис. 313, 314 и 315).

У *Sucas* женских шишек нет, так как макроспорофиллы мало отличаются от обыкновенных листьев; у *Zamia* же макроспорофиллы,

напротив образуют шишки, чешуй которых и являются макроспорофиллами; каждый макроспорофилл несет два макроспорангия или две семязпочки. Семязпочки очень крупны, у *Cycas*, напр., они могут быть величиной со сливу (рис. 316 и 317).

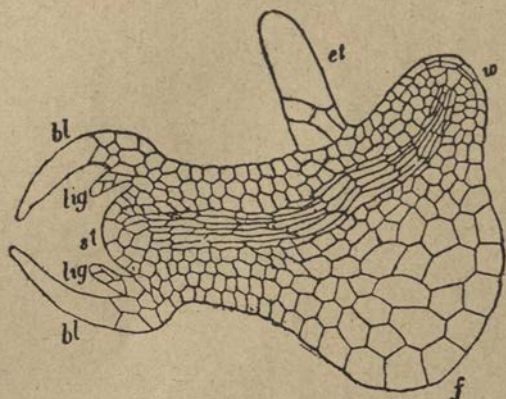


Рис. 312. *Selaginella Martensii*. Продольный разрез через зародыш, еще не вышедший из макроспоры; *et* — подвесок, *w* — корень, *f* — ножка, *bl* — листья, *lig* — язычек, *st* — вершина стебля.



Рис. 313. Слева — *Cycas normanbyana* справа — два экземпляра *Cycas media*.



Рис. 314. 1 — микроспорофилл *Cycas circinnalis* снизу, спорангии собраны в сорусы, 2 и 3 — сорусы *Cycas revoluta* по Blume. 4 — небольшой лист *Cycas revoluta*, 5 и 6 — макроспорофиллы ее. 7 — мужское растение *C. revoluta*, 8 — женское растение *Cycas circinnalis*. (1, 4—8 по Lotsy).

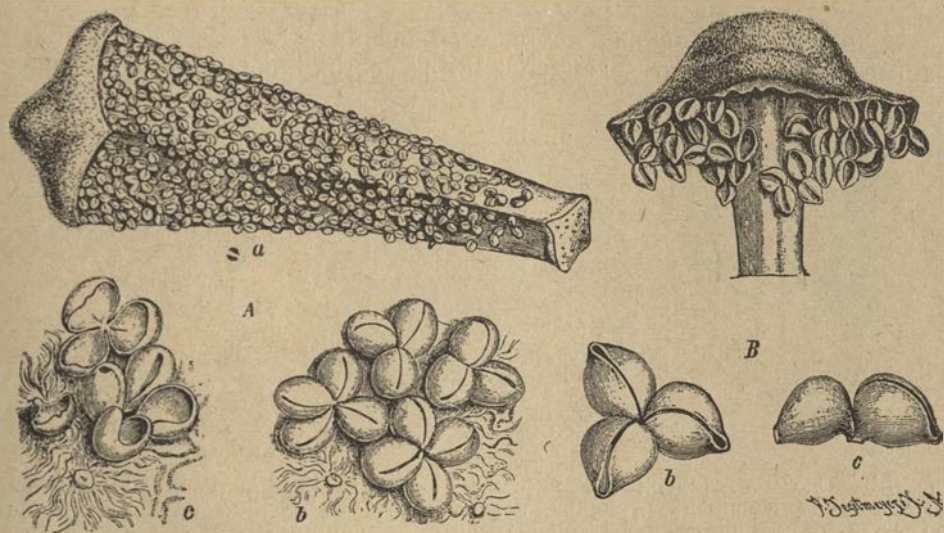


Рис. 315. А—*Cycas circinnalis*; а—микроспорофилл с сорусами, расположенными на нижней стороне, б и с—сорусы микроспorangиев. В—*Zamia integrifolia* — микро-спорофилл с сорусами, б и с—микроспorangии.



Рис. 316. *Zamia muricata*; А— мужская шишка в ест. величину, В— поперечный разрез ее, С— микроспорофилл с микроспorangиями, D— верхушка женской шишки в ест. величину, E— поперечный разрез ее, sk— макроспorangий (семяпочка), s— макро-спорофилл, F— семя в разрезе, e— эндосперм, c— зародыш.

Рис. 317. Макроспорофиллы разных саговников; 1— *Cycas revoluta*, 2— *C. circinnalis*, 3— *C. Normanbyana*, 4— *Dioon edule*, 5— *Macrozamia Fraseri*, 6— *Zamia integrifolia*, 7— *Deratozamia mexicana*, 8— женская шишка *Dioon edule*, 9— 11— продольный разрез ее и отдельные макроспорофиллы, 12— макроспorangий *Dioon edule*. (По Wieland'у).

Микроспора саговника начинает прорастать уже внутри микроспорангия и дает сильно редуцированный, состоящий всего из 3 клеток, заросток; одна из этих клеток дает впоследствии начало сперматозоидам овальной формы с многими ресничками (рис. 318).



Рис. 318. Сперматозоиды *Zamia muricata*; 1—делением антеридиальной клетки образуются 2 сперматозоида, *n*—ядра, *c*—плазма, *w*—места с ресничками, увелич. в 200 раз, 2—почти зрелые сперматозоиды в оптическом продольном разрезе, значение букв и увеличение то же самое, что и в 1, 3—зрелый сперматозоид, увелич. в 90 раз, 4—часть ресничного аппарата, увелич. в 900 раз.

заросток; одна из этих клеток дает впоследствии начало сперматозоидам овальной формы с многими ресничками (рис. 318).

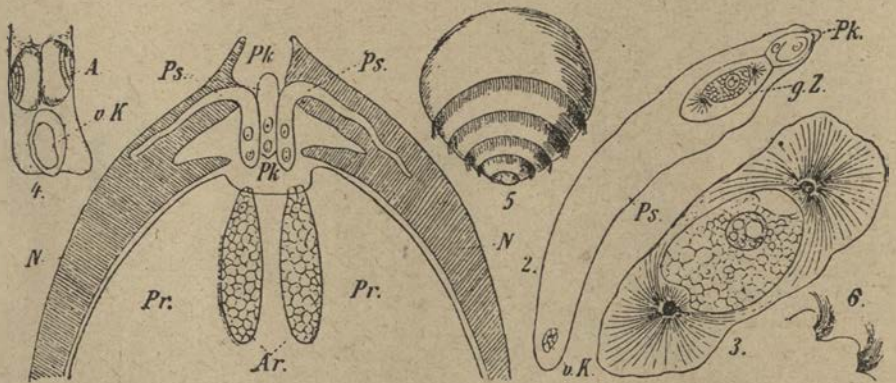


Рис. 319. Оплодотворение у сагового *Zamia integrifolia* по Уэбберу; 1—продольный разрез через верхнюю часть ядра семязпочки, *Pk*—пыльцевая камера с тремя проросшими микроспорами, выпустившими гаустории *Ps*, *N*—ткань ядра, *Pr*—белок (предросток) с двумя архегониями *Ar* (корпускулами), 2—пыльцевая трубка с вегетативным ядром *vk* и генеративной клеткой *gz*, 3—генеративная клетка с ядром и двумя центрозомами, 4—конец пыльцевой трубки с двумя живчиками *A*, 5—живчик, 6—разрез передней части живчика с двумя спиральными желобками, несущими реснички.

Макроспорангий или семязпочка состоит из ядра и покрова, который имеет отверстие, так называемое микропиле, ведущее в пыльцевую камеру; в эту камеру попадают микроспоры и здесь они прорастают, давая особые отростки, называемые гаусториями, которые внедряются в ядро семязпочки; затем в мужских за-

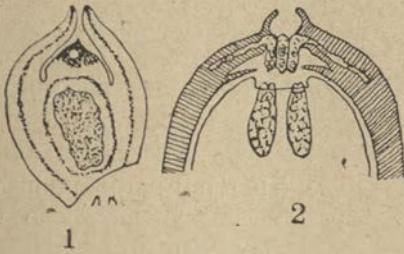


Рис. 320. 1—Продольный разреза макроспороангия (семяпочки) *Stangeria paradoxa*, по Lang'y, вверху пыльцевая камера. 2—*Zamia integrifolia*, продольный разрез верхнего конца ядра семяпочки. Видны 2 архегония, над ними пыльцевая камера, а еще выше проросшие микроспоры. (По Webber'y).

Рис. 321. Яйцо *Zamia integrifolia* во время оплодотворения. Живчик сбросил в *b* спиральную ленту с ресничками, а ядро его *mi* сливается с ядром яйца *o*. (По Уэбберу).

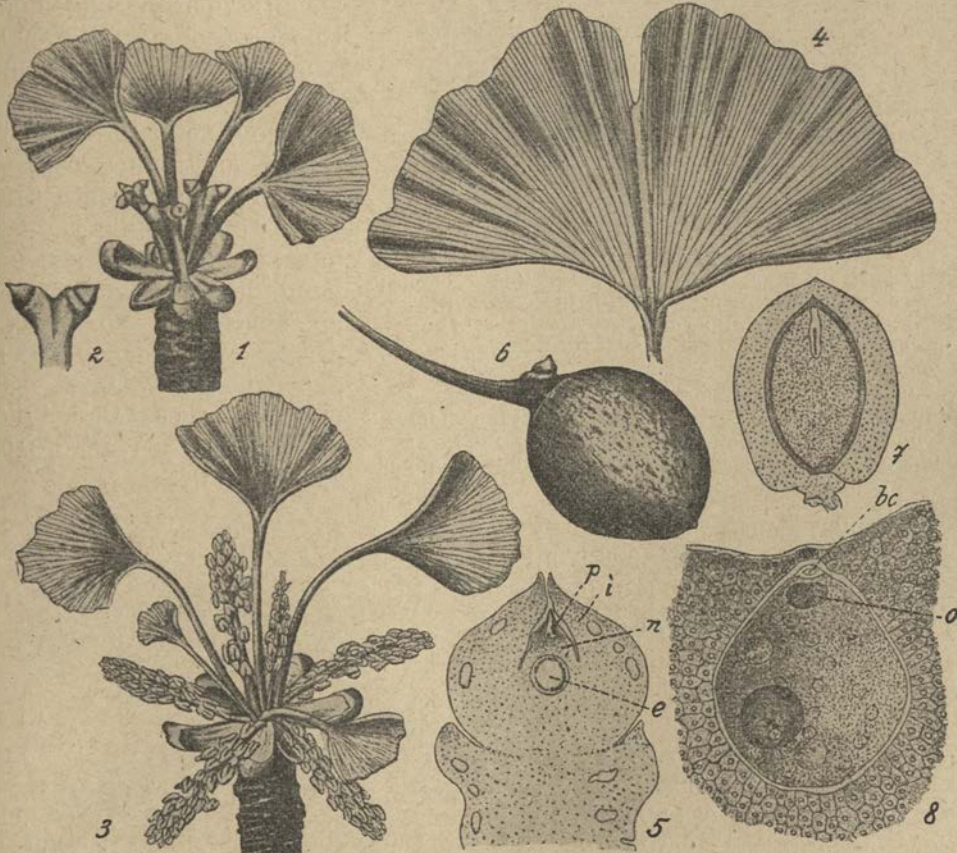
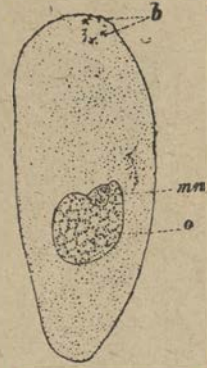


Рис. 322. *Ginkgo biloba*. 1—короткий побег с женскими «цветами», ест. велич. 2—женский «цветок», несколько увелич. 3—короткий побег с мужскими «цветами», ест. велич. 4—лист, ест. велич. 5—семяпочка в продольном разрезе, *n*—ядро семечки, *e*—эндосперм, *i*—покров, *p*—пыльцевая камера, увелич. в 15 раз. 6—зрелое семя, ест. велич. 7—оно же в продольном разрезе, ест. велич. 8—архегоний, *o*—ядро яйца, *bc*—брюшная канальцевая клетка, увелич. в 66 раз. (1—4, 6, 7 по Wettstein'y, 5 по Coulter'y и Chamberlain'y, 8 по Strasburger'y).



Рис. 323. *Pinus sylvestris*, обыкновенная сосна; 1—ветвь с мужскими и женскими шишечками, с—однолетняя (незрелая) шишка, 2—тычинка, а сбоку и b снаружи, 3—направо кроющаяся чешуя, за ней семяпочка, налево видны две обратные семяпочки, за ними семенная чешуя, 4—а—семенная чешуя зрелой шишки с 2 семенами внутри, б—крыло, с—семя, 5—семя в продольном разрезе, виден зародыш. (По Wossido).

Сперматозоиды впервые были открыты у саговников в 1896 г. японским ученым Икено, и это открытие произвело большую сенсацию, так как у высших растений сперматозоиды лишены ресничек и, повидимому, не могут быстро и активно двигаться. Ботаники поэтому полагали, что и у саговников, представляющих собой высокоорганизованные растения, нет настоящих сперматозоидов с специальными органами движения.

Класс гинкговых в настоящее время включает всего один вид, *Ginkgo biloba*, представляющий собой

ростках формируются сперматозоиды. В ядре семяпочки развивается одна макроспора, называемая зародышевым мешком; при прорастании макроспора образует многоклетный заросток (эндосперм), выполняющий внутреннюю часть семяпочки; в этом заростке образуются архегонии в числе от 2 до 8, расположенные против микропиле. Сперматозоиды, которые развиваются из попавших в пыльцевую камеру микроспор, попадают в архегонии, когда яйца созреют, и ядро сперматозоида сливается с ядром яйца. Вначале, при развитии семени получается несколько зародышей, но из них развивается только один, окруженный тканью заростка (первичный эндосперм) рис. 319, 320 и 321).

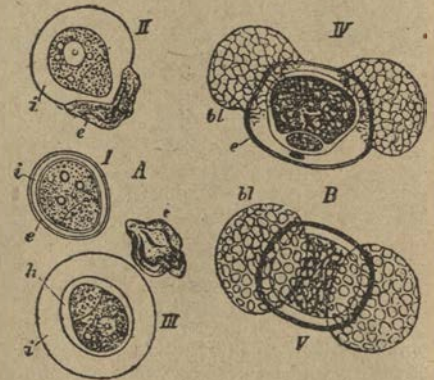


Рис. 324. А—пыльца *Thuja orientalis*, В—пыльца *Pinus Pinaster*, е—экина, i—пятина, bl—пузыревидные придатки экины.

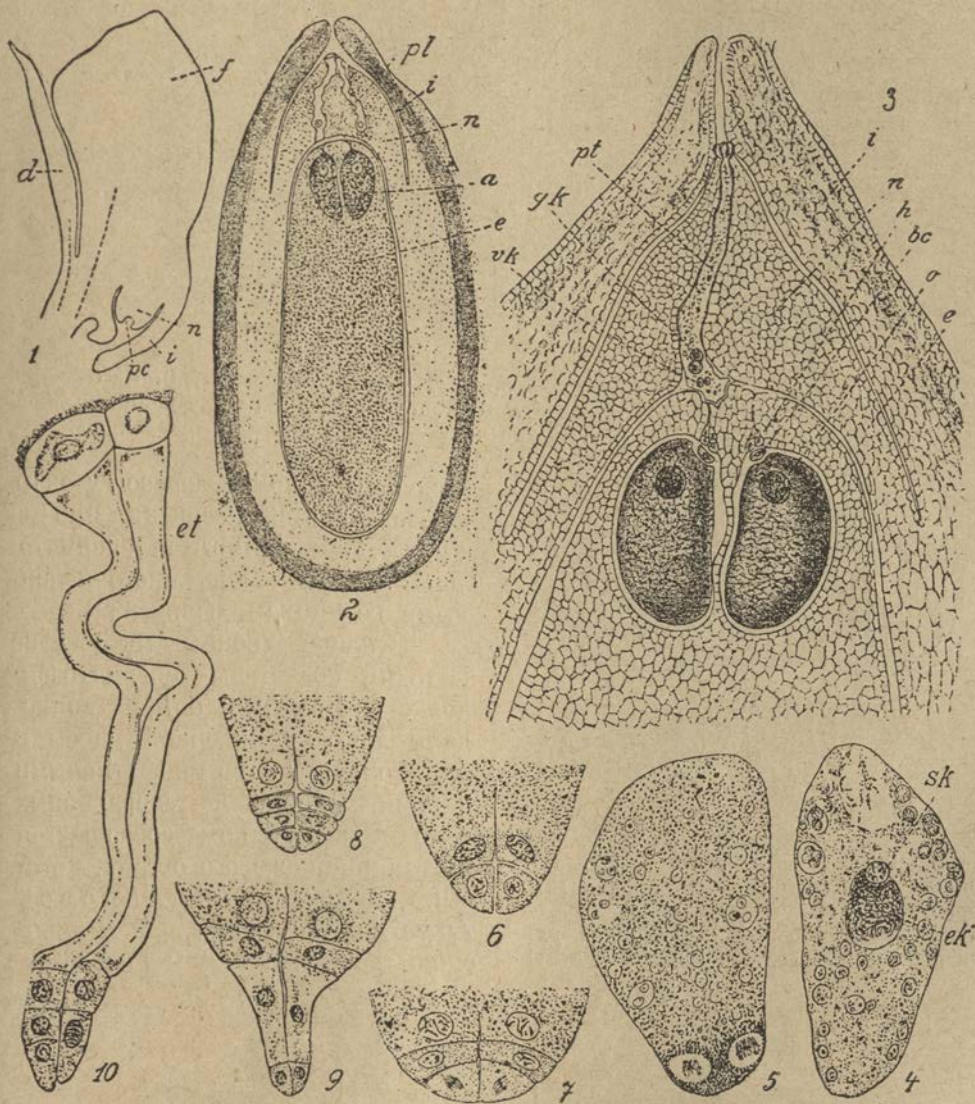


Рис. 324. Семяпочка, оплодотворение и образование зародыша у *Pinus* (сосны). 1—продольный разрез женского цветка *P. Laricio*; *d*—кроющая чешуя, *f*—семенная чешуя, *n*—ядро семяпочки (nucellus), *i*—покров ее, *pc*—пыльцевая камера. 2—продольный разрез семяпочки *P. Laricio*, *n*, *i*—как в фиг. 1, *e*—первичный эндосперм (женский заросток), *a*—архегоний, *pt*—пыльцевая трубка. 3—верхняя часть семяпочки *P. sylvestris* на втором году ее жизни, *i*, *n*, *e*—как в фиг. 2, *o*—яйцеклетка, *bc*—брюшное канальцевое ядро, *h*—шейковая часть архегония, *pt*—пыльцевая трубка, *gk*—генеративные ядра, *vk*—вегетативное ядро. 4—яйцеклетка *P. sylvestris* в момент оплодотворения, *ek*—ядро ее, *sk*—мужское генеративное ядро. 5—10—развитие первичного зародыша (proembryo) у *P. Laricio*; *et*—подвесок. Фиг. 1 увелич. слабо. 2-ая в 14 раз, 3-ья около 50 раз, 4-ая в 135 раз, 5—10 около 100 раз. (Фиг. 1, 2, 5—10 по Coulter и Chamberlain, 4 по Blackmann, 3 схематизировано по Strasburger'y).

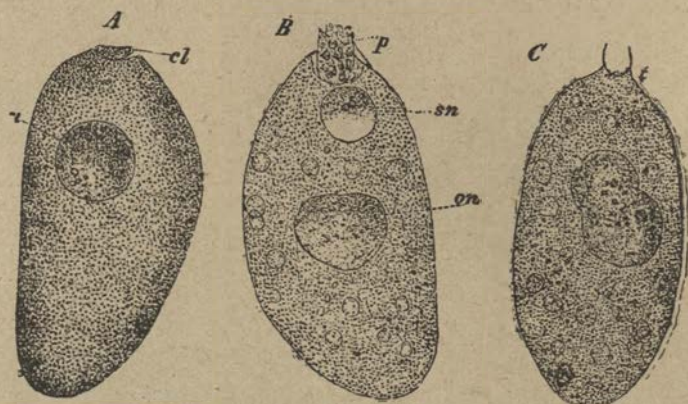


Рис. 326. Оплодотворение и развитие зародыша у ели; А—зрелое яйцо архегония с ядром *on* и канальцевой клеткой *cl*, В—оплодотворение яйца: из конца пыльцевой трубки *p* выскользнуло мужское ядро *sn*, С—слияние половых ядер.

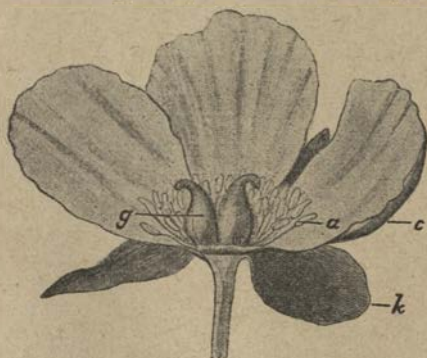


Рис. 327.

Цветок *Paeonia peregrina*; *k*—чашека, *c*—венчик, *a*—тычинки, *g*—плодолистники, образующие два отдельных пестика. $\frac{1}{2}$ естеств. велич. Часть покровов удалена, чтобы показать тычинки и пестики.

довольно крупное дерево; у него, как показали исследования японца *Гиразе*, также имеются сперматозоиды, снабженные многочисленными ресничками (рис. 322).

В классе хвойных мы уже не находим подвижных сперматозоидов с ресничками; они редуцированы до одной ядерной массы и обычно называются генеративными ядрами. Проведение генеративных ядер к архегониям совершается при помощи особого органа, который называется пыльцевой трубкой, так как и микроспоры называются пыльцой.

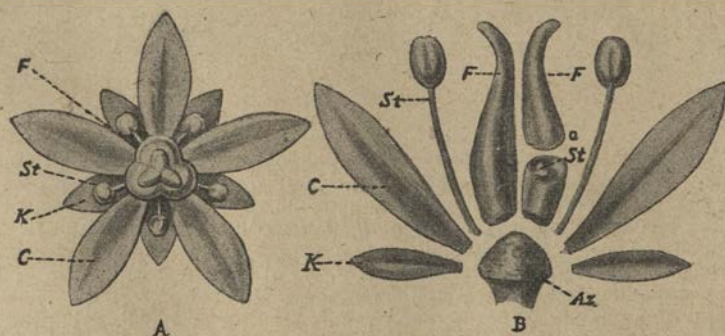


Рис. 328. Схема цветка покрытосеменных растений; А—цветок сверху, В—отдельные части цветка, *Ax*—цветоложе, *K*—чашелистики, *C*—лепестки, *St*—тычинки, *F*—пестики, *Sk*—семяпочки.

Макроспора при проростании дает многоклетный заросток, который называется белком (эндосперм); в нем развиваются несколько архегониев; акт оплодотворения сводится к слиянию генеративного ядра с ядром яйцеклетки. Получившаяся зигота затем дает зародыш.



Рис. 329. Последовательное превращение лепестков в тычинки в цветке *Nymphaea alba*.

Макро и микроспорофиллы у хвойных собраны в шишки. У всех голосемянных полученный из зиготы зародыш остается в макроспороангии, который превращается в семя. Оболочки макроспороангия превращаются в покровы семени; ткань женского заростка образует эндосперм, внутри которого и помещается зародыш. Обычно полного развития достигает только один за-

родыш, редко два. Зародыш имеет в зачаточном виде все главные органы: почечку, корешок и особые первичные листья, называемые семядолями, которых может быть два или несколько (рис. 323, 324, 325 и 326).

У голосемянных, как мы видели, органами, несущими микро и макроспороангии, являются листья бесполого поколения более или менее сильно измененные и соединенные в группы. У покрытосемянных той же цели служит обыкновенно целый побег, который носит название ц в е т к а.



Рис. 330. А—актиноморфный цветок *Geranium sanguineum*, В—зигоморфный цветок *Viola tricolor*.

В качестве побега цветок имеет стеблевую часть, которая называется цветоложем, и листья, которые обыкновенно по форме и окраске резко отличаются от обыкновенных листьев и вместе составляют покровы цветка или околоцветник. Стеблевая часть или цветоложе имеет очень укороченные междоузлия, вследствие чего листья околоцветника обыкновенно очень сближены, при чем они либо располагаются по спирали, либо по кругу. В цветах со спиральным околоцветником число покроволистьев обыкновенно бывает неопределенным



Рис. 331. Пелория у *Digitalis*, наперстянки. (По Веленовскому).



Рис. 332. Цветы *Epilobium angustifolium*. Слева зигоморфный, справа выросший на медленно вращающейся оси (правильный).

— это так называемые ациклические цветы, похожие на шишки. При круговом расположении число покровов листовых определенное — это циклические цветы. Но бывают и гемициклические цветы, у которых одна часть покровов листовых расположена по кругу, а другая по спирали.

Наружные покровов листовых цветка обыкновенно зеленого цвета и носят название чашелистиков, а внутренние, окрашенные в различные цвета, называются лепестками; такой околоцветник называется двойным. Иногда покровов листовых бывают однообразного зеленого цвета или, напротив, какого-либо иного цвета, но одинакового у всех; в таком случае говорят, что цветок имеет простой околоцветник, чашечковидный, когда листочки зеленые, и лепестковидный, когда листочки окрашены в другой цвет. У некоторых покрытосеменных цветы вовсе не имеют покровов — это голые цветы (напр., цветы ивы). Ковнутри от круга

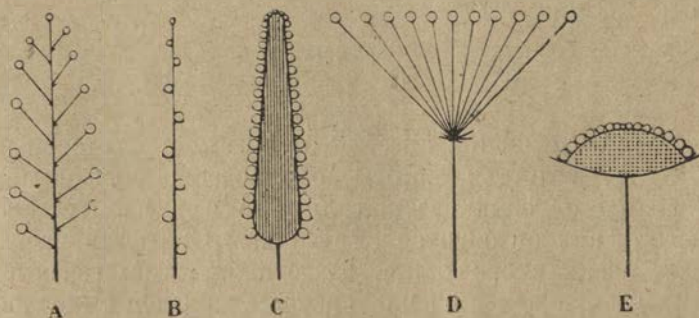


Рис. 333. Схема простых моноподиальных соцветий; А—кисть, В—колос, С—початок, D—зонтик, E—головка.

лепестков располагается круг микроспорофиллов, называемых тычинками, и круг макроспорофиллов или плодотистиков, образующих завязь. Тычинка состоит из утонченной части или нити и пыльника, заключающего микроспоры, называемые пыльцой или пыльцевыми зёрнами. У спирально постранных цветов нередко можно проследить постепенный переход от покроволистиков к пыльцелистикам, т. е. тычинкам (напр., *Nymphaea alba*) (рис. 327, 328 и 329).

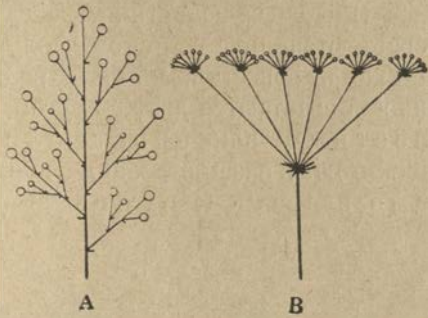


Рис. 334. Схема сложных моноподиальных соцветий; А—метелка, В—сложный зонтик.

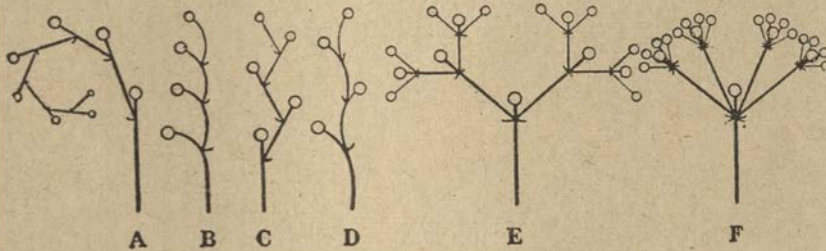


Рис. 335. Схемы симподиальных соцветий; А, В—завиток, С, D—извилина, Е—дихазий, F—плейохазий.

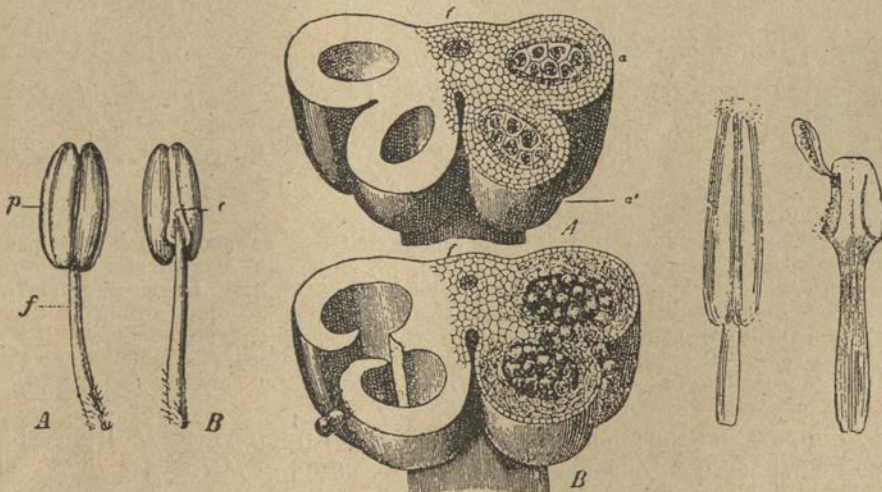


Рис. 336. Налево две тычинки: А—снаружи, В—снутри, f—нить, p—пыльник, c—связник. Посредине два поперечных разреза через пыльник: А—до раскрытия пыльника, В—после раскрытия, f—связник, в А зёрна пыльцы еще развиваются, в В—они готовы. Направо два пыльника: один, раскрывающийся дырочками на верхушке, и другой, раскрывающийся клапанами (у барбариса).

Иногда чашелистики, совокупность которых называется чашечкой, срастаются друг с другом, получается сростнолистная чашечка. Точно также и лепестки, которые все вместе образуют венчик цветка, иногда срастаются друг с другом, такой венчик называется спайнолепестным или сростнолепестным. Цветы обыкновенно обнаруживают в своем строении либо лучевую симметрию, — это правильные или актиноморфные цветы, либо симметрию двустороннюю,

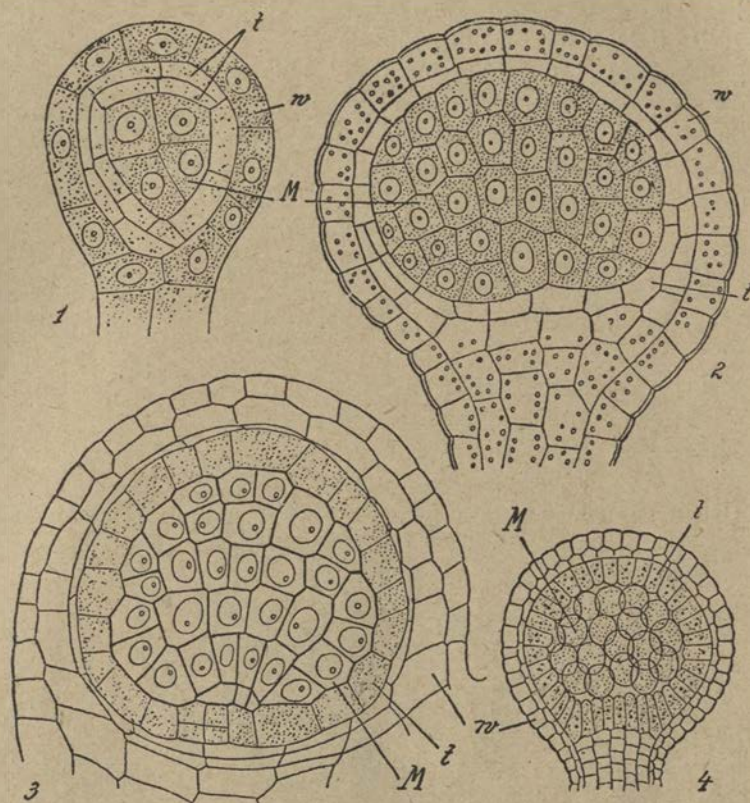


Рис. 337. Сравнительное сопоставление спорангиев и гомологичных им органов; 1—3—продольные разрезы, 4—поперечный, 1—молодой спорангий папоротника *Asplenium Adiantum-nigrum*, 2—молодой спорангий плауна *Lycopodium clavatum*, 3—молодой микроспорангий *Selaginella inaequalifolia*, 4—молодой пыльцевый мешок (микроспорангий) *Symphytum officinale* — окошника из сем. бурачниковых. Все фиг. увелич.; во всех *w*—стенка, *t*—выстилающий слой (tapetum), *M*—спорогенная ткань. (1—2 по Sadebeck'у, 3 по Sachs'у, 4 по Goebel'ю. Из Веттштейна).

— это цветы неправильные или зигоморфные (рис. 330); редко цветы бывают вовсе несимметричные, напр., у *Valeriana*.

Обычно ось, несущая зигоморфные цветы, не имеет верхушечного цветка; но в некоторых случаях он развивается и обыкновенно бывает актиноморфным; такие цветы называется пелориями (рис. 331).

Зигоморфные цветы, повидимому, обладают геотропической чувствительностью, вследствие чего покровы их и развиваются по типу

двусторонней симметрии. Пелории же, развивающиеся на верхушке стебля, испытывают одинаковое действие силы тяжести на всех частях и потому формируются по типу лучевой симметрии.

При развитии на клиностате зигоморфные цветы некоторых растений, напр. у *Epilobium angustifolium*, действительно обнаруживают лучевую симметрию (рис. 332).

По внешней форме венчики бывают: трубчатыми, колокольчатыми, гвоздевидными, колесовидными, двугубыми, мотыльковыми, язычковыми и пр. Формою венчика обыкновенно определяется и общий внешний облик цветка.



Рис. 338. Развитие пыльца *Funkia ovata*. Увелич. 550.

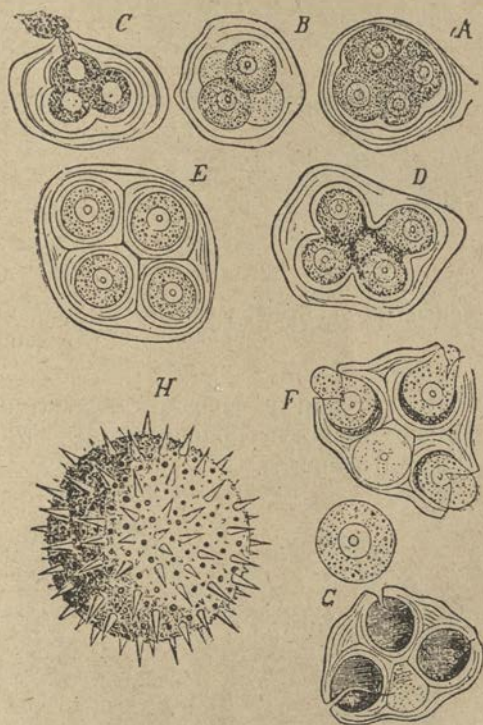


Рис. 339. Развитие пыльца *Althaea rosea* через четвертование производящей клетки; *H*—готовая пылинка.

Цветы могут развиваться по одиночке на осях, сидящих в пазухах обыкновенных листьев. Так как цветок представляет собой самостоятельный побег, то у основания его находится лист верхушечной формации, носящий название прицветника. Ось, несущая цветок, называется цветоножкой.

Очень часто побеги, несущие цветы, соединяются в группы, называемые соцветиями.

Ветвление соцветий, подобно ветвлению вегетативных побегов, может быть моноподиальное и симподиальное.

К моноподиальным соцветиям относятся: кисть, колос, початок, сережка, щиток и метелка; у всех этих соцветий

главная ось опережает в своем развитии боковые ветви. Главным является кисть с хорошо развитыми осями второго порядка; у колоса и сережки оси второго порядка очень коротки и цветы прижаты к главной

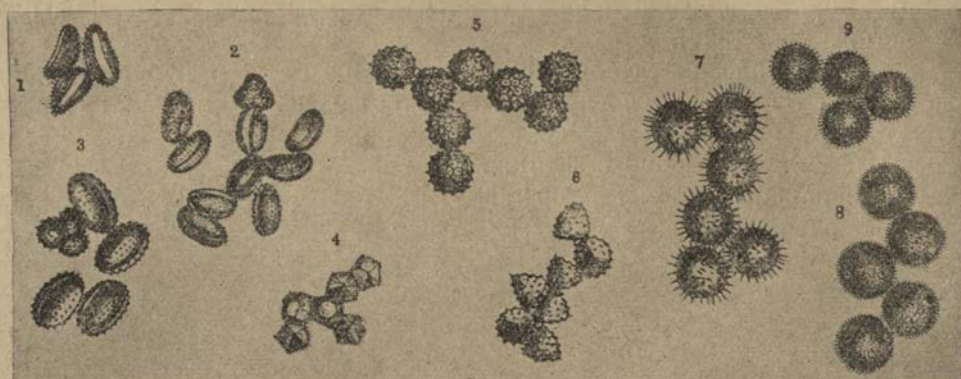


Рис. 340. Пыльца: 1) *Nymphaea alba*, 2) *Viscum album*, 3) *Carlina acaulis*, 4) *Taraxacum officinale*, 5) *Cirsium nemorale*, 6) *Buphthalmum grandiflorum*, 7) *Hibiscus ternatus*, 8) *Malva rotundifolia*, 9) *Campanula persicifolia*. Увелич. 200.

оси, которая у сережки обычно свешивается. У початка главная ось имеет мясистую консистенцию. У щитка и метелки оси второго порядка сильно развиты.

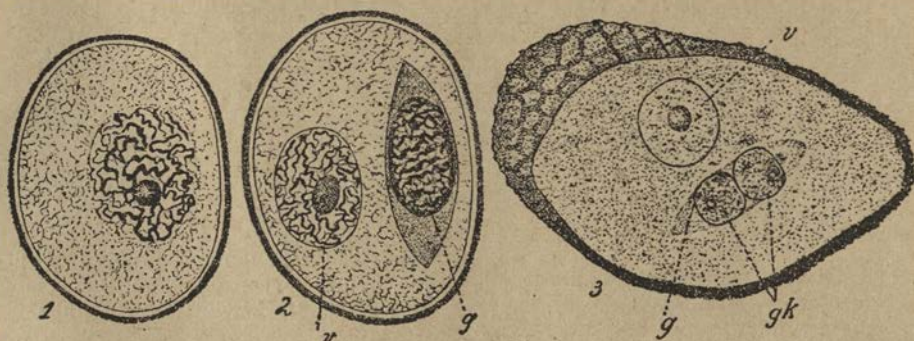


Рис. 341. 1—2—пыльцевые зерна *Lilium Martagon* в оптическом разрезе; 1—зрелое пыльцевое зерно; увелич. в 750 раз. 2—оно же после разделения на генеративную клетку *g* и вегетативную *v*; увелич. в 750 раз. 3—пыльцевое зерно *Lilium auratum*; ядро генеративной клетки разделилось на 2 ядра; увелич. в 500 раз. (Фиг. 1 и 2 по Guignard'у, 3 по Chamberlain'у).

Каждое из названных соцветий может быть сложным, если цветы сидят на осях третьего порядка (рис. 333 и 334).

Нередко у моноподиальных соцветий главная ось рано прекращает свое развитие в длину; в таком случае получаются соцветия, известные под названиями зонтика, головки, корзинки.

У симподиальных соцветий, если есть главная ось, то она ложная, и все оси заканчиваются цветками; таковы соцветия, известные под названиями: дихазия, завитка, извилины и плейохазия (рис. 335).

Как уже замечено выше, микроспорофилл или пыльцелистик состоит из нити и пыльника. Пыльник обыкновенно состоит из двух половинок, соединенных между собою особою тканью, — так называемым связником. В начальных стадиях развития каждая половина пыльника состоит из двух гнезд или микроспорангиев; позже, однако, перегородка между гнездами исчезает, и они сливаются в одно, вследствие чего зрелый пыльник имеет обыкновенно только два гнезда.

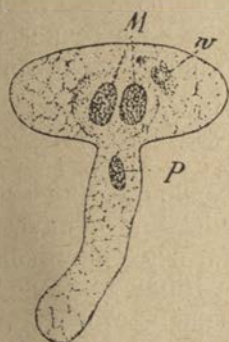


Рис. 342. Пыльца *Erythra trifurca*, выпустившая пыльцевую трубку; *M*—генеративные ядра, *P*—вегетативное ядро, перешедшее в трубку, *w*—ядро, оставшееся в пылинке. (По Land.)

По анатомическому строению микроспорангии высших растений вполне сходны с спорангиями и микроспорангиями папоротникообразных растений. Внутри гнезд пыльника развивается спорогенная ткань, дающая материнские клетки пыльцы; каждая такая клетка затем делится на четыре новые клетки, превращающиеся в микроспоры или пыльцевые зерна.

Зрелый пыльник раскрывается продольной трещиной, особыми отверстиями на верхушке (напр. у картофеля) или клапаном, и пыльца высыпается

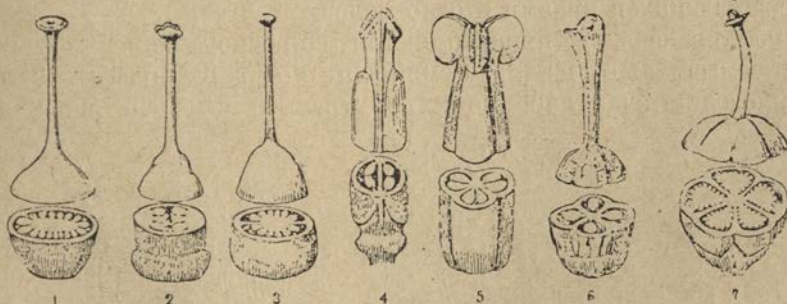


Рис. 343. Пестики с поперек перерезанными завязями: 1—*Primula*, 2—*Menyanthes trifoliata* — вахты, 3—*Solanum Dulcamara* — паслена, 4—*Cheiranthus Cheiri* — желтофиоли, 5—*Tulipa* — тюльпана, 6—*Verbena*, 7—*Pyrola media* — грушанки.

(рис. 336, 337, 338 и 339). Форма пылинков чрезвычайно разнообразна, при чем обычно они несут особые наружные утолщения (рис. 340). Подобно спорам мхов, папоротников и плаунов, пыльца имеет две оболочки, наружную — эксину и внутреннюю — нитину; в зрелом состоянии пылинки заключает две клетки: одну вегетативную и одну генеративную, голую. При прорастании пыльцы вегетативная клетка дает пыльцевую трубку, ядро ее делится на два и одно из дочерних ядер остается в пылинке, а другое переходит в трубку (рис. 342).

Ядро генеративной клетки также делится на два и дает два генеративных ядра, играющих роль сперматозоидов.

Расположенные в центре цветка, макроспорофиллы или плодолистики покрытосемянных растений образуют особые полые вместилища, которые называются завязями и которые заключают макроспорангии. Чтобы

облегчить доступ микро-спорам и обеспечить им прорастание, верхняя часть завязи дифференцируется в рыльце, отличающееся особой рыхлой тканью.

Нередко верхняя часть завязи бывает оттянута в столбик, верхушку которого и занимает рыльце.

Завязь, столбик и рыльце вместе составляют пестик. Совокупность плодолистиков одного цветка называется гинецеем, а совокупность пыльцелистиков — андроцеем.

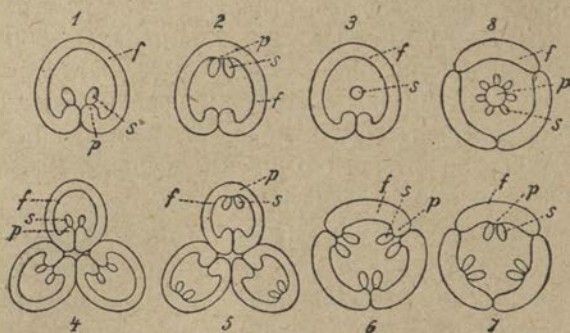


Рис. 344. Схемы поперечных разрезов завязей; 1—3—завязи из одного плодолистика с различным расположением семеносов *s*, 4—5—трехгнездные завязи из трех плодолистиков, 6—7—одногнездные завязи из трех плодолистиков с различным расположением семеносов. (По Веттштейну).

Завязь может быть построена из одного или нескольких плодолистиков, срастающихся краями в одно целое.

То место завязи, где прикрепляются макроспорангии или семязпочки, называется семяносом. Семяносцы могут располагаться либо по краям плодолистиков, либо по их внутренней средней части; это так

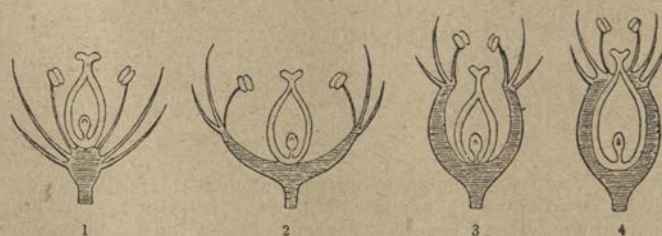


Рис. 345. Схемы цветов: 1—подпестичного (с верхней завязью), 2 и 3—околопестичного, 4—надпестичного (с нижней завязью).

называемые стенные семяносцы. Иногда же семяносцы помещаются на особой колонке, возвышающейся внутри завязи; такие семяносцы называются осевыми или центральными.

Завязь может быть одногнездной, если она образует одну внутреннюю полость, и многогнездной, если внутренними перегородками она разделяется на несколько полостей. В зависимости от формы цветоложа, завязь

может сидеть либо выше, либо ниже уровня прикрепления тычинок, лепестков и чашелистиков, вследствие чего различают цветы подпестичные, околопестичные и надпестичные (рис. 343, 344, 345 и 346).

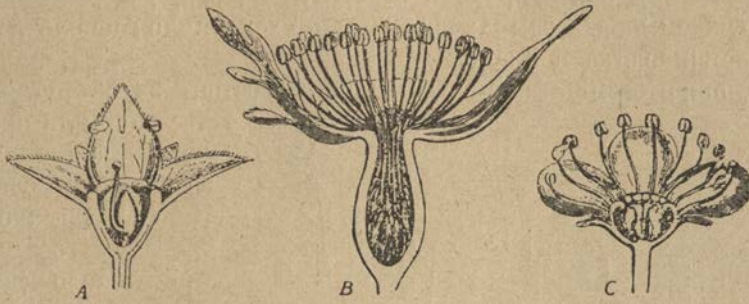


Рис. 346. Примеры околопестичных цветов из сем. розоцветных; А—*Alchemilla alpina* — манжетка. В—*Rosa canina* — шиповник. С—*Spiraea decumbens* — таволга. (По Focke).

Цветы последнего типа называют цветами с нижней, а первых двух с верхней завязью.

Строение цветов для краткости иногда обозначают формулами или изображают схемами посредством диаграмм. Напр., формула цветка ландыша $P(3+3) A 3+3 G(3)$ обозначает: простой сростнолистный околоцветник из двух трехчленных кругов; андроей из двух трехчленных кругов свободных тычинок, гинецей из трех плодолистиков, сросшихся в одну верхнюю завязь. Формула цветка лютика $K_5 C_5 A \sim G \sim$ обозначает: чашечка из 5 свободных чашелистиков, венчик из 5 свободных лепестков, андроей из неопределенного числа свободных тычинок, гинецей верхний из неопределенного числа свободных плодолистиков. Формула цветка колокольчика: $K_5 C(5) A_5 G(3)$.

Буквы обозначают латинские названия частей цветка: *P*—*perigonium* (околоцветник), *K*—*calyx* (чашечка), *C*—*corolla* (венчик), *A*—*androceum* (андроей), *G*—*gynaecium* (гинецей).

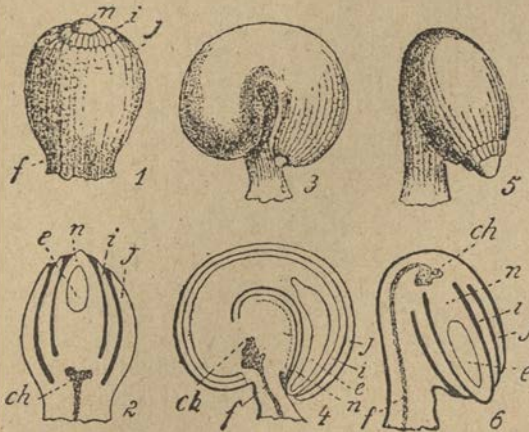


Рис. 347. Схемы семяпочек и их продольных разрезов; 1 и 2—прямая семяпочка, 3 и 4—изогнутая, 5 и 6—обратная семяпочка, *n*—ядро семяпочки (nucellus), *e*—зародышевый мешок, *i*—внутренний, *f*—внешний покровы семяпочки, *ch*—халаза. (По Baillon'у).

Цифрами обозначают число членов каждого круга; если же число членов неопределенно, то ставят знак ∞ .

Срастание обозначают скобками, а положение завязи — чертой над или под цифрой членов гинецея.

Диаграммы ориентируются относительно оси, изображаемой маленьким кружком; на диаграммах изображают схематично расположение отдельных частей цветка в плане.



Рис. 348. Развитие зародышного мешка в семязпочке *Monotropa hypopitys*.

У покрытосемянных круговые цветы состоят из 5 кругов: 2 кругов двойного или простого околоцветника, двух кругов андроеца и одного круга гинецея. Обыкновенно члены двух соседних кругов при расположении в плане чередуются друг с другом, реже наблюдаются случаи супротивного расположения членов. Наличие завязи составляет принципиальное отличие покрытосемянных растений от голосемянных. Внутри столбика имеется либо канал, по которому проходит пыльцевая трубка внутрь завязи, либо особая рыхлая проводящая ткань, клетки которой доставляют пыльцевой трубке питательные вещества.

Столбик, как уже было сказано, оканчивается рыльцем, форма которого может быть весьма различной; рыльце играет роль органа, улавливающего микроспоры. Макроспорангий или семязпочка залагается на семязносе макроспорофилла в виде бугорка, окруженного од-

ним или двумя валиками. Из валиков образуются покровы семязпочки, а из бугорка развивается ткань, называемая ядром семязпочки (*nucellus*).

Покровы на верхушке семязпочки не смыкаются, а образуют отверстие — семязход или микропиле.

Семяпочка прикрепляется к семяносу при посредстве ножки, называемой семяножкой (*funiculus*). Место прикрепления семяпочки к семяножке называется халазой. Семяпочка может сидеть на семяножке прямо, семявходом вверх, — это прямая семяпочка, или может быть обращена семявходом вниз — это обратная семяпочка; наконец, семяпочка может быть изогнутой (рис. 347). В ядре семяпочки образуется спорогенная ткань. Одна из клеток этой ткани делится на 4 клетки; это материнская клетка макроспор. Одна из 4 макроспор раз-

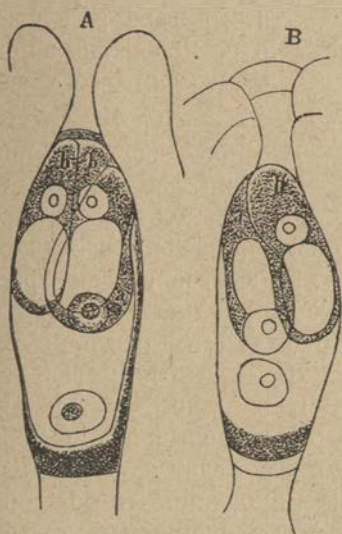


Рис. 349. Готовый половой аппарат в яичке *Orchis pallens* перед оплодотворением. А и В два разных положения; в А видно яйцо *a* и обе синергиды *b*, а в В яйцо и только одна синергида. Зародышный мешок совершенно вытеснил здесь ткань ядра.



Рис. 350. А—пылинка тычкы, выпускающая пыльцевую трубку *sp* на ткани рыльца *nr*; *i*—бородавки интинны, *d*—крышки экзины *e*. В—часть разреза оболочки.

растается и образует зародышевый мешок, представляющий собой одну клетку с одним ядром. Ядро зародышного мешка делится на два, и дочерние ядра расходятся к полюсам мешка и снова двукратно делятся, вследствие чего у полюсов получается по 4 ядра.

Вокруг трех ядер каждого полюса обособляется протоплазма и таким образом получается по 3 голых клетки. Оставшиеся два ядра уходят от полюсов к центру мешка, сливаются здесь друг с другом и образуют вторичное ядро зародышного мешка. Голые клетки, находящиеся против микропиле, неравнозначны: одна из них является яйцом, предназначенным для оплодотворения, а другие две наз. синергидами

или вспомогательными клетками. Три другие клетки, находящиеся в противоположном конце мешка, называются антиподами. Иногда антипод вовсе не бывает (напр., у некоторых орхидных) или они рано исчезают (напр., у ивы, тюльпана и др.); иногда антипод бывает больше 3, у злаков, напр., до 36 (рис. 348 и 349).



Рис. 351. Схема цветка покрытосемянных; *f* — оболочка завязи, *i* — прорастающая пыльца, *k*, *l*, *m* — пыльцевая трубка, проросшая до семянохода, *n* — funiculus, *o* — chalaza, *p* — наружная, *q* — внутренняя оболочка семязпочки, *s* — ядро семязпочки, *t* — зародышевый мешок, *u* — антиподы, *v* — синегриды, *z* — яйцеклетка.

Половой процесс складывается из двух актов: опыления и оплодотворения. Акт опыления сводится к переносу пыльцы на рыльце пестика, и мы находим уже у голосемянных и особенно у покрытосемянных ряд чрезвычайно разнообразных приспособлений для этого первого акта.

В основе всех этих приспособлений лежит принцип облегчения доступа микроспорам к рыльцу пестика, а также облегчение перекрестного опыления. Дело в том, что у многих растений тычинки и пестики развиваются в одном и том же цветке, который в таком случае называется обоеполым; однако, в большинстве случаев мы находим ряд приспособлений, препятствующих самоопылению, т. е. перенесению пыльцы на пестик того же цветка, и, напротив, обеспечивающих попадание пыльцы от другого цветка или даже от другого индивидуума, т. е. перекрестному опылению.

Есть не мало растений раздельнополых и разномомных, у которых женские и мужские половые органы развиваются на разных экземплярах; здесь перекрестное опыление, конечно, обеспечено. Наконец, есть также растения, у которых мужские и женские цветы находятся на одном и том же экземпляре; — это однодомные растения.

Когда пылинка попадет на рыльце, то она начинает прорастать, выпуская пыльцевую трубку; последняя растет по каналу или по рыхлой

проводящей ткани столбика и, постепенно удлиняясь, достигает микропиле семязпочки. Конец трубочки входит в зародышный мешок обычно через одну из синергид; повидимому, синергиды выделяют хемотропно действующие вещества, направляющие рост пыльцевой трубки.

В трубку перемещаются генеративные ядра и двигаются к ее верхушке, впереди их движется вегетативное ядро трубки, которое затем рас-

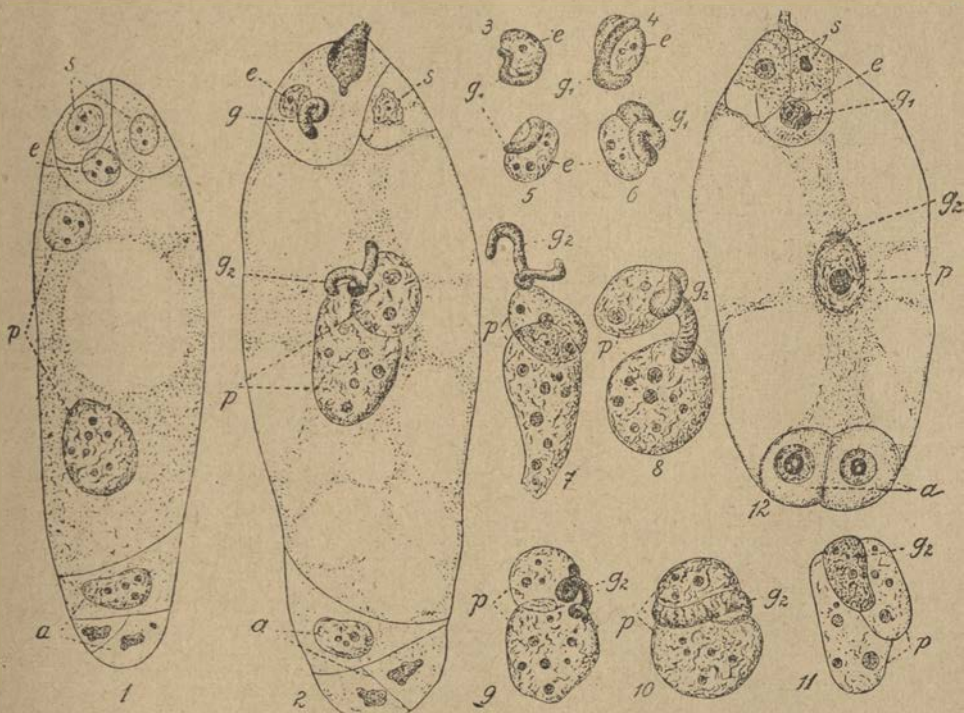


Рис. 352. Двойное оплодотворение у *Lilium Martagon*—лилии (фиг. 1—11) и у *Ranunculus Cymbalaria*—лютика (фиг. 12). 1—зародышевый мешок перед оплодотворением. 2—момент оплодотворения: одно генеративное ядро (g_1) сливается с ядром яйцеклетки e , а другое генеративное ядро (g_2) сливается с обоими полярными ядрами p . 3—6—разные стадии слияния ядра яйцеклетки e с генеративным ядром g_2 . 7—11—различные стадии слияния генеративного ядра g_2 с полярными ядрами p . 12—зародышевый мешок лютика в момент оплодотворения (двойного). — Во всех фигурах s — синергиды, a — антиподы, e — ядро яйцеклетки, p — полярное ядро. Увеличено в 400 раз. (По Гиньяру).

творяется. Одно из генеративных ядер после растворения оболочки на верхушке пыльцевой трубки сливается с ядром яйцеклетки, а другое с вторичным ядром зародышного мешка. Таким образом, в результате получается двойное оплодотворение, открытое русским ботаником *Навашиним* в 1898 г. у лилии и *Fritillaria*, а в 1900 у лютиковых и сложноцветных (рис. 350, 351 и 352).

Из оплодотворенного яйца получается зигота, которая дает зародыш; из оплодотворенного зародышного мешка получается вторичный эндосперм, служащий для питания зародыша; название вторичный

указывает, что это новообразование не гомологичное первичному эндосперму у хвойных, представляющему собой ткань женского заростка.

Вторичный эндосперм разрастается и вытесняет ткань ядра семяпочки; в конце концов получается белковое семя, в котором находятся зародыш, вторичный эндосперм и покровы семяпочки, образующие кожуру семени.

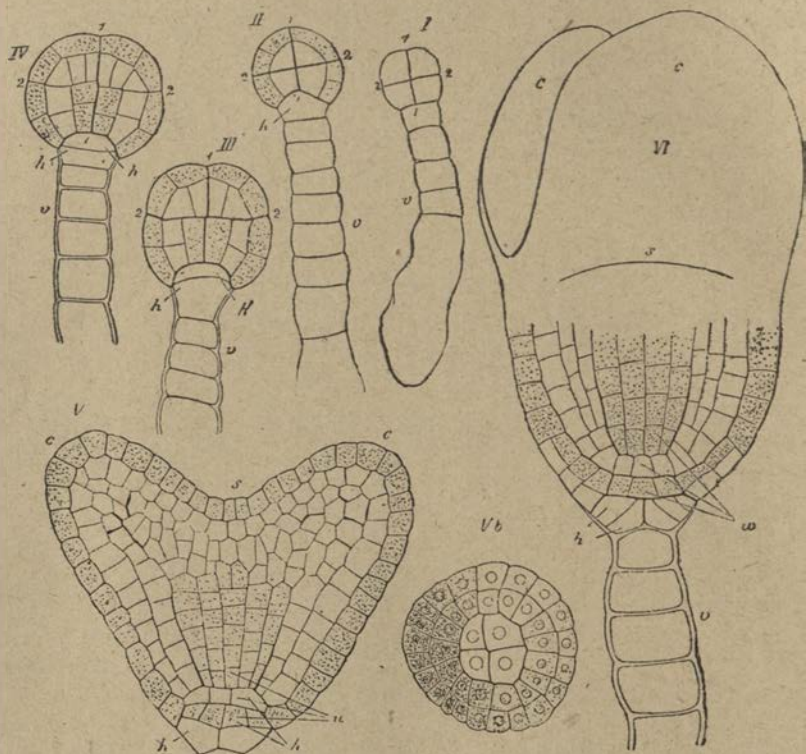


Рис. 353. Развитие зародыша *Capsella*; I—VI — последовательные стадии развития, *v*—подвесок из одного ряда клеток. В I зародыш составлен из 8 клеток (видны 4); во II—обозначился дерматоген; в III и IV—дифференцируется плерома корня (внутренние серые клетки); в V и VI—наметены семядоли *c* и корешек *w*.

Иногда образование белка рано задерживается; в таком случае получается безбелковое семя, в котором присутствуют зародыш и покровы семяпочки, образующие кожуру семени.

До настоящего времени вопрос о строении полового аппарата покрытосемянных не может считаться вполне решенным. Некоторые ученые полагают, что заростка не образуется вовсе, и что в зародышном мешке образуется два архегония, — каждый из трех клеток. Другие полагают, что яйцеклетку и синергиды нужно считать за три редуцированные архегония, а антиподы за рудимент женского заростка.

Зигота, полученная из оплодотворенной яйцеклетки, делится на две клетки, из которых одна образует подвесок (*suspensor*), при помощи которого зародыш питается на счет белка.

Вторая клетка путем многократного деления дает зародыш, который в готовом виде состоит из: 1) корешка, представляющего собой зачаток главного корня растения; 2) зародышевого стебля или подсемянодольного колена; 3) расположенных на верхушке стебля зародышевых листьев или семядолей и 4) зародышевой почки, окруженной семядолями. Зародышевая почка представляет собой зачаток побега растения. Семядолей бывает либо одна (у однодольных), либо две (у двудольных), и признак этот служит в числе важных отличий двух классов покрытосемянных растений. Во время формирования зародыша происходит созревание семени, при чем из покровов семяпочки развивается его кожура.

Вместе с тем наступают соответствующие изменения в стенках завязи, которая дает околоплодник, заключающий внутри одно или много семян (рис. 353 и 354).

Таким образом, гинецей после оплодотворения превращается в плод. Иногда в построении плода принимает участие вместе с завязью также цветоложе или покровы цветка; такие плоды называются ложными.

Обыкновенно в плоде бывает столько гнезд, сколько их было в завязи; но бывают случаи, когда из многогнездовой завязи с многим семяпочками образуется одногнездный, односемянный плод (напр., у дуба, липы). В зависимости от строения околоплодника различают следующие категории плодов: сухие плоды и сочные костянки и ягоды.

Сухие плоды могут быть раскрывающимися или нераскрывающимися.

К первому типу принадлежат: листовка, образующаяся из одного плодолистика и раскрывающаяся по одному брюшному шву; боб, также образующийся из одного плодолистика, но раскрывающийся по двум швам, брюшному и спинному; стручек и стручечек — двугнездные плоды, образующиеся из двух плодолистиков и раскрывающиеся двумя створками; коробочка, образующаяся из двух или многих плодолистиков и раскрывающаяся двумя или несколькими створками, дырочками или крышечкой.

К нераскрывающимся сухим плодам принадлежат: орех, орешек, семянка — с деревянистым околоплодником, неплотно прилегающим к семени; зерновка — с околоплодником, плотно прилегающим или даже сросшимся с кожурой семени; крылатка — ореховидный плод с придатком в виде пластинки (вяз, ясень).

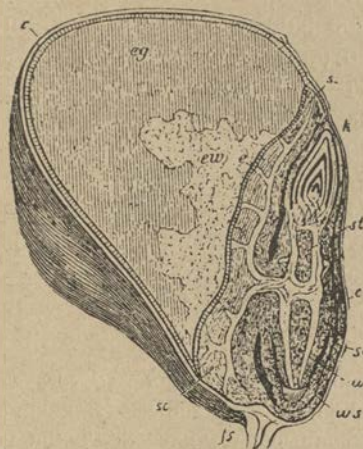


Рис. 354. Продольный разрез через плод *Zea Mais*; *c* — оболочка плода, *eg* — плотная желтоватая часть эндосперма, *ew* — белая рыхлая часть эндосперма, *sc* — щиток, *ss* — верхушка щитка, *e* — поверхностный слой щитка, *k* — почечка, *w* — корень, *ws* — корневой чехлик.

Костянкам и называются сочные нераскрывающиеся плоды, околоплодник которых состоит из трех слоев: кожицы, мякоти и косточки, как напр., у вишни, сливы, персика и пр.

Ягоды также принадлежат к сочным нераскрывающимся плодам с мясистым околоплодником, как напр., у винограда, смородины, огурца, арбуза и пр.

Если в одном цветке несколько пестиков, то получается плод сложный или сборный (напр., у малины).

У высших цветковых растений существуют также и чрезвычайно разнообразные приспособления для вегетативного размножения, в основу которых положено формирование почек, которые разнообразными способами отделяются от материнского растения. Поэтому, в качестве совершенно общего вывода мы можем сказать, что растениям, начиная от низших и простейших и кончая наиболее сложно построенными, свойственны в одинаковой мере бесполое и половое размножение. Если в отдельных случаях мы наблюдаем только один вид размножения, то это скорее следует рассматривать, как приспособление вторичного характера; природе же растительного организма свойственны оба вида в равной мере.

ГЛАВА XLІ.

Биологическое значение вегетативного и полового размножения. Общее понятие о наследственности. Значение ядра в явлениях наследственности. Наследственные зачатки. Значение редукционного деления ядра. Обособление хромозом мужской и женской линий. Гаплоидное и диплоидное поколения. Внешние признаки, как выражение наследственных зачатков. Исследования Менделя над помесями у растений. Признаки, господствующие и подчиненные. Расхождение признаков по данным Менделя.

Познакомившись с внешней стороной процесса размножения, попытаемся теперь подойти к биологическому значению вегетативного и полового размножения у растений. Выше мы уже говорили о том, что при делении клетки мы находим приспособления, которые гарантируют точное распределение самых существенных частей ядерной массы между дочерними клетками. Мы видели, что хроматин ядра дифференцируется в особые морфологические единицы — хромозомы; каждая из хромозом расщепляется вдоль, и полученные половинки точно распределяются между дочерними ядрами. Часто и протоплазма клетки делится на две равные массы; но во всяком случае в делении протоплазмы не наблюдается специфических приспособлений для возможно точного ее распределения. Это обстоятельство и дало повод ученым приписывать ядру первенствующую роль в наследственности, т. е. в перенесении на потомство специфических организационных признаков данного вида.

Прежде, чем перейти к описанию явлений наследственности у растений, мы сначала попытаемся отдать себе ясный отчет в самом содержании термина «наследственность».

Когда мы наблюдаем, что при делении клетки спирогиры все части, т. е. ядро, протоплазма и хроматофоры, разделяются каждая на две равные

части и распределяются между дочерними клетками, то в данном случае мы имеем прямую передачу этим клеткам всех наиболее существенных жизненных частей организации вида. И если бы оказалось, что одна из дочерних клеток отличается от материнской, то объяснение этого явления пришлось бы искать в несовершенстве механизма самого процесса деления.

Несколько более сложны те случаи, когда при бесполом размножении отделяется часть соматического отдела организма и воспроизводит все недостающие органы. Так, напр., черенок ивы, взятый в качестве ветки взрослого дерева, при посадке воспроизводит недостающие корни. Здесь новому индивиду была передана только эмбриональная ткань, которая, будучи поставлена в новые условия, дифференцируется иначе, чем это было бы, если бы ветка не была отделена от материнского растения. Можем ли мы в данном случае говорить о явлении наследственности? Дело в том, что мы можем заставить ветку воспроизвести корни и не отделяя ее от дерева; у высших растений можно найти немало примеров такого развития корней ветвями дерева, находящимися в нормальном соединении с материнским растением.

Если принять во внимание, что в этом случае эмбриональная ткань не заключает в себе зачатков корней в готовом виде, то мы можем сказать, что в клетках этой ткани содержатся все необходимые для дифференцировки корней элементы, которые и передаются новому индивиду. Наличие этих элементов и обнаруживается, если соответствующая часть организма будет отделена от материнской особи или поставлена в условия, благоприятные для развития корней.

У многих высших растений органами бесполого размножения служат почки, отделяющиеся от материнского экземпляра. Эмбриональная ткань, находящаяся в этих почках, заключает в себе все элементы будущей дифференцировки всех главных органов растения. У низших растений, скажем, например, у грибов, той же цели служат особые вегетативные клетки, называемые спорами. Спора в качестве единственной эмбриональной клетки воспроизводит весь организм со всеми его частями, как бы они не были сложно построены.

Этого не могло бы быть, если бы спора не заключала в себе всех необходимых материальных элементов для осуществления подобной дифференцировки. Таким образом, во всех только-что описанных случаях новый индивид получает не готовые органы, а какие-то элементы, необходимые для их дифференцировки, при чем все эти элементы могут заключаться в одной единственной клетке.

В биологии принято под наследственностью подразумевать именно передачу потомству этих элементов дифференцировки каждого отдельного вида растений. У разных видов дифференцировка может протекать по одному и тому же плану; однако, развившиеся органы каждого вида будут представлять ряд более или менее ясных отличий внешнего, легко определяемого характера. Две конидии, т. е. две вегетативные споры грибов могут быть совершенно сход-

ны друг с другом; однако, в течение развития эти споры, если они принадлежат разным видам, дадут два вида грибов, отличающиеся друг от друга целым рядом внешних отличий или, как принято говорить, признаков, которые остаются постоянными для каждого вида, так как они неизменно сохраняются в потомстве.

Способность отдельной эмбриональной клетки воспроизводить все внешние отличительные признаки вида основана, повидимому, на присутствии в ней специфических наследственных зачатков или генов, число и качественный характер которых и обуславливает внешние признаки вида. Зачатки эти пока остаются недоступными прямому наблюдению; однако, целый ряд косвенных данных приводит ученых к мысли, что они заключаются, главным образом, в ядре и именно в хроматине ядра. К числу этих косвенных данных между прочим принадлежат те сложные явления кариокинеза, которые ведут к необыкновенно точному распределению хроматина в форме хромосом между дочерними ядрами.

Многие исследователи полагают, что материальные зачатки, обуславливающие определенную дифференцировку организма и все отличающие его внешние признаки, находятся в хромосомах. Точность распределения зачатков при делении ядра должна быть чрезвычайно велика. Действительно, если мы представим себе то колоссальное число клеток, которое должно возникнуть путем деления, скажем, при построении одного такого дерева, как дуб; если представим далее, что дуб неизменно сохраняет свои внешние признаки в длинном ряде поколений, то станет понятно, что малейшее уклонение от точного распределения наследственных зачатков весьма быстро могло бы привести к очень существенному изменению организации. Если же этого не происходит, то только потому, что при всяком делении клетки каждое дочернее ядро получает в форме зачатков все то, что необходимо для дальнейшей дифференцировки в строго определенном направлении.

С этой точки зрения большое значение приобретает то обстоятельство, что, как показали многочисленные исследования, число хромосом, будучи очень разнообразным у разных видов растений, остается постоянным у каждого отдельного вида.

Мы можем, следовательно, себе представить, что в многоклеточном индивидууме каждая клетка заключает в себе все наследственные зачатки, необходимые для воспроизведения всего индивидуума и всех его частей. Рассуждая чисто теоретически, мы можем сказать, что любая эмбриональная клетка в точке роста дуба в одинаковой мере способна воспроизвести как целое растение, так и любую из его частей. И если в действительности мы наблюдаем, что в течение развития растений происходит определенная дифференцировка эмбриональной ткани, при чем одни клетки идут на построение корня, другие — стебля, а третьи — листьев и цветов, то происходит это не от того, что, скажем, клетки корня не могут дать стебля или цветка, а от того, что при развитии многоклеточного индивидуума происходит подавление индивидуальности отдельных клеток и с ним по-

давление определенных наследственных зачатков. Явление это относится к области эмбриологии, и рассмотрение его будет сделано ниже. Теперь же для нас достаточно установить только, что при вегетативном размножении сущность процесса наследственности сводится к точному распределению всех материальных существенных частей клетки между возникающими при делении дочерними клетками.

Принимая во внимание ту крайнюю щепетильность, с которой происходит распределение хроматина при делении ядер, нельзя не прийти к заключению, что в самом процессе вегетативного размножения совершенно отсутствует прогрессивное начало. Все приспособления ведут к тому, чтобы как можно точнее сохранить все наличные особенности данной формы. Изменения формы и организации возможны лишь в том случае, если в течение жизни индивида под влиянием каких-либо внешних воздействий произойдут изменения в хроматине ядра или плазмы клетки. Не невозможно, что подобные изменения действительно имеют место; быть может, этим изменениям мы обязаны теми многочисленными сортами, которые возникают у культурных растений при исключительно вегетативном размножении; в качестве примера можно указать многочисленные сорта фруктовых деревьев, картофеля и друг. растений, размножаемых чисто вегетативным путем. Среди дикорастущих растений известны многие роды, например, *Hieracium*, которые, именно благодаря вегетативному размножению, отличаются большим изобилием мелких форм в пределах каждого вида. С биологической точки зрения крайне интересно то, что сорта, превосходно сохраняющие все свои особенности при вегетативном размножении, теряют их при размножении половом.

Какова же роль и каково значение полового размножения?

Прежде чем ответить на этот вопрос, рассмотрим явления наследственности при половом размножении. Выше мы уже видели, что сущность полового акта у всех растений, независимо от сложности их организации, сводится к слиянию двух клеток в одну; в этом отношении между растениями и животными никакого принципиального различия нет, и потому слияние двух клеток в одну есть общая схема полового акта для всех живых существ. Исследование показало вместе с тем, что назначенные к слиянию половые клетки или гаметы обладают половинным числом хромозом, вследствие чего при слиянии ядер восстанавливается первоначальное свойственное данному виду число хромозом.

Далее оказалось, что редукция числа хромозом происходит во время развития полового поколения, когда совершается редукционное деление ядра. У высших растений каждая материнская клетка пыльцы дает 4 микроспоры или пылинки, для чего необходимо два последовательных деления. Первое из этих делений и является редукционным; именно оно отличается от обычных делений особой стадией синапсиса, во время которой и подготавливается уменьшение числа хромозом вдвое.

На первый взгляд явление редукции хромозом представляется весьма целесообразным приспособлением против неминуемого увеличения их числа при слиянии двух ядер. Новейшие исследования показывают, что

оно имеет гораздо более глубокий смысл. Мы уже видели, что у простейших растений сливающиеся гаметы ничем не отличаются друг от друга; и потому, несмотря на присутствие половых клеток, мы не можем говорить здесь о двух разных полах. Однако, уже у одноклетных растительных организмов отличие гамет начинает обозначаться; отличие это вместе с усложнением организации приобретает все большие и большие размеры, при чем сущность его сводится, главным образом, к уменьшению количества протоплазмы в тех гаметах, которые мы привыкли называть мужскими.

Явление это с достаточной ясностью показывает нам, что истинная сущность полового акта заключается, главным образом, в слиянии хроматина двух ядер, происходящих от двух разных индивидуумов. Подвижность сперматозоидов и неподвижность женских яиц есть лишь приспособление, обеспечивающее слияние половых клеток в естественных условиях существования растений. Точно также и сравнительно большая величина женских яиц, перегруженность их запасным питательным материалом — все это признаки несущественные, признаки, так сказать, вторичного характера, обеспечивающие питание зиготы.

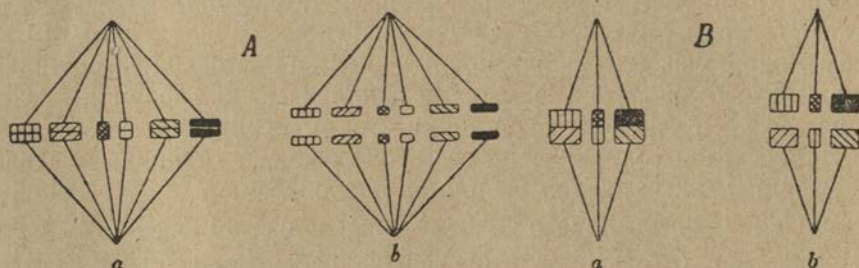


Рис. 355. *A* — схема расщепления хромосом при вегетативном делении: дочерние ядра получают хромосомы одинакового качества; *B* — схема расщепления хромосом при редукционном делении: дочерние ядра получают хромосомы разного качества.

Сущность же процесса сводится к слиянию хроматина двух ядер разного происхождения. Если между женским и мужским индивидуумами не существует никаких отличий, то понятно, что и половое размножение само по себе не внесет ничего нового в потомство. Иначе обстоит дело, если такое различие существует; в этом случае хромосомы сперматозоида будут качественно отличаться от хромосом женского яйца. Понятно, что при слиянии хроматина в зиготе мы будем иметь хромосомы сложного строения, составленные из хромосом двух разных полов, женских и мужских. Индивид, полученный из такой зиготы, может уже обнаружить другие свойства по сравнению с своими родителями, так как в каждой клетке его будут присутствовать наследственные зачатки разного качества.

Подобные индивидуумы принято называть помесями или гибридами.

Целый ряд данных, правда, косвенного характера свидетельствует, что при редукционном делении происходит не простое уменьшение числа

хромозом, но отделение хромозом мужской линии от хромозом женской линии по следующей схеме (рис. 355).

Так как процесс отделения хромозом происходит одинаково при образовании сперматозоидов и яиц, то в результате из материнской клетки мужских гамет получают сперматозоиды с хромосомами то одной мужской, то одной женской линии, а из материнской клетки женских гамет — яйца то с мужскими, то с женскими хромосомами.

Таким образом, мы будем иметь по окончании редукционного деления однозначные гаметы разного качества, т. е. с хромосомами разного происхождения. При простейшей комбинации получим в равном числе:

- a — сперматозоиды с хромосомами мужской линии;
- a' — сперматозоиды с хромосомами женской линии;
- b — яйца с хромосомами женской линии;
- b' — яйца с хромосомами мужской линии.

Допустим теперь, что между полученными гаметами происходит слияние; в таком случае возможны следующие комбинации:

- I-я $a \times b = ab$ — с хромосомами мужской и женской линии;
- II-я $a' \times b' = a'b'$ — то же;
- III-я $a \times b' = ab'$ — с хромосомами мужской линии;
- IV-я $a' \times b = a'b$ — с хромосомами женской линии.

Возьмем для иллюстрации этой схемы историю развития папоротника.

Редукционное деление ядер разделяет весь цикл развития на две стадии: 1) стадию гаплоидного или полового поколения с простым числом хромозом и 2) стадию диплоидного или бесполого поколения с двойным числом хромозом, которое начинается с зиготы.

Развитие папоротника начинается со споры с половинным числом хромозом. Из споры получается заросток, на котором развиваются антеридии и архегонии. Образовавшиеся в этих органах сперматозоиды и яйца при оплодотворении сливаются и дают зиготы с двойным числом хромозом. Из зиготы развивается зародыш и затем все растение папоротника. На этом растении образуются спорангии, в которых и получают материнские клетки спор. Каждая такая клетка, делится два раза и дает 4 споры; первое из делений редукционное, во время которого происходит отделение хромозом мужской линии от хромозом женской линии. Сказанное можно пояснить следующей схемой (рис. 356).

Представим теперь себе, что зигота получилась слиянием сперматозоида и яйца, происходящих от двух разных растений; в таком случае мы получим споры разного качества, как показывает нижеследующая схема (рис. 357).

Из этих спор уже получают гаметы также разного качества, которые при слиянии и дадут указанные выше комбинации.

Напомним, что из указанных выше комбинаций ab' дает индивид, который заключает хромозомы только мужские, т. е. происходящие от

линии отца; $a'e$ дает индивид, который заключает хромозомы только материнской линии; av и $a'e$ дают по индивиду со смешанными хромосомами. Если мы выразим эти соотношения в %, то на 100 зигот получим:

25% зигот мужской линии,
25% зигот женской линии,
50% зигот смешанной.

Это-то и будет простейшим выражением правила Менделя о расхождении признаков у гибридов или помесей.

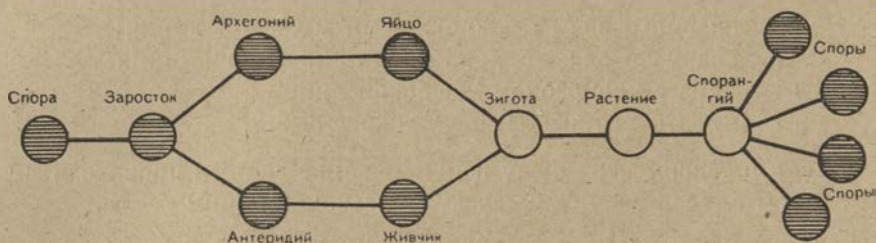


Рис. 356. Схема развития папоротника. Гаплоидное поколение заштриховано.

Мы уже не раз говорили о том, что наследственные зачатки недоступны прямому наблюдению.

О распределении этих зачатков среди потомков двух индивидов, мужского и женского, приходится судить на основании чисто внешних признаков, которые присущи взрослым растениям. Отсюда понятно, что для систематического изучения явлений наследственности ученые стали прибегать к искусственным скрещиваниям таких форм, которые хорошо отличаются друг от друга, хотя одним признаком. Допустим, например, что два растения отличаются друг

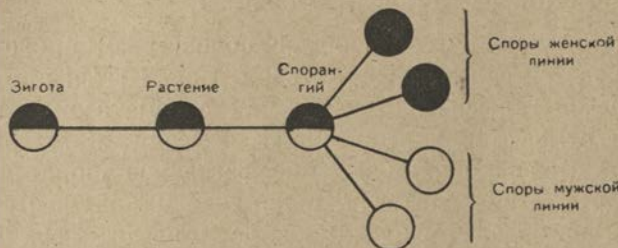


Рис. 357. Схема развития спор у гибрида.

от друга по окраске цветов; в таком случае, беря от одного мужские, а от другого женские гаметы, мы имеем возможность наблюдать, как будет передаваться по наследству окраска цветов.

Само собою разумеется, что окраска цветка не может быть передана непосредственно; полученная от скрещивания зигота будет иметь только наследственные зачатки от каждого из родителей; но эти зачатки при развитии взрослого растения должны оказать определенное влияние на выработку окраски цветов, которая и служит нам внешним показателем распределения самих зачатков. Первые систематические исследования в

этом направлении были сделаны *Менделем*, который сначала был в Брюнне (в Австрии) преподавателем физики и естественной истории, а затем настоятелем августинского монастыря; в монастырском саду и были произведены все его опыты. *Мендель* напечатал две статьи, одну в 1865 г., а другую в 1869 г. в «Трудах» местного естественно-исторического общества; эти статьи, озаглавленные «Versuche über Pflanzenhybriden» (Опыты над растительными помесями), обеспечили *Менделю* мировую славу в науке. Нельзя не сказать, однако, что капитальное открытие *Менделя* прошло совершенно незамеченным учеными при его жизни; оно было оценено уже после его смерти, через $\frac{1}{4}$ столетия после опубликования названных статей. *Менделя* вместе с его открытием вновь открыли трое ученых, а именно *Корренс* в Германии, *де-Фриз* в Голландии и *Чермак* в Австрии (1890 г.).

Главнейшие исследования свои *Мендель* сделал над горохом, который был выбран потому, что принадлежит к так называемым самоопыляемым растениям, и который не требует особых предосторожностей против заноса чужой пыльцы; кроме того, в качестве однолетнего и легко культивируемого растения, он обладает и целым рядом других преимуществ для опытов скрещивания.

Из многочисленных, имеющих в культуре сортов гороха *Мендель* отобрал 22 сорта и у этих сортов выбрал 7 признаков, достаточно резких для непосредственного наблюдения. Затем он производил скрещивания между растениями, которые хорошо отличались парой соответствующих признаков. Так, напр., среди разных сортов гороха есть сорта с круглыми и гладкими семенами и сорта с угловатыми, морщинистыми семенами. *Мендель* брал сорт с гладкими семенами и скрещивал его с сортом морщинистым. Далее он комбинировал при скрещиваниях сорта с желтыми семенами и сорта с семенами зелеными и т. п.

Полученные после искусственного опыления семена должны были заключать в себе зачатки обоих родителей; поэтому, рассуждая теоретически, у взрослых растений, полученных от скрещивания или, как принято говорить, у гибридов первого поколения, нужно ожидать некоторого комбинирования внешних признаков, напр., вместо гладкой или резко морщинистой формы семян, форму промежуточную. Опыт показал, что действительно, целый ряд признаков обнаруживает подобное комбинирование, и гибриды первого поколения оказываются как бы промежуточными формами между родителями (рис. 358). Но наряду с этим уже установленным до *Менделя* явлением, в опытах *Менделя* обнаружилось другое, крайне интересное явление; оказалось, что гибриды первого поколения в очень многих резких признаках обнаруживают полное сходство с одним из родителей, при чем противоположные признаки как бы совсем исчезают. Так, напр., если скрестить сорт с круглыми и гладкими семенами с сортом, у которого семена морщинистые, то у всех гибридов первого поколения оказываются круглые и гладкие семена. Это обстоятельство подало повод различать две категории признаков: го-

сподствующие, доминирующие или доминантные и подчиненные или рецессивные. Опыт показал, что у гороха господствуют: круглая и гладкая форма семян над морщинистой, желтая окраска семян над зеленой, высокорослость стебля над низкорослостью, фиолетово-красная окраска венчика над белой и т. п.

Господство признака не зависит от пола: от сорта с гладкими круглыми семенами можно взять пыльцу или завязь, и признак этот будет в обеих комбинациях господствующим, если скрещивание будет произведено с сортом морщинистым.

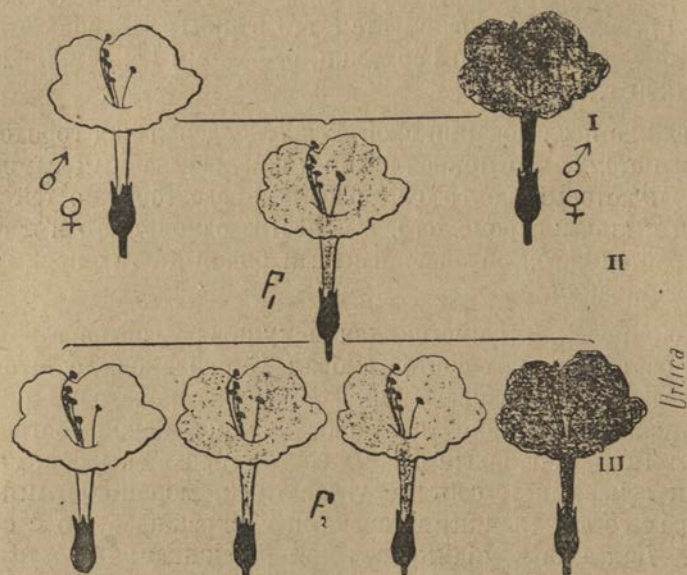


Рис. 358. Схема расщепления признаков при скрещивании *Mirabilis Jalapa alba* с белыми цветами с *M. J. rosea* с розовыми цветами. F_1 состоит из однородных индивидуумов с бледнорозовыми цветами. F_2 — состоит из 50% гетерозиготных индивидуумов и 50% гомозиготных, из которых 25% обнаруживают сходство с одним, а 25% — с другим из родителей.

Опыт показывает далее, что подчиненные признаки не исчезают, но остаются в скрытом состоянии. Если семена, полученные от самоопыления гибридов первого поколения, высеять, то у растений второго поколения обнаруживается подчиненный признак, при чем число экземпляров с подчиненным признаком находится в правильном числовом отношении к числу экземпляров с признаком господствующим, а именно оно составляет 25% общего числа индивидов. Таким образом, во втором поколении мы будем иметь отношение числа экземпляров с господствующим признаком к числу экземпляров с признаком подчиненным = 3 : 1 (рис. 359).

Мендель в одном из своих опытов скрещивания сорта с желтыми семенами с сортом с зелеными семенами получил следующие цифровые данные: в первом поколении 258 желтых семян; во втором поколении

от 258 экз. гибридов было собрано 8 023 семени, из коих оказалось 6 022 желтых и 2 001 зеленых; отношение желтых к зеленым = 3,01 : 1, что вполне соответствует теоретическому расчету. Нельзя не заметить, что подобная правильность получается лишь при исследовании достаточно большого числа экземпляров; у отдельных растений и при небольшом числе экземпляров наблюдаются отклонения.

Если семена растений, обнаруживших подчиненный признак, высеять, то получается потомство, которое при самоопылении вполне сохраняет этот признак; признак господствующий совершенно исчезает и не обнаруживает своего присутствия, сколько бы поколений не было получено.

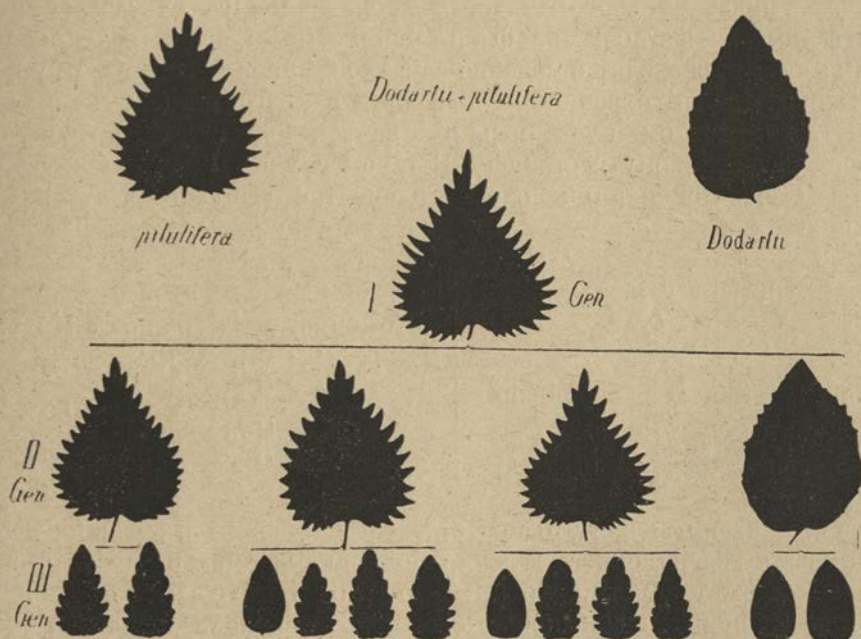


Рис. 359. Схема расщепления признаков при скрещивании *Urtica pilulifera* с *U. Dodartii*, отличающихся по форме листа. Форма и очертание листа *pilulifera* является господствующим признаком.

Что же касается растений с господствующим признаком, то они определенно разбиваются на две категории: одна категория обнаруживает только господствующий признак, сколько бы поколений мы не выращивали. Подсчет показывает, что число таких растений составляет 25% общего числа гибридов первого поколения. Остальные же 50% растений с господствующим признаком обнаруживают все свойства гибридов первого поколения и продолжают отделять с одной стороны растения с подчиненным, а, с другой, растения с господствующим признаком. Только что описанное явление носит название расщепления признаков у гибридов и известно как правило или закон Менделя.

ГЛАВА XLII.

Половое размножение у растений. Расхождение наследственных факторов, как основа расщепления признаков. Дигбриды и полигибриды. Новые комбинации признаков у дигбридов и полигибридов. Общие закономерности в процессе наследования признаков. Передача по наследству пола. Неоднородные гибриды в первом поколении. Мозаичные гибриды. Биологическое значение полового акта.

Попытаемся теперь подойти к объяснению правила *Менделя* о расщеплении признаков у гибридов.

Явление расщепления легко объяснить, если допустить, что каждому внешнему признаку соответствует в хроматине ядра определенный наследственный зачаток или фактор и что во время редукционного деления ядра происходит отделение зачатков, принадлежащих отцу и матери, напр., что мы скрещиваем два сорта с круглыми (К) и морщинистыми (М) семенами; пусть первый признак принадлежит отцовскому, а второй материнскому растению. В таком случае мы будем иметь следующую схему комбинаций половых элементов в двух последующих поколениях:

<p>F_1 дает гаметы:</p> <p style="text-align: center;">♂ К ♀ М</p> <p style="text-align: center;">♀ К ♂ М</p> <p>Зачатки К и М распределились между гаметами разных полов</p>		<p style="text-align: center;">F_2</p> <p>Комбинации на 100 зигот гамет:</p> <p style="text-align: center;">♂ К × ♀ К = КК = 25%</p> <p style="text-align: center;">♂ К × ♀ М = КМ</p> <p style="text-align: center;">♂ К × ♀ М = КМ</p> <p style="text-align: center;">♂ М × ♀ М = ММ = 25%</p>
--	--	---

Из этой схемы видно, что при отделении мужских и женских хромозом во время редукционного деления получаются яйца и сперматозоиды, которые содержат зачатки только одного признака; при последующей комбинации половых элементов соединение зачатков обоих признаков происходит в 50 случаях из 100; в 25 случаях соединяются элементы, содержащие только господствующий признак, в нашем примере, отцовской линии, а в 25 других — элементы, содержащие только подчиненный признак материнской линии. Так как круглая форма семян является господствующим признаком, то понятно, что во втором поколении у 75% экземпляров обнаружится этот признак; только 25% экземпляров с подчиненным признаком явно отделится. Эти экземпляры принято называть гомозиготными, т. е. содержащими однородные наследственные зачатки по отношению к изучаемому признаку, в отличие от экземпляров гетерозиготных, содержащих разные зачатки.

Посмотрим теперь, что произойдет с поколениями гибридного индивидуума при постепенном отщеплении гомозиготных индивидуумов; допустим для простоты рассуждения, что каждый экземпляр в потомстве даст всего 4 экз.; в таком случае мы будем иметь следующую схему:

F_1	F_2	F_3	F_4	F_5		из общ. ч.	
1 гибрид KM	1 K	4 K 2 K	16 K 8 K 4 K	64 K 32 K 16 K 8 K	120 K	256 экз.	
	2 KM	4 KM	8 KM 4 M	16 KM 8 M		16 KM	47% K
		2 M	8 M	16 M			6% KM
		4 M	16 M	32 M		120 M	47% M
				64 M			

Из этой схемы совершенно ясно видно, что отщепление гомозиготных особей ведет к быстрому уменьшению гибридных экземпляров.

Действительно, уже в 5 поколении число гибридных экземпляров в потомстве составляет всего 6% общего числа потомков. Таким образом, при условии самоопыления получившаяся однажды помесь практически исчезает уже через сравнительно короткое время (рис. 360).

Выше мы уже говорили, что о наличии определенных наследственных зачатков нам приходится судить по наличности определенных внешних отличий, наблюдаемых у взрослых растений, и обычно называемых наследственными признаками. В тех случаях, когда избранный признак неодинаково выражается у двух скрещиваемых растений, мы предполагаем, что причина лежит в определенном качественном отличии наследственных зачатков. Допустим, напр., что мы берем в качестве внешнего признака окраску лепестков венчика; пусть этому признаку соответствует наследственный зачаток A . У растения, скажем, с розовыми цветами во время редукционного деления зачаток A должен разделиться между обеими половыми клетками, т. е. он должен быть представлен вдвойне в клетках соматических. Только таким образом мы и можем объяснить, что господствующий признак передается гибридам первого поколения одинаково, будут ли взяты для скрещивания мужские или женские гаметы.

В самом деле, если, напр., розовый цвет венчика является господствующим по сравнению с белым, то, как мы знаем, совершенно без-

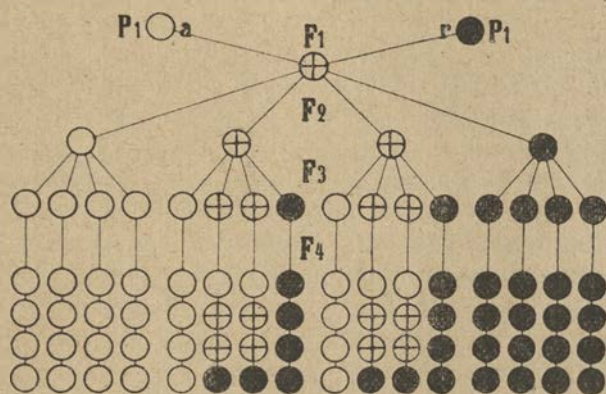


Рис. 360. Схема вырождения гибридов вследствие расщепления признаков.

различно, возьмем ли мы для скрещивания от розовой формы мужские или женские гаметы; этого не могло бы быть, если бы при редукционном делении зачаток A не был представлен вдвойне и не распределялся бы между мужскими и женскими гаметами.

Поэтому в науке о наследственности, которую называют генетикой, принято считать, что каждому определенному признаку растения соответствуют два наследственных зачатка, распределяющихся между половыми клетками. Таким образом, для розового цвета венчика в соматических клетках должна присутствовать пара зачатков AA .

Отсюда ясно, что у гомозиготного растения по отношению к какому-либо определенному внешнему признаку в соматических клетках присутствуют однородные по качеству зачатки. Напр., для гомозиготного растения с розовыми венчиками в соматических клетках мы будем иметь зачатки AA , для гомозиготного растения с белыми венчиками зачатки aa . У гетерозиготного же растения, полученного скрещиванием этих двух гомозиготных мы будем иметь в соматических клетках для окраски венчика комбинацию зачатков Aa . Понятно, что в этом случае окраска венчика не может быть тождественной с той, которая получается, когда в соматических клетках присутствуют однородные зачатки AA или aa . Если мы представим себе, что зачатки суммируются во время оплодотворения, то внешний признак соответствующий одной паре зачатков у гетерозиготного растения, неминуемо должен ослабляться. Действительно, если нормальный розовый цвет венчика требует присутствия в соматических клетках зачатков AA , то понятно, что при наличии одного зачатка A розовый цвет должен быть ослаблен наполовину.

Опыт показывает, что в целом ряде случаев подобное ослабление признака наблюдается; при скрещивании растения с красными цветами с растением с белыми цветами получаются гибриды, у которых окраска венчика является как бы промежуточной. Таковы, напр., случаи скрещивания различных сортов *Mirabilis Jalapa*, описанные Корренсом. Но по отношению к окраске венчика известны и противоположные случаи; так, напр., Мендель при скрещивании сортов гороха с красными и белыми цветами нашел, что красный цвет доминирует, т. е. несколько не ослабляется у гибридов первого поколения. Оказывается, след., что для получения нормального тона окраски вовсе нет необходимости в присутствии двойного зачатка AA ; достаточно только одного A .

При тех простых схемах, которые основаны на предположении о суммировании наследственных зачатков явление это совершенно необъяснимо. Но мы должны сознаться, что внутренние взаимоотношения зачатков нам в сущности неизвестны. На основании резкого качественного отличия внешних однородных признаков, напр. в окраске цветов, мы предполагаем, что такие же качественные отличия существуют и между наследственными зачатками. Между тем, на самом деле, в последнем случае могут быть не качественные, а количественные отличия.

Допустим, напр., что красная окраска венчика, обуславливаемая присутствием антоцианина в клеточном соке, зависит от кислотности со-

ка. Допустим далее, что растения с белыми цветами заключают избыток кислоты; понятно в таком случае, что при скрещивании общая кислотность сока у гибридов будет повышена по сравнению с красными и понижена по сравнению с белыми формами. При этом может оказаться, что именно эта степень кислотности наиболее благоприятна для накопления антоцианина, вследствие чего у гибридов окраска цветов может оказаться даже ярче, чем у красных форм.

Подобными соотношениями чисто физиологического характера можно объяснить появление у гибридов таких признаков, которые совершенно отсутствуют у родителей. Так, напр., у садовой льнянки (*Linaria*) существуют три расы: с белыми, розовыми и фиолетовыми цветами; Корренс показал, что если скрестить белую расу с розовой, то получаются гибриды с ярко-синими цветами. Так как антоцианин принимает синий оттенок в том случае, когда клеточный сок делается щелочным, то можно думать, что в данном случае комбинация белой и розовой рас как раз и дает необходимую степень щелочности соку.

В виду того, что в основе каждого внешнего наследственного признака растения лежит определенная комбинация химических и химико-физиологических соотношений между присутствующими в ядре зачатками, истинное значение доминантности признаков может быть установлено лишь путем тщательного изучения химизма образования различных веществ в теле растения.

До сих пор мы рассматривали случаи, когда скрещиваемые особи отличаются друг от друга только в одном признаке. Соотношение усложняется, когда родители отличаются в двух или многих признаках; тогда получаются дигибриды и полигибриды. При этом может случиться, что гибрид, смотря по распределению господствующих признаков между матерью и отцом, будет обнаруживать полное сходство по одним признакам с отцом, а по другим с матерью. Так, напр., если скрестить горох с белыми цветами и желтыми семядолями с горохом с красными цветами и зелеными семядолями, то гибриды будут иметь красные цветы и желтые семядоли.

Опыт показал, что каждый признак расщепляется самостоятельно; именно этот факт и послужил основанием для предположения, что каждому определенному внешнему признаку отвечает определенный наследственный зачаток или фактор.

Допустим теперь, что способность образовывать красную окраску цветов принадлежит гипотетическому фактору *K*, а способность производить желтые семядоли — фактору *Ж*.

Допустим далее, что при отсутствии фактора или зачатка *K* получаются белые цветы, а при отсутствии фактора *Ж* зеленые семядоли.

Если мы обозначим отсутствие способности производить красную окраску через *k*, а отсутствие способности давать желтые семядоли через *ж*, то гаметы расы с белыми цветами и желтыми семядолями будут отвечать формуле *кЖ*, а гаметы расы с красными цветами и зелеными семядолями — формуле *Кж*.

При слиянии этих разнородных гамет мы получим гибридное растение, отвечающее формуле *Kk Jj*. После редукционного деления и обособления хромозом мужской и женской линии, получаются следующие четыре сорта гамет:

Kj — гаметы, передающие красную окраску цветов и зеленые семядоли
kJ — " " белую окраску цветов и желтые семядоли
KJ — " " красную окраску цветов и желтые семядоли
kj — " " белую окраску цветов и зеленые семядоли

При слиянии этих разнородных гамет получатся следующие 16 комбинаций зигот:

<i>KKjj</i>	<i>kkJJ</i>	<i>KKJj</i>	<i>kKkj</i>
<i>KkJj</i>	<i>kKJj</i>	<i>KKJj</i>	<i>kkjJ</i>
<i>KKJj</i>	<i>kKJj</i>	<i>KkJj</i>	<i>kKjJ</i>
<i>Kkjj</i>	<i>kkjJ</i>	<i>KkJj</i>	<i>kkjj</i>

Принимая во внимание, что красная окраска цветов и желтый цвет семядолей являются доминирующими признаками, мы получим следующие 4 типа растений: *a*) с красными цветами и желтыми семядолями 9 экз.; *b*) с красными цветами и зелеными семядолями 3 экз.; *c*) с белыми цветами и желтыми семядолями 3 экз.; *d*) с белыми цветами и зелеными семядолями 1 экз.

I-й тип.

<i>KKJj</i>	<i>KKJJ</i>	9 растений с красными цветами и желтыми семядолями
<i>KKJj</i>	<i>KkJj</i>	
<i>kKJj</i>	<i>KkJj</i>	
<i>kKJj</i>	<i>KkJj</i>	
	<i>kKjJ</i>	

II-й тип.

<i>KKjj</i>	3 растения с красными цветами и зелеными семядолями
<i>Kkjj</i>	
<i>kKjj</i>	

III-й тип.

<i>kkJj</i>	3 растения с белыми цветами и желтыми семядолями
<i>kkJj</i>	
<i>kkjJ</i>	

IV-й тип.

<i>kkjj</i>	1 растение с белыми цветами и зелеными семядолями
-------------	---

Из этих растений четыре должны дать потомство с нерасщепляющимися признаками: это будут растения со следующими формулами:

- ККЖЖ — с красными цветами и желтыми семядолями
 ККжж — с красными цветами и зелеными семядолями
 ккЖЖ — с белыми цветами и желтыми семядолями
 ккжж — с белыми цветами и зелеными семядолями

Как видно из формул, на каждые 16 экземпляров второго поколения получается по одному экземпляру растений, совершенно сходных с родительскими расами; кроме того, получается два экземпляра гомозиготных растений с новой комбинацией признаков. Эти растения можно рассматривать, как результат прогрессивного изменения, приводящего если не к созданию новых признаков, то во всяком случае к новой комбинации прежних.

Что же касается остальных растений второго поколения, то, будучи гетерозиготными, они подлежат расщеплению в следующих поколениях.

По мере увеличения числа признаков арифметической прогрессии, число отличающихся друг от друга гамет, как и число различных комбинаций при их слиянии возрастает в геометрической прогрессии.

Если мы представим себе, что скрещиваемые расы различаются доминирующими признаками, то число отличающихся друг от друга гамет, число комбинаций при их слиянии и число различных получающихся при этом типов растений может быть выражено следующей таблицей:

Число признаков	Число различных гамет	Число комбин. при их слиянии	Число типов растен.	Число экз. разн. типов растений
1	2	4	2	$\frac{3}{1} : \frac{1}{1}$
2	4	16	4	$\frac{9}{1} : \frac{3}{2} : \frac{3}{2} : \frac{1}{1}$
3	8	64	8	$\frac{27}{1} : \frac{9}{3} : \frac{9}{3} : \frac{3}{3} : \frac{3}{3} : \frac{1}{1}$
4	16	256	16	$\frac{81}{1} : \frac{27}{4} : \frac{27}{4} : \frac{27}{4} : \frac{27}{4} : \frac{9}{4} : \frac{9}{4} : \frac{9}{4} : \frac{9}{4} : \frac{3}{4} : \frac{3}{4} : \frac{3}{4} : \frac{3}{4} : \frac{1}{1}$
n	2^n	$(2^n)^2$	2^n	$3^n : \underbrace{3^{n-1} : 3^{n-1} \dots 3^{n-2} : 3^{n-2}}_{1 \text{ коэфф. биннома}} : \dots : 1$

Нетрудно видеть, что по мере увеличения числа признаков, отличающих две скрещиваемые расы, увеличивается число новых комбинаций этих признаков у гомозиготных растений; таким путем может быть получено все большее и большее число новых форм с разными комбинациями признаков, принадлежащих исходным расам.

Вместе с тем сильно уменьшается относительное число гомозиготных особей, вполне возвращающихся к исходным расам, тогда как число гетерозиготных особей, подлежащих дальнейшему расщеплению все более и более возрастает.

Таким образом, по мере увеличения числа признаков, процесс возвращения к исходным расам, все более и более замедляется.

Сделанные опыты с растениями и животными вполне подтвердили эти теоретические расчеты.

На основании современных опытных данных о скрещиваниях для полового размножения установлены некоторые общие законности, которые можно формулировать в следующих положениях:

1) Индивидуумы первого поколения гибридов вполне сходны друг с другом и совершенно одинаковы, как бы ни комбинировались половые клетки родителей.

2) Индивидуумы второго поколения гибридов всегда разнородны и обнаруживают определенную тенденцию к расщеплению признаков и возврату к исходным родительским формам.

Закону расщепления, как показали опыты, подчиняются не только признаки морфологического характера, определяющие форму растения и его органов, но также и признаки физиологического характера, как долговечность, скороспелость, холодостойкость и пр.

3) Признаки, передающиеся по наследству, передаются самостоятельно, т. е. независимо друг от друга.

Положение это выведено из наблюдений над ди и полигибридами. оно дает основание предполагать, что и соответствующие внешним признакам зачатки также обладают самостоятельностью.

Самостоятельность же, зачатков, как мы видели, дает возможность создавать новые комбинации их и получать новые формы, число которых возрастает вместе с увеличением числа признаков и соответствующих им зачатков. Нужно заметить, однако, что мы не в состоянии установить в каждом отдельном случае такие внешние признаки, из которых каждый соответствовал бы одному зачатку или фактору.

Опыт показывает, что некоторые, кажущиеся нам однородными, признаки зависят от комбинации двух или даже трех факторов. Относящиеся сюда явления, однако, не могут быть объяснены, за исключением данных о физиологии образования признаков.

У многих высших растений цветы бывают обоеполые; вообще говоря, раздельность полов у растений не находится в прямой связи с эволюцией в организации; у низших форм мы находим полы раздельными, тогда как у высших оба пола сплошь и рядом принадлежат одному и тому же индивидууму.

В тех же случаях, когда полы раздельны, т. е. когда растения двудомны, они обнаруживают свойства как бы различных типов или рас: женскую вполне стойкую и мужскую расщепляющуюся. В гаметах женских индивидуумов, как показал *Корренс*, присутствуют лишь зачатки жен-

ского пола; в гаметах же мужских индивидуумов имеются как зачатки мужского, так и зачатки женского пола.

Если мы обозначим зачатки мужского пола литерой X, а женского Y, то в гаметах двудомных растений мы будем иметь:

Яйца	Y и Y
Сперматозоиды	X и Y

Опыт показал, что мужской зачаток доминирует над женским: поэтому при оплодотворении мы будем иметь следующие комбинации:

Спермат. X + яйцо Y = XY дает мужское растение

Спермат. Y + яйцо Y = YY дает женское растение.

Отсюда понятно, что при нормальном опылении двудомных растений число мужских особей должно быть равно числу женских и это подтверждается опытом.

Из предшествующего очерка видно, что мы можем различать две группы форм у растений: 1) формы гомозиготные, остающиеся постоянными в потомстве и называемые чистыми линиями; 2) формы гетерозиготные или помеси, которые при половом размножении подвергаются постоянному вырождению вследствие отделения гомозиготных особей.

При экспериментальных исследованиях в области генетики ученые стремятся исходить от гомозиготных форм или чистых линий, которые при самоопылении неизменно сохраняют в нисходящих поколениях все отличительные внешние признаки.

Опыт показал далее, что половое размножение ограничено очень тесным кругом форм, которые можно назвать близко родственными. Отсюда понятно, что скрещивание легко производится в том круге форм, который систематики определяют понятием вида. Реже удается скрестить между собою виды, принадлежащие к одной родственной группе, называемой в систематике родом, и еще реже виды, принадлежащие к разным родам. Какова же причина этого явления? Определенного ответа на этот вопрос в настоящее время дать нельзя; но не подлежит сомнению, что в данном случае решающую роль играет химическая сторона полового акта. Слияние половых клеток возможно лишь при условии определенного состава тех веществ, которые выделяет яйцо и которые побуждают сперматозоиды сливаться с ним. Любопытно с этой точки зрения некоторые опытные данные, полученные для высших растений. Так, напр., при скрещивании *Mirabilis Jalapa* с *M. longiflora* оно удается лишь в том случае, если от последнего вида будет взята пыльца. В данном случае, очевидно, половые клетки способны сливаться друг с другом; но такое слияние возможно если пыльцевая трубка получит надлежащее развитие, которое в свою очередь обуславливается хемотропными веществами, выделяемыми тканью столбика и завязи. Весьма вероятно поэтому, что пыльца *M. Jalapa* не развивает трубки надлежащей длины в столбике *M. longiflora*. Этот факт ясно показывает, что у каждой формы вырабатываются приспособления, которые ограничивают возможность полового акта, если один из родителей принадлежит к группе более или менее удаленной.

Как видно из данных опытных исследований, однообразное потомство в первом поколении получается лишь при скрещивании очень близких форм, относимых к одному виду, у которых мы можем предположить близкое сходство наследственных зачатков. При скрещивании форм принадлежащих к разным видам такого единообразия уже не наблюдается. Правда, и в этом случае первое поколение является нередко промежуточным между родителями; но случается также, что первое поколение оказывается совершенно сходно с материнской формой, независимо от того, какая из родительских форм служила отцом и какая матерью. В некоторых случаях обнаруживается даже влияние отдельных индивидуумов: от одних получается потомство более близкое к матери, от других — более близкое к отцу. Наконец, иногда у одного и того же гибридного экземпляра одни части сходны с соответствующими частями отца, а другие с таковыми матери. Так, напр. при скрещивании *Datura Stramonium* ♂ с *Datura laevis* ♀ получаются гибриды, у которых на одном и том же экземпляре развиваются три сорта плодов: с длинными шипами, как у отца, вовсе без шипов, как у матери, и с шипами средней величины. Подобные гибриды называются м о з а и ч н ы м и. Видовые помеси очень часто отличаются бесплодностью, которая обыкновенно обуславливается недоразвитием пыльцы, а изредка и недоразвитием семязпочек. Этот факт показывает, что сочетанием наследственных зачатков, сильно различающихся по качеству, нарушается внутренний механизм развития половых клеток.

Что касается закона расщепления признаков, то он, повидимому, не вполне приложим к видовым помесям. Правда, в этом случае опытная проверка встречает много затруднений, т. к. при скрещивании двух видов должны получаться полигибриды с крайне пестрым потомством во втором поколении. Поэтому необходимо иметь очень обширный материал, чтобы разобраться в характере полученных форм; но бесплодие помесей или их пониженная плодовитость как раз и являются препятствием для получения достаточного количества материала.

Существуют во всяком случае показания, что правильное по закону Менделя расщепление признаков наблюдается и у видовых помесей; с другой стороны, есть данные, что расщепление это идет неправильно и наблюдается уже в первом поколении.

Установив характерные черты наследственности при половом размножении, попытаемся теперь определить биологическое значение этого процесса. На первый взгляд кажется, что в противоположность бесполому, половое размножение может быть источником существенных изменений в организации. Действительно, бесполое размножение сводится к бесконечному распадению одного родоначального индивида на новые, совершенно точно воспроизводящие материнскую форму со всеми ее особенностями, при чем распадение это захватывает в одинаковой мере как ядро, так и протоплазму клетки.

При половом размножении на первый план выдвигается ядро клетки и создается комбинация из двух индивидов, которые могут отличаться друг от друга в целом ряде свойств.

Самостоятельность наследственных зачатков дает возможность воспроизводить новые комбинации их, ведущие к образованию новых форм, каковые действительно и наблюдаются среди полигибридов.

Естественно поэтому напрашивается вывод, что половое размножение осуществляет прогрессивное стремление к изменению и усложнению организации.

Но мы уже видели, что половой акт ограничен очень тесным кругом форм, весьма близко стоящих друг к другу, вследствие чего и прогрессивные комбинации наследственных зачатков естественно должны вращаться в очень тесных рамках. Действительно, мы не можем скрестить не только водоросль с мхом или мох с папоротником, но даже дуб с березой или, наконец, грушу с яблоней. Отсюда понятно, что те новые комбинации наследственных зачатков, которые возможно осуществить при посредстве полового размножения могут породить только небольшие изменения в организации, при чем в этих изменениях нет принципиально ничего нового в смысле совершенно новых черт; новой является только комбинация черт уже существующих у скрещиваемых организмов. Правда, опыт показал, что в некоторых случаях при скрещивании двух разнящихся друг от друга форм появляются как бы совершенно новые признаки. Выше уже были указаны примеры такого появления новых признаков; ближайший анализ показывает, однако, что принципиально ничего нового в этих признаках нет, а есть лишь новая комбинация основных физиологических свойств скрещиваемых растений.

Наконец, нельзя не указать, что в половом размножении присутствует в сущности элемент, задерживающий быстрое расхождение форм. Соединение зачатков двух различных форм дает в потомстве известное уравнивание различий, которое, правда, быстро утрачивается, благодаря расщеплению зачатков; но эта утрата совершается тем медленнее, чем в большем числе признаков разнятся скрещиваемые формы. Поэтому, быть может, мы не ошибемся, если скажем, что половое размножение, будучи источником новых комбинаций форм уже существующих, в то же время как бы регулирует и замедляет расхождение близко родственных форм, стремясь, возвратить их к некоторому среднему типу.

Таким образом, в общем нельзя не прийти к выводу, что, подобно бесполому, и половое размножение, по крайней мере, на основании современных научных данных, нельзя признать средством для воспроизведения новых форм у растений и существенного изменения организации в сторону прогресса.

Но быть может половое размножение имеет преимущество перед бесполом в смысле более быстрого умножения индивидов? На этот вопрос можно дать скорее отрицательный ответ. Уже одно то обстоятельство, что в половом размножении по его принципу должны участвовать два индивида, говорит против его преимущества перед бесполом. Кроме того, наблюдение показывает, что у растений, имеющих половое и бесполое размножение, последнее обыкновенно играет доминирующую роль в деле умножения индивидов. Наконец, нельзя не обратить внимания также и

на то, что половой акт особенно у высших растений требует весьма сложных приспособлений для своего осуществления и осуществление его нередко подвержено многим случайностям.

На основании высказанных соображений нельзя не прийти к общему и безотрадному выводу, что истинное биологическое значение полового акта и всего процесса полового размножения нам пока остается совершенно неизвестным.

Вряд ли можно сомневаться, что значение его чрезвычайно велико: за это говорит уже одно то обстоятельство, что половой процесс не связан с определенной организацией и свойственен в одинаковой степени как высшим, так и простейшим растениям. Нельзя также не признать, с другой стороны, что половой акт вносит большое усложнение в процесс размножения и потому вряд ли можно думать о выработке его именно в интересах наиболее быстрого умножения числа индивидов.

Гораздо более вероятной представляется мысль, что он имеет прямое отношение к внутренней организации и сохранению индивидуальности. Хотя у растений, даже наиболее высокоорганизованных, эмбриональная ткань сохраняется в течение всей жизни индивидуума и, таким образом, дает возможность легко осуществить размножение бесполом путем, однако, не невозможно, что у отдельных клеток этой ткани некоторые наследственные элементы сильно подавляются или ослабляются.

Так, напр., для целого ряда лесных древесных пород установлен факт: что индивиды, возникшие вегетативным путем (т. наз. поросль) отличаются гораздо меньшей долговечностью по сравнению с индивидами полового происхождения. Нередко индивиды, образовавшиеся вегетативным путем, отличаются также и по внешнему виду от индивидов полового происхождения. Очень вероятно, что более подробное исследование в этом направлении даст и ряд других более осязательных отличий между индивидами бесполого и полового происхождения. Не невозможно, напр., что в эмбриональной ткани точек роста дерева подавляются наследственные зачатки, необходимые для гармоничного развития корневой и надземной частей, и что меньшая долговечность поросли обусловливается недостаточным развитием корней.

Такая негармоничность скорее всего должна быть отнесена на подавление определенных наследственных зачатков. С этой точки зрения вполне целесообразным представляется образование таких очагов эмбриональной ткани, которые были бы совершенно уединены от какой-либо прямой связи с обычной дифференцировкой индивидуума, основанной на принципе разделения труда между отдельными его частями.

Действительно, хотя в точке роста стебля, напр., имеется эмбриональная ткань, из которой при благоприятных условиях может развиваться целый индивид со всеми его частями, однако, при обычном нормальном развитии такой точки роста получается лишь стебель с относящимися к нему органами.

Поэтому весьма вероятным представляется, что дифференцировка растения отражается и на эмбриональной ткани отдельных органов его. В

интересах размножения, в смысле сохранения внутренней гармонии между наследственными зачатками, поэтому более целесообразным представляется создание таких очагов эмбриональной ткани, которые служили бы только размножению и которые были бы уединены от влияния отдельных органов. Но такой цели вполне удовлетворяют чрезвычайно разнообразные приспособления, которые мы встречаем у растений самой разнообразной организации, начиная от низших и кончая наиболее совершенными, и которые непосредственно служат для бесполого размножения. Нужно думать, однако, что и такого способа в огромном большинстве случаев оказывается недостаточно для поддержания надлежащей гармонии между наследственными зачатками, и растение прибегает к половому акту.

Если принять во внимание, что половому акту предшествует редукционное деление ядра, во время которого происходит перегруппировка наследственных зачатков, то можно предположить, что это деление имеет значение перестройки наиболее жизненных элементов организма вообще. Несмотря на большую точность в распределении хроматина между дочерними ядрами во время обыкновенного вегетативного деления клетки, быть может, некоторые отклонения от необходимой гармоничности все же происходят. Поэтому растение стремится возратить организм к первобытному одноклеточному состоянию и совершить сызнова группировку наследственных зачатков. Но и для этой цели было бы достаточно, если бы необходимая перегруппировка наследственных зачатков в форме особого деления ядер предшествовала развитию вегетативных зародышей, назначенных для бесполого размножения. Между тем, целый ряд точно установленных фактов свидетельствует нам, что сущность полового акта заключается не только в редукционном делении ядра и перегруппировке наследственных зачатков от разных индивидуумов. У многих растений, обладающих гермафродитными цветами, существуют, напр., нередко очень сложные приспособления, назначенные специально для воспрепятствования самоопылению. Отсюда мы вправе заключить, что половой акт вносит какой-то новый фактор в развитие организма, фактор, быть может, чисто химического характера, вызывающий определенное раздражение и как бы повышающий жизненную энергию. К сожалению, химизм полового акта, как и вообще вся его физиологическая обстановка, еще очень мало изучен; поэтому нам приходится пока ограничиваться лишь общими положениями и догадками. Но вряд ли мы ошибемся, если скажем, что половой акт является наивысшим выражением той особой внутренней организации живой материи, которую мы охарактеризовали как стремление к специфической индивидуальности. Если рост и питание организма еще можно, до некоторой степени, имитировать соответствующими явлениями из мира неорганизованной природы, то половой акт и все его аксессуары настолько далеко стоят от всего известного нам в мире мертвой материи, что он бесспорно может служить наиболее ярким критерием для установления грани между живой и мертвой природой.

ГЛАВА XLIII.

История открытия полового акта у растений. Ксения. Прививочные помеси. Химеры. Физиологическая сторона бесполого и полового размножения. Редукция пластидного аппарата в репродуктивной части организма. Общая схема эволюции репродуктивной части растения вместе с усложнением его организации.

Присутствие цветов у высших растений и их существенное отличие от вегетативных органов, корня, стебля и листа, не могло не останавливать внимания самого поверхностного наблюдателя. Не трудно было установить из повседневного наблюдения также связь между цветами и образованием плодов и семян. Тем не менее, как уже замечено выше, наличие полового акта у растений долгое время ускользала от внимания ученых, хотя в народных представлениях натурфилософского характера встречались намеки на это явление уже в древности.

От народа не укрылось то различие цветов, которое обнаруживается у двудомных растений. Действительно, уже в древности было известно, что цветы разных индивидуумов финиковой пальмы отличаются по строению и что индивидуумы с пестичными цветами только тогда приносят плоды, когда по близости есть индивидуумы с тычиночными цветами. В народе индивидуумы этой пальмы, приносящие плоды, называли женскими, а не приносящие плодов — мужскими.

Кроме того, уже в древности практиковалось искусственное опыление для инжира (*Ficus Carica*), который также относится к двудомным растениям.

Ученые, однако, не придавали этим фактам серьезного значения и, придерживаясь мнения *Аристотеля*, не допускали возможности полового акта у растений. И только в конце XVII в. *Рудольф Якоб Камерариус* рядом точных опытов доказал, что растениям также свойственно половое размножение, как и животным. Результаты своих опытов он опубликовал в своем знаменитом сочинении «*De sexu plantarum epistola*», появившемся в 1694 г. Однако, даже в первой половине XVIII в. некоторые ученые ботаники с большим авторитетом, как напр., *Турнефор*, совершенно отрицали наличие полового акта у растений.

Учение о поле и оплодотворении у растений окончательно утвердилось в науке только к половине XIX в.

Причиной такого медленного прогресса в этой отрасли знания было отчасти то обстоятельство, что прямое наблюдение различных стадий полового процесса у растений требовало довольно высокой техники микроскопического исследования.

Любопытно между прочим, что одно время между учеными шел спор даже о том, считать ли пестик женским или мужским органом.

Так как пестичные цветы дают семена, то *Камерариус* и другие ученые, по аналогии с животными считали пестичные цветы женскими, а тычиночные мужскими.

Однако, в 40-х годах XIX в. *Шлейден* выступил с учением, что настоящим оплодотворяемым женским органом у растений является тычинка, а пестик заключает мужские половые органы.

Но уже в 1847 г. итальянский ученый *Амиччи* блестяще доказал наличие женского оплодотворяемого яйца в пестике и уяснил окончательно роль пыльцы в половом акте. Данные *Амиччи* были подтверждены и расширены *Шартом* в 1855 г. К этому времени, благодаря наблюдениям микроскопистов, накопились также данные о половом акте у низших растений.

Во второй половине XIX в. были выяснены все существенные черты полового акта у высших растений и в настоящее время мы можем определенно сказать, что половое размножение у растений принципиально совершенно сходно с половым размножением животных.

Наиболее существенным отличием у высших растений является двойное оплодотворение, в результате которого получается, что не только зародыш, но также и эндосперм являются продуктами полового акта.

Это последнее обстоятельство ведет между прочим к весьма оригинальным проявлениям наследственности, известным под термином *к с е н и й*.

У некоторых сортов маиса семена содержат большое количество сахара и имеют неправильную морщинистую форму; у других, напротив, в эндосперме откладывается много крахмала и семена гладкие.

Если скрестить сахарный сорт с крахмалистым таким образом, что пыльца будет взята от крахмалистого, то на кусте сахарного сорта с морщинистыми семенами получают початки с гладкими семенами, как у крахмалистого сорта. Опыт показал, что крахмалистость является доминирующим признаком, который должен был бы обнаружиться у растений, выращенных из гибридных зародышей. На самом же деле он обнаруживается уже в семенах, еще не отделившихся от материнского сахарного сорта, как прямой результат влияния пыльцы.

Если принять, однако, во внимание, что эндосперм является продуктом слияния второй генеративной клетки пыльцы с вторичным ядром зародышного мешка, то проявление господствующего признака уже в семенах становится понятным. В данном случае эндосперм является гибридом и обнаруживает свойственные гибриду признаки.

Известны, однако, такие случаи влияния пыльцы на плоды и семена, которые, повидимому, объясняются косвенным влиянием гибридного зародыша. Если принять во внимание тесный обмен веществ между гибридным зародышем и окружающими его частями семени и плода, то влияние зародыша может сказаться на развитии тех тканей семени и плода, которые принадлежат материнскому растению.

Так, напр., по данным *Чермака* при скрещивании огурца и дыни содержание сахара в плодах дыни понижается, если взять пыльцу от огурца.

Влияние гибридного зародыша в данном случае можно рассматривать, как результат тесного сожительства двух разных индивидуумов друг с

другом. Подобное сожительство легко осуществляется искусственно при помощи прививки, столь широко практикующейся в садоводстве.

Сущность этого приема сводится к тому, что части эмбриональной ткани, происходящие от двух разных индивидуумов, приводят в тесное соприкосновение друг с другом, в результате которого получается срастание и дальнейшее развитие взятых частей.

Так, напр., если взять срезанную с одного дерева яблони почку и соединить ее с камбием ветки другого дерева, то почка срастается и дает новую ветвь (рис. 361).

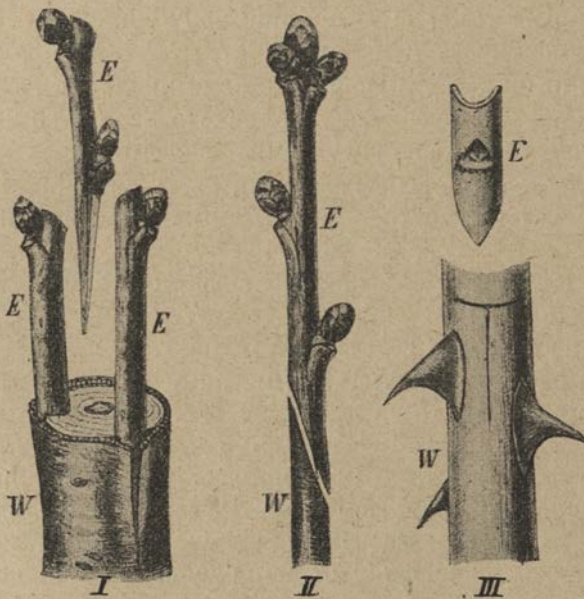


Рис. 361. Разные способы прививки; I—прививка под кору, II—копулировка, III—окулировка. Во всех фигурах W обозначает подвой (личек), E—привой или глазок.

Опыт показал, что успешное срастание эмбриональной ткани лучше всего происходит в том случае, когда взятые части от индивидуумов одного и того же вида, т. е. от форм, близко родственных между собой.

Но прививка удается также и в тех случаях, когда привой и подвой, т. е. части взятые для сращивания, происходят от разных видов и даже от разных родов. Так, напр., в садоводстве часто практикуется прививка груши (*Pyrus communis*) к айве (*Cydonia vulgaris*).

Точных правил в данном случае установить нельзя; успех прививки, как и успех полового скрещивания, между формами удаленными обуславливается, без сомнения, всем внутренним химизмом обмена веществ, который может допускать или не допускать тех или иных комбинаций соединения эмбриональной ткани.

Благодаря общности питания между привоем и подвоем устанавливаются известные взаимоотношения, в результате которых может проявиться определенное влияние привитых частей друг на друга.

Известно, напр., что подвой, т. е. та часть, которой принадлежит корневая система может замедлять рост привоя, который дает ствол и крону. Известны также случаи обратные, когда привой растет сильнее под влиянием подвоя.

Так, например, если привить почку *Cytisus hirsutus* на ветку *Laburnum vulgare*, то привитая почка дает ветку по размерам значительно превосходящую нормальные размеры ветки, которая получается в том случае, если почка *Cytisus hirsutus* будет привита на том же растении.

Известны также случаи передачи заразного хлорозиса от привоя на подвой.

Но если исключить эти внешние проявления взаимного влияния подвоя на привой и обратно, основанные на общности питания, то оказывается, что привитые части сохраняют вполне все присущие им наследственные признаки. На этой способности привоя сохранять все свои наследственные особенности в сущности и основан способ прививки, практикуемый в садоводстве для сохранения размножения ценных сортов плодовых и декоративных растений. Во всяком случае, до настоящего времени неизвестно ни одного случая, относительно которого можно было бы с уверенностью заключить о получении прививочного гибрида.

Может случиться, однако, что при срастании эмбриональной ткани двух разных индивидуумов получатся новые точки роста, у которых ткань будет смешанного характера, т. е. одна часть ее будет принадлежать привою, а другая подвою. В таком случае получаются растения, которые по наружному виду могут напоминать настоящих гибридов.

Таким путем был, напр., получен в 1829 г. садовником *Адамом* прививочный гибрид между *Cytisus purpureus* и *Laburnum vulgare*, гибрид этот был назван *Cytisus Adami*.

Нужно заметить, что искусственно половое скрещивание между двумя названными растениями не удастся; между тем, если привить *Cytisus purpureus* на *Laburnum vulgare*, то прививка удастся вполне хорошо и привой обнаруживает даже более сильный рост, чем на собственном корне.

Обычно при прививке *Cytisus purpureus* на *Laburnum vulgare* получаются типичные ветви первого растения с характерными для него красными цветами.

В результате одной из многих прививок садовнику *Адаму* удалось, однако, получить ветку, которая по окраске цветов напоминала нечто среднее между яркокрасными цветами *Cytisus purpureus* и золотисто-желтыми цветами *Laburnum vulgare*. Из этой ветки вегетативным путем потом и были получены многочисленные экземпляры *Cytisus Adami*, распространенные в садах Европы. На экземплярах *Cytisus Adami* можно нередко наблюдать чрезвычайно разнообразные случаи расщепления; так, напр., одна ветка может оказаться совершенно сходной с *Laburnum vulgare*, другая, напротив, с типичным *Cytisus purpureus*.

Подобные прививочные гибриды были получены также между *Mespilus germanica* и *Crataegus monogyna*, в новейшее время *Винклером* между разными видами *Solanum*, а *Бауром* между разными формами *Pelargonium*.

Винклер назвал их химерами. *Баур*, ближе изучивший это явление, пришел к выводу, что химеры вовсе не являются продуктом

слияния вегетативных клеток и не представляют собой настоящих гибридов.

Химеры суть продукты срастания эмбриональной ткани в точках роста, при чем ткани, происходящие от разных индивидуумов, вполне сохраняют свои особенности. Внешний же вид химер обуславливается распределением тканей от сросшихся индивидуумов.

Если на ветке химеры почка возникает из ткани, принадлежащей только одному из привитых индивидуумов, напр., в случае *C. Adami* из ткани *Laburnum vulgare*, то получается побег, вполне сходный с этим растением.

Если же почка получается из ткани, принадлежащей в одной части *Laburnum vulgare*, а в другой *Cytisus purpureus*, то получается ветка смешанного характера, свойственная химере.

Этим путем объясняется вегетативное расщепление химер и разнообразие их внешнего облика.

Сохранение наследственных особенностей в сросшихся тканях химер, таким образом, как бы подчеркивает, что даже при таком тесном соединении тканей, происходящих от разных индивидуумов, когда они образуют один и тот же побег или даже один и тот же орган, наследственные признаки не подвергаются существенному изменению.

Любопытно, что в новейшее время *Бургелфу* удалось получить у гриба *Phycomyces nitens* искусственное смешение ядер и протоплазмы от двух рас. При этом оказалось, что и при таком смешении наследственные особенности рас сохраняются и получается вегетативное расщепление, сходное с расщеплением у химер. С теоретической точки зрения иного результата вряд ли, впрочем, и можно ожидать, если принять во внимание, что даже при полном слиянии половых клеток в потомстве обнаруживается отделение признаков мужской от признаков женской линии, ведущее к возврату к исходным формам.

Во всех этих фактах нельзя не видеть подтверждения той мысли, что сохранение наследственных особенностей обуславливается сохранением материальных зачатков, которые не смешиваются при самом тесном соприкосновении.

Поэтому гибриды полового происхождения можно рассматривать лишь как продукты более тесного смешения наследственных зачатков по сравнению с прививочными химерами.

У простейших одноклеточных растений, размножающихся вегетативным делением, отсутствуют какие-либо специальные приспособления, физиологического и морфологического характера в интересах функции размножения.

Здесь деление клетки и размножение организма совершенно совпадают.

Такое вегетативное деление в некоторых случаях может повести к измельчанию индивидов, что и наблюдается у диатомей. У этих одноклеточных водорослей кремнеземистая оболочка состоит из двух створок, из которых большая надвинута на меньшую, на подобие крышечки.

При делении дочерние клетки получают по одной створке и недостающие образуют сами. В результате потомство особи, получившей меньшую створку, измельчается. Но когда измельчение достигнет известного предела, происходит образование ауксоспоры, во время которого живое содержимое клетки сбрасывает оболочку и образует две новые створки нормальных размеров.

Так как образование ауксоспор у некоторых диатомей совершается без всякого полового акта путем разрастания одной особи, то его можно рассматривать, как специфическое приспособление в интересах вегетативного размножения.

Одноклеточность, как мы знаем на примере *Chlamydomonas*, не служит препятствием развитию полового и особых форм бесполого размножения.

В данном случае, однако, все живое содержимое клетки целиком идет на образование зооспор или гамет.

Можно поэтому сказать, что у одноклеточных растений мы не имеем разделения индивидуума на соматическую и репродуктивную части.

Но уже у полиэнергидных одноклеточных растений интересам размножения служит лишь определенная часть индивидуума, тогда как другая продолжает вегетативный рост. Типичным примером в данном случае может служить зеленая водоросль вошерия (*Vaucheria*). Она размножается бесполом путем при посредстве зооспор и половым через слияние сперматозоидов с яйцами. Весьма характерно при этом, что те части нитевидной клетки, в которых образуются зооспоры или гаметы, отделяются перегородкой от остальной части нити.

Мы можем, следовательно, говорить в данном случае об особых органах размножения.

По мере усложнения организации индивидуума органы размножения принимают все более и более обособленный характер не только с внешней морфологической стороны, но также и физиологически. Вместе с тем возникает все большее различие между органами бесполого и полового размножения.

У низших растений, грибов и водорослей, типичными зародышами для бесполого размножения служат, за немногими исключениями, одноклеточные образования в виде подвижных (зооспоры) или неподвижных спор (гонидии грибов), которые отделяются от производящего их индивидуума.

Впрочем, нередко также многоклеточные вегетативные зародыши даже у низко организованных растений (например, гормогонии у синезеленых водорослей).

Морфологически вегетативные зародыши можно рассматривать как зачатки новых индивидуумов, развивающиеся в теле материнского.

Каковы ближайшие причины такого заложения новых зачатков и каковы физиологические процессы, происходящие при этом в материнском организме, это пока остается неизвестным. Во многих случаях вегетатив-

ные зародыши сохраняют все особенности вегетативных клеток. Например, зооспоры зеленых водорослей имеют хроматофоры и могут вполне самостоятельно питаться. Однако, уже у низших растений мы наблюдаем стремление снабдить вегетативные зародыши известным запасом готовой органической пищи.

Скопление питательных органических веществ в форме запасов можно считать характерной чертой физиологических процессов, разыгрывающихся при развитии вегетативных зародышей. Скопление органических запасов нередко соединяется с развитием особенно прочных покровов и оболочек служащих целям вегетативного размножения.

У высших растений органами вегетативного размножения являются точки роста, т. е. почки соматической части индивидуума. Для воспроизведения индивидуума достаточно почку отделить от материнского растения и поставить в условия благоприятные для вегетативного роста.

Так как на растении всегда присутствуют почки, то понятно, что вегетативное размножение вполне обеспечено. Кроме того, высшие растения обладают способностью образовать новые точки роста в виде описанных выше придаточных почек.

Такие почки образуются у многих древесных растений на корнях и являются источником корневой поросли у осины, айланта, мажораны, малины, облепихи, боярышника, барбариса, сирени, роз и др.

Придаточные почки развиваются также на корнях травянистых растений (например, у *Linaria vulgaris*, *Rumex Acetosella* и др.).

Что касается стебля, то придаточные почки на нем возникают в любом участке, где имеется живая ткань. У древесных пород при повреждениях стебля развивается наплыв (*callus*), затягивающий рану; в ткани наплыва особенно часто развиваются придаточные почки, которые дают поросль от пня, столь характерную для многих наших древесных пород (например, для дуба).

Наконец, придаточные почки образуются также на листьях у самых разнообразных растений.

Образование придаточной почки обыкновенно начинается с оживленного деления одной клетки, которая и является родоначальницей для всей возникающей точки роста.

Общим физиологическим условием для развития придаточных почек является нарушение цельности индивидуума. Всякого рода поранения, нарушающие нормальный обмен веществ корня, стебля или листа со всем организмом, поэтому служат особенно частой причиной образования придаточных почек.

В садоводстве очень часто пользуются способностью растений образовывать придаточные почки для вегетативного размножения черенками, т. е. отрезками корня, стебля или листа.

Размножение листовыми черенками в особенно широких размерах практикуется, например, для бегоний, у которых придаточные почки развиваются из клеток кожицы. Целям вегетативного размножения могут служить также обыкновенные почки. Стебли многих растений обла-

дают способностью давать корни, если стебель будет отделен от своей корневой системы; в таком случае стеблевые почки дают новые побеги и из куска стебля таким образом можно получить новое растение.

Размножение подобными укореняющимися стеблевыми черенками точно также широко практикуется в садоводстве.

Во всех этих случаях основной причиной развития новых индивидуумов является нарушение нормального физиологического обмена между органами и тканями организма материнского.

У многих растений, однако, выработалась специфическая способность отделять при нормальном развитии вегетативные почки, служащие для размножения. Типичным примером в данном случае может служить земляника или клубника. У этих растений развиваются особые стелющиеся по земле стеблевые тонкие побеги (усы), почки которых укореняются и превращаются в новые растения.

Той же цели служат столь распространенные у травянистых растений клубни, луковицы и корневища; все эти органы снабжены почками и служат средством вегетативного размножения.

Клубни, луковицы и корневища являются как бы естественными черенками, которые растение отделяет при своем нормальном развитии.

Общей физиологической особенностью этих вегетативных органов размножения является то, что они служат местом отложения большого количества запасных органических веществ. Материнское растение снабжает зародыши вегетативного размножения запасом пищи, чтобы сделать их независимыми в первое время их развития. У многих растений при этом оказывается в клубнях и луковицах не только запас органического вещества, но также и достаточное количество воды для развития целого побега с цветком (например, у *Sauromatum guttatum* и др. ароидных).

Клубни, луковицы и корневища являются в сущности целыми побегами, специально назначенными для вегетативного размножения.

Физиология развития этих органов и накопления в них запасных веществ, однако, еще не настолько разработана, чтобы можно было отдать себе ясный отчет в тех ближайших причинах, которые вызывают столь существенное изменение вегетативного роста.

Так как далеко не все растения образуют подобные органы, то можно лишь сказать, что способность к их образованию является специфическим наследственным свойством у определенных видов растений.

С физиологической точки зрения во всяком случае интересно то обстоятельство, что условия благоприятные для вегетативного роста оказываются вместе с тем благоприятными для вегетативного размножения.

Иначе дело обстоит с развитием органов полового размножения, которые образуются в репродуктивной части организма.

Как уже замечено выше, обособление органов полового размножения наблюдается уже у одноклеточных полиэнергидных растений. Антеридии и оогонии вошерии по существу можно считать прототипом половых органов у всех растений. Усложнение половых органов сводится к тому,

что вместилища, где развиваются гаметы, из одноклетных превращаются в многоклетные образования, при чем наиболее сложного строения они достигают у мхов и некоторых отделов папоротникообразных.

Развитие половых органов, как уже указано выше, сопровождается редукционным делением ядра, при котором происходит уменьшение числа хромозом вдвое. У низших форм редукция хромозом происходит во время образования гамет. Поэтому здесь половое поколение представлено самими гаметами. У более высокоорганизованных растений редукционное деление обычно предшествует образованию гамет, вследствие чего развивается особое гаплоидное или половое поколение, дающее половые органы.

Особенно сильного развития это поколение достигает у мхов, где оно представлено протонемой и целым растением с расчленением на стебель и листья (у листовенных мхов) и где оно является физиологически самостоятельным.

Полученная путем слияния гамет зигота остается связанной с полным поколением, и развивающееся из нее бесполое или диплоидное поколение оказывается сильно редуцированным, так как оно все сводится к слабо расчлененному спорогонию, который у печеночных мхов, торфяных мхов (*Sphagnum*) и у *Andraea* лишен хлоропластов и питается исключительно на счет готовых органических веществ полового поколения.

У большинства листовенных мхов спорогоний, правда, содержит в своей ткани хлоропласты и даже имеет настоящие устьица, однако, вряд ли можно сомневаться, что в своем питании он зависит от бесполого поколения.

Мхи, таким образом, дают нам пример необычайно сильного развития репродуктивной части организма, которая у этих растений берет на себя функцию питания. Начиная с мхов, растительный индивидуум как бы разделяется на две самостоятельные части, неразрывно связанные друг с другом и сменяющие друг друга во времени. Части эти до известной степени могут вести самостоятельную жизнь и даже размножаться вегетативно. Действительно, путем образования выводковых почек на протонеме происходит размножение в сущности только гаплоидной части организма. Именно по этой причине можно говорить о двух поколениях, гаплоидном и диплоидном, и о их правильной смене во времени, которая начинается у мхов и наблюдается у всех более высоко организованных растений.

У многих папоротникообразных гаплоидное поколение еще сохраняет значительную физиологическую самостоятельность. В виде слабо расчлененного заростка оно ведет совершенно самостоятельное существование, проявляя свою собственную индивидуальность. Диплоидное поколение, однако, достигает высшего развития в организации и приобретает способность к самостоятельному вегетативному размножению.

Смена поколений у папоротников приобретает особенно резкое выражение, благодаря раздельному существованию гаплоидной и диплоидной частей организма.

В действительности раздельность эта не проведена до конца, так как гаплоидное поколение начинает свой цикл развития со споры, которая развивается на диплоидном поколении.

Редукционное деление ядер происходит в материнских клетках спор, развивающихся в спорангиях на диплоидном поколении.

Споры питаются готовыми органическими веществами, доставляемыми диплоидным поколением; кроме того, в них накапливаются также запасные органические вещества, необходимые для первых ступеней развития.

Уже у папоротникообразных растений наблюдается редукция гаплоидного поколения, которое перестает вести самостоятельную жизнь и начинает развиваться, не покидая споры.

Редукция эта постепенно усиливается у высших семянных растений и достигает крайнего предела у растений покрытосемянных, где уже весьма трудно найти образования, соответствующие антеридиям и архегониям мхов.

Гаплоидное поколение проводит всю жизнь на диплоидном поколении и питается за счет последнего. Это особое с физиологической точки зрения положение вызывает весьма существенные изменения в организации не только самого гаплоидного поколения, но также и в ближайших к нему частях диплоидного поколения.

Питание за счет готового органического материала отражается прежде всего на пластидном аппарате. Редукция пластидного аппарата начинается с гамет.

У низших растений, например, у водорослей, гаметы нередко вполне сохраняют пластиды в форме хлоропластов. По мере того, как происходит все более и более глубокая дифференцировка гамет на сперматозоиды и яйца, по мере возрастания отличия между ними в количестве протоплазмы, пластиды начинают подвергаться редукции прежде всего в сперматозоидах, как клетках, наиболее бедных протоплазмой.

Но еще у мхов (например, у *Anthoceros*) женские гаметы сохраняют пластиды в форме хлоропластов. У высших растений мужские гаметы почти лишаются протоплазмы, а с нею и пластид; последние сохраняются только в женских гаметах, но уже в сильно редуцированной форме лейкопластов. Редукция пластидного аппарата, однако, распространяется на клетки, ткани и органы, окружающие половую сферу и гаплоидное поколение.

Так уже у многих папоротникообразных растений листья, на которых развиваются спорангии, теряют нормальную зеленую окраску и приобретают более упрощенную форму и строение. Вместо нормальных зеленых пластид, ткань таких листьев заключает пластиды, приближающиеся к хромопластам или даже настоящие хромопласты.

У семянных растений это стремление упростить форму и дифференцировку спорофилла выражено в еще более резких чертах.

Редукция пластидного аппарата вместе с тем начинает распространяться не только на спорофиллы, но на целый побег, несущий спорофиллы. Мы уже указывали выше, что цветок высших растений есть в сущ-

ности метаморфозированный побег. Помимо спорофиллов, т. е. тычинок и пестиков, мы в нем находим также типичные листовые органы, представленные чашелистиками и лепестками.

Наиболее существенное отличие их от обыкновенных листьев сводится, главным образом, к упрощению формы и внутреннего анатомического строения, к которому весьма часто присоединяется редукция пластидного аппарата. У цветов с двойным покровом чашечка часто сохраняет еще зеленый цвет; венчик же обыкновенно бывает вовсе лишен окраски, либо окрашен в цвета пигментов типичных для хромопластов, либо в цвета пигментов из группы антоцианина. Во всех этих случаях венчик, очевидно, должен питаться за счет готового органического материала, доставляемого материнскими растениями.

Морфологически изменение побега, несущего спорофиллы, проявляется не только в упрощении листовых органов, но также в переходе к циклическому расположению и срастанию чашелистиков и лепестков.

У наиболее простых форм из покрытосемянных покровы цветка и спорофиллы нередко расположены по одной спирали и иногда обнаруживают совершенно постепенный переход от чашелистиков к лепесткам, от лепестков к тычинкам (например, у *Nymphaea*). У высших форм чашечка и венчик, благодаря круговому расположению листьев и их срастанию, принимают совершенно специфическую форму, резко отличающую цветок от обыкновенного вегетативного побега.

Физиологически цветок можно характеризовать как побег, лишенный хлорофиллового аппарата и обреченный на полную зависимость в своем питании от вегетативных частей организма.

Редукцию пластидного аппарата можно, конечно, рассматривать как последствие питания готовым органическим материалом, при котором фотосинтез становится излишним. С физиологической точки зрения, однако, весьма важно установить под влиянием каких ближайших причин точка роста, вместо обычного развития в вегетативный побег, изменяет этот ход развития и превращается в цветок.

Определенного ответа на этот вопрос мы пока не имеем; некоторые же косвенные данные будут сообщены ниже в отделе о развитии растительного организма.

Но не останавливаясь на ближайших причинах образования цветов у растения, мы можем сказать, что развитие гаплоидного поколения у высших растений физиологически характеризуется питанием на счет готовых органических веществ, не только этого поколения, но также и ближайших к нему тканей и органов.

Что касается гамет, то они также претерпевают существенные изменения при переходе от растений низших к растениям с более сложной организацией.

У одноклеточных водорослей гаметы мужские и женские иногда вовсе не отличаются друг от друга (изогамия). Однако, уже у простейших растений мы наблюдаем дифференцировку гамет и их разделение на мужские и женские. С чисто физиологической точки зрения такая диффе-

ренцировка представляется вполне целесообразной. В интересах слияния выгоднее сохранить способность передвижения у гамет одного пола, предоставив за то гаметам другого пола накопление питательного материала, который необходим для первых ступеней развития зиготы.

Мы уже знаем, что подвижность является неизменным свойством мужских гамет; у них вместе с тем наблюдается редукция протоплазмы. и сперматозоид, например, мха состоит почти из одной ядерной массы.

Женские гаметы, будучи неподвижными, напротив, сохраняют все существенные части клетки, богаты протоплазмой и накапливают большой запас питательного материала для будущего развития зиготы. Это последнее обстоятельство приводит к огромному различию в величине между женскими и мужскими гаметами в тех случаях, когда зигота вынуждена черпать в первое время своего развития весь питательный материал из яйца (например, у *Volvox*, *Sphaeroplea*, *Fucus* и др.).

Подвижные мужские гаметы, снабженные специальными органами передвижения наблюдаются, как мы знаем, также и у высших сухопутных растений, как, напр., у саговых. У более высокоорганизованных растений мужские гаметы, однако, теряют органы движения, при чем в процессе слияния гамет начинает принимать участие микроспора путем образования пыльцевой трубки.

Образование пыльцевой трубки некоторыми систематиками считается настолько важным признаком, что все растения с пыльцевыми трубками по системе *Эглера* выделены в особый отдел.

Так как у высших растений зигота проходит первые стадии развития на материнском растении и питается за счет последнего, то яйцо уже не нагружается большим количеством питательных веществ, вследствие чего и различие в размерах между мужскими и женскими гаметами уменьшается.

У низших растений, еще не имеющих правильной смены полового и бесполого поколения, имеется две категории спор: 1) споры вегетативные, которые могут быть подвижными или неподвижными; 2) зигоспоры, являющиеся результатом слияния гамет.

Споры обеих этих категорий можно рассматривать как зародыши цельного растения. Обособление гаплоидного и диплоидного поколения вместе с правильной их сменой приводит к образованию спор третьей категории, именно спор, производящих только гаплоидное поколение. Таковы споры мхов, папоротникообразных и всех остальных высших растений. У всех этих растений настоящие вегетативные споры совершенно отсутствуют и органами вегетативного размножения служат точки роста, так или иначе отделяющиеся от материнского организма.

Что же касается гаплоидных спор, то они дают лишь одно гаплоидное поколение, на котором развиваются гаметы.

У двудомных мхов гаплоидные споры не отличаются по внешности какими-либо признаками, по которым можно было бы определить, дадут ли они гаплоидное поколение только с антеридиями или только с архегониями.

Однако, уже у некоторых папоротникообразных гаплоидные споры, дающие заростки с архегониями, приобретают значительно большую величину, чем споры, дающие заростки с антеридиями. Отсюда и названия макро- и микроспоры. Таким образом, пол начинает обозначаться уже в спорах, ранее образования гамет. У папоротникообразных гаплоидные споры еще дают заростки, на которых образуются антеридии и архегонии; такие формы носят название равноспоровых, в отличие от двудомных или разноспоровых форм, у которых макроспоры дают заростки только с архегониями, а микроспоры только с антеридиями.

У всех более высоко организованных растений гаплоидные споры всегда дают гаметы только одного пола; поэтому их и называют макро- и микроспорами, хотя различие по величине может быть и незначительным.

Раздельнополость и гермафродитизм, т. е. образование гамет обоих полов на одном и том же индивидууме у растений, не связано с усложнением организации; мы встречаем раздельнополые формы у низших растений и гермафродитные у наиболее высокоорганизованных.

Одним из существенных последствий усложнения в организации репродуктивной части, без сомнения, является образование семени. После совершения полового акта зигота остается в макроспорангии и в нем же проходит первые стадии своего развития, образуя зародыш будущего растения.

Во время образования зародыша существенные изменения происходят и в тканях макроспорангии, которые разрастаются и превращаются в покровы семени. Развитие зиготы затем приостанавливается, и семя так или иначе отделяется от материнского растения.

С физиологической точки зрения семя служит в такой же мере умножению числа индивидуумов, как и любой вегетативный зародыш в форме почки. Принципиальное отличие семени заключается, однако, в том, что заключенный в нем зародыш является продуктом полового акта и заключает в себе наследственные элементы матери и отца. Зародыш семени обыкновенно заключает в простейшей форме все существенные части растения — корень, стебель и листья, а кроме того еще и особые зародышевые листья или семядоли.

У простейших семянных растений макроспорангии или семяпочки развиваются открыто на спорофиллах, вследствие чего эта группа растений носит название голосемянных.

У высших семянных растений спорофиллы образуют путем срастания своих краев особые замкнутые вместилища для семяпочек, вследствие чего доступ генеративных мужских клеток к находящимся в семяпочках яйцам значительно осложняется и необходимость пыльцевой трубки, как органа проводящего мужские гаметы, становится очевидной.

При развитии семян происходят существенные изменения в ткани спорофиллов, которая разрастается и превращается в околоплодник. От материнского растения при этом отделяется уже не только семя, но плод,

т. е. весь спорофилл с макроспорангиями и заключенными в них зародышами.

В огромном большинстве случаев не только семя с зародышем, но также и околоплодник питаются главным образом, если не исключительно, на счет готовых органических веществ материнского растения. Поэтому ткани семени и околоплодника довольно часто обнаруживают редукцию пластидного аппарата, которая выражается заменой хлоропластов лейко- или хромопластами.

Физиологически семя и плод характеризуются отложением большого количества готовых органических веществ в форме запасов.

Для большого удобства обзора постепенного усложнения в морфологии репродуктивной функции у растений вместе с усложнением их организации прилагаем нижеследующую схему.

Схема эволюции репродуктивной части растения вместе с усложнением его организации.

I. Постепенная дифференцировка гамет.

Низшие одноклетные растения (*Chlamydomonas*). Изогамия и гетерогамия. Половых органов нет. Зигота прямо дает новый индивидуум (диплоид). Вегетативное размножение спорами.

II. Простейшие одноклетные половые органы.

Одноклетные полиэнергидные и многоклетные моноэнергидные низшие растения (*Vaucheria, Volvox*).

Половые органы: антеридии и оогонии. Мужские гаметы — антеризоиды, женские — яйца.

Зигота прямо дает новый индивидуум (диплоид). Вегетативное размножение спорами и многоклетными вегетативными зародышами.

III. Обособление гаплоидного и диплоидного поколений и правильное их чередование.

Многоклеточные растения. Начало дифференцировки основных органов стебля и листа (*Bryophyta*).

Половые органы многоклеточные, антеридии и архегонии, развиваются на гаплоидном поколении. Зигота дает диплоидное поколение в виде спорогония. В спорогонии развивается гаплоидное поколение в виде спор, образованию которых предшествует редукционное деление ядра. Гаплоидная спора дает протонему и растение, расчлененное у листовых мхов на стебель и листья.

Вегетативное размножение особыми почками.

IV. Редукция полового поколения; определение пола в гаплоидных спорах.

Многоклеточные растения с дифференцированными главными органами, корнем, стеблем и листом (*Pteridophyta*).

- 1) Гаплоидное поколение в виде слабо расчлененного заростка с антеридиями и архегониями.

Зигота дает зародыш, из которого развивается:

- 2) Диплоидное поколение в виде хорошо развитого зеленого растения с корнями, стеблями и листьями.

На некоторых листьях, спорофиллах, развиваются спорангии с гаплоидными спорами.

Спорофиллы начинают уклоняться по форме от обыкновенных листьев и ориентируются в группы. Пол начинает намечаться в гаплоидных спорах: макроспоры дают заростки с архегониями, микроспоры — заростки с антеридиями.

Заростки могут быть сильно редуцированы так, что при развитии не покидают споры.

Вегетативное размножение отделяющимися почками.

V. Развитие семени; дальнейшая редукция полового поколения; появление гаусторий.

Многолеточные сложно расчлененные растения.

Голосемянные — (*Gymnospermae*).

Саговниковые — (*Cycadophyta*) и гинкговые (*Ginkgoineae*).

- 1) Гаплоидное поколение в виде макро- и микроспор, дающих заростки слабо развитые и не покидающие споры. Микроспора дает особый вырост — гаусторий. Зигота дает зародыш, остающийся в макроспорангии и отделяющийся с последним от материнского растения в виде семени.
- 2) Из зародыша путем его дальнейшего развития получается хорошо дифференцированное диплоидное поколение. Спорофиллы большей частью сидят на особых побегах и хорошо отличаются от обыкновенных листьев они дают либо макро-, либо микроспорангии.

Макроспорангии наз. семяпочками, микроспорангии — пыльниками; макроспора наз. зародышным мешком, микроспора — пыльцей.

VI. Превращение сперматозоидов в генеративные ядра, лишённые жгутов; развитие пыльцевой трубки.

Хвойные (*Coniferae*).

Сперматозоиды лишены жгутов и проводятся к архегониям при посредстве пыльцевой трубки.

Женский заросток, называемый первичным эндоспермом, сохраняется в семени уже после образования зародыша.

VII. Развитие плода; двойное оплодотворение.

Покрытосемянные (*Angiospermae*):

- 1) Гаплоидное поколение в виде макро- и микроспор. Заростки и половые органы сильно редуцированы. Во время оплодотворения одна мужская генеративная клетка сливается с яйцом, а другая с ядром зародышного мешка. Получаются две зиготы, из которых первая дает зародыш, а вторая — вторичный эндосперм.
- 2) Из зародыша развивается хорошо дифференцированное диплоидное поколение.

Спорофиллы развиваются на особых побегах, называемых цветами. Листья этих побегов отличаются от обыкновенных листьев и являются покрывами цветка.

Женские спорофиллы образуют срастанием краев особые вместилища для макроспорангиев, называемые завязями.

При развитии семян завязь превращается в околоплодник и вместе с семенами образует плод, отделяющийся от материнского растения.

Как видно из предшествующего очерка, наиболее характерной чертой эволюции репродуктивной части растения является дифференцировка специального гаплоидного поколения, которое у папоротникообразных ведет даже самостоятельное существование. Если представить себе, что предки современных сухопутных растений жили в воде, то это явление можно толковать как специфическое приспособление к тому переходному времени, когда растение выходило из воды на сушу. При полуводном образе жизни, который вели первые обитатели суши, встреча и слияние гамет легче всего достигалось в воде и потому гаплоидное поколение должно было вести водную жизнь, физиологически непригодную для сухопутного растения. Поэтому в интересах приспособления к новым условиям жизни растительный организм как бы разделился на две части: в то время, как репродуктивная часть с половыми органами продолжала еще жить в воде, соматическая часть перешла на сушу. Только после окончательного завоевания суши обе эти части снова соединяются вместе в один цельный индивидуум.

ГЛАВА XLIV.

Условия слияния гамет. Хемотаксис и хемотропизм в половом акте. Халазогамия. Приспособления, направленные к достижению перекрестного оплодотворения. Приспособления к перекрестному опылению у цветковых растений. Ветроопыляемые растения. Раздельнополость. Протандрия и протогиния. Гетеростилия. Опыление при посредстве животных. Различные приспособления, связанные с участием животных в опылении. Физиологическое значение слияния гамет. Партеногенезис. Приспособления к рассеиванию семян и плодов.

Как ни прост сам по себе акт слияния половых клеток, однако он требует двух основных условий: 1) чисто физической возможности соединения двух клеток в одну; 2) механического сближения назначенных для слияния клеток.

Слияние половых клеток облегчается тем, что они обыкновенно бывают лишены оболочки и потому мы имеем дело в сущности с соединением двух голых протопластов в одну массу. Однако, и для такого соединения необходимы совершенно определенные физические условия. В самом деле, прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что с яйцом сливается только один сперматозоид. Между тем, обыкновенно яйцо бывает окружено очень большим числом сперматозоидов и если бы процесс слияния так легко осуществлялся, как это может показаться с

первого взгляда, то ничто не мешало бы слиянию большого числа сперматозоидов с одним и тем же яйцом.

Мы должны следовательно предположить в объяснение этого явления, что существуют вполне определенные физические условия, благоприятствующие слиянию сперматозоида с яйцом и что эти условия тотчас же изменяются, как только один сперматозоид проникает в яйцо.

Возможно также, что несоблюдение определенных физических условий препятствует слиянию сперматозоидов и яиц, принадлежащих очень удаленным друг от друга формам.

Вряд ли можно сомневаться, что в основе слияния двух гамет лежат явления хемотаксиса. Сперматозоиды приближаются к яйцу путем привлечения их веществами, действующими хемотактически и выделяемыми яйцом.

Опыты с мхами и папоротниками вполне подтвердили эту мысль, при чем избирательная способность яйца, выражающаяся в привлечении сперматозоидов того же вида, повидимому, всецело обуславливается химическим составом и свойствами веществ, действующих хемотактически. Сперматозоиды, принадлежащие разным видам, повидимому, привлекаются и разными веществами, вследствие чего сперматозоид, относящийся к чуждому виду, может даже отталкиваться веществами, выделяемыми яйцом.

У покрытосемянных растений, у которых органом проведения мужских гамет является пыльцевая трубка, к явлениям хемотаксиса, прибавляются еще явления хемотропизма.

Завязь обыкновенно бывает снабжена рыльцем, которое служит органом, улавливающим пыльцу. Понятно, что на рыльце может попасть пыльца самых разнообразных видов растений. Однако для проведения генеративных клеток необходимо, чтобы зерно пыльцы прорасло и дало пыльцевую трубку. Для прорастания пыльцы и надлежащего развития пыльцевой трубки необходимы вполне определенные условия среды, которые создаются веществами, выделяемыми тканью столбика и рыльца. Эти вещества, во-первых, могут играть роль веществ питательных, и во-вторых, также роль и веществ, действующих хемотропически.

Вряд ли можно сомневаться, что направление растущей пыльцевой трубке дают вещества, выделяемые семязпочками и действующие как хемотропные раздражители.

Отсюда понятно, что пыльца чуждого вида, попавшая на рыльце, может не найти благоприятных условий для прорастания; а если она прорастет, то пыльцевая трубка может не получить надлежащего развития и направления для проведения мужских гамет к яйцу семязпочки.

Именно таким способом можно объяснить то обстоятельство, что надлежащего развития пыльцевые трубки достигают в том случае, когда пыльца попадает на рыльце того же или очень близкого вида.

Необходимость хемотактического и хемотропного раздражения заранее определяет отбор тех мужских гамет, которые должны отвечать опреде-

ленными движениями на вещества, выделяемые женскими половыми органами.

Для проведения мужских гамет к яйцу пыльцевая трубка у покрытосемянных должна попасть своей верхушкой в микропиле семязпочки. Понятно, что направление растущей пыльцевой трубки могут дать вещества, выделяемые из микропиле семязпочки.

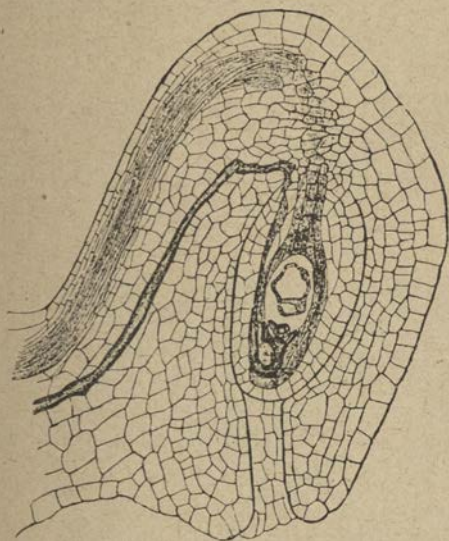


Рис. 362. Семязпочка березы во время оплодотворения. Пыльцевая трубка проникает снизу, через халазу, а не через семязвод (халазогамия). (По Навашину).



Рис. 363. Семязпочка вяза во время оплодотворения. Пыльцевая трубка *pt* проникает сквозь покровы. (По Навашину).

Известны, однако, случаи, когда пыльцевая трубка проникает в семязпочку не через микропиле, а через халазу. Явление это, известное под названием х а л а з о г а м и и было впервые открыто *Трейбом* у казуарины (*Casuarina*), затем *Навашиным* у березы, ольхи, лещины, граба, грецкого ореха и *Carya* (рис. 362).

Наконец, у некоторых растений (напр., у ильма, вяза, тыквы и др.) пыльцевая трубка проникает в семязпочку через покровы ее, между халазой и микропиле (рис. 363).

Эти случаи крайне интересны с физиологической точки зрения, так как они указывают на то, что отсутствие ясного хемотропного притяжения со стороны микропиле лишает пыльцевую трубку определенного направления в ее росте.

Несмотря на крайне высокий интерес всей физиологической обстановки процесса слияния гамет, мы располагаем очень малым числом опытных данных в этом направлении, так как сама техника исследования в данном случае крайне затруднительна.

Выше мы уже упоминали о том, что при половом размножении сливаются гаметы, происшедшие от разных индивидуумов. Несмотря на то, что гермафродитизм представляет чрезвычайно распространенное явление в мире растений и не стоит в прямой связи с сложностью организации, природа весьма разнообразными способами стремится исключить самооплодотворение, т. е. слияние гамет, развившихся на одном и том же индивидууме.

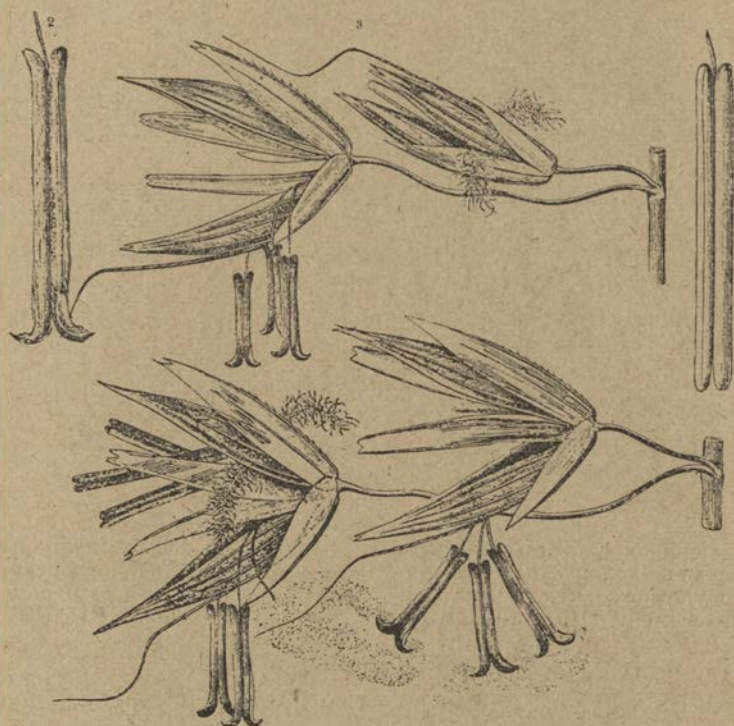


Рис. 364. Цветы злака *Agrihennatherum elatius*. Ветроопыление. 1 — нераскрывшийся пыльник, 2 — раскрывшийся пыльник, 3 — правый цветок на мужской стадии развития, левый на женской. Качающиеся от ветра пыльники правого цветка раскрылись и распыляют микроспоры, у левого пыльца уже нет в пыльниках, но развились перистые лопасти рыльца. У третьего цветка тычинки еще только начинают выходить из цветка. (По Кернеру).

Мы находим в то же время очень много специальных приспособлений в интересах перекрестного оплодотворения, т. е. слияния гамет, развившихся на разных индивидуумах. У низших растений с подвижными сперматозоидами передвижение последних совершается в воде. Движущиеся мужские гаметы, двигаясь в разных направлениях, как бы отыскивают женские гаметы, пока не будут привлечены последними путем хемотаксиса.

Так осуществляется половой акт у водорослей и низших грибов.

Любопытное исключение составляют красные водоросли, у которых мужские гаметы не имеют органов движения и, будучи пассивными, пере-

двигаются токами воды. Они залавливаются особым органом, трихогином, который играет роль рыльца покрытосемянных растений.

У мхов передвижение сперматозоидов к архегониям с яйцами также совершается в воде, для чего служат капли дождя, остающиеся на растениях.

У папоротникообразных точно так же вода служит средой для передвижения сперматозоидов.

О способах, какими здесь достигается перекрестное оплодотворение, мало известно. Вопрос этот лучше всего разработан для семенных растений, особенно для покрытосемянных.

У растений с пыльцевой трубкой можно различать два существенно различных процесса: опыление, т. е. перенесение пыльцы на рыльце пестика, и оплодотворение, т. е. слияние гамет.



Рис. 365. *Potamogeton crispus*. Перенесение пыльцы ветром с одних цветов на другие.

Предполагая, что с момента опыления оплодотворение обеспечено, говорят о самоопылении, когда на рыльце пестика попадает пыльца с того же цветка, и о перекрестном опылении, когда на рыльце пестика попадает пыльца с другого цветка. Само собою разумеется, что у однополых цветов самоопыление исключено и потому раздельнополость можно рассматривать как приспособление, обеспечивающее перекрестное опыление.

Однако, у большинства покрытосемянных цветы обоеполые, и отсюда возникла необходимость в разных приспособлениях, обеспечивающих перекрестное опыление.

Так как цветы развиваются на надземных частях сухопутных растений, то понятно, что естественной средой для перенесения пыльцы на рыльце является воздух.

Ко времени окончательного формирования пыльцы пыльник лопается, и освободившаяся пыльца может переноситься ветром.

Действительно, в настоящее время приблизительно около $\frac{1}{10}$ всех цветковых растений пользуются воздушными течениями для перекрестного опыления.

Общими признаками этих так называемых анемофильных растений являются: 1) отсутствие ярко окрашенных покровов цветка; 2) отсутствие желез, выделяющих сладкую жидкость; 3) отсутствие запаха у цветов; 4) сильное развитие поверхности рыльца для улавливания приносимой ветром пыльцы; рыльца нередко бывают перистыми или выделяют каплю жидкости, в которую попадают пыльцевые зерна; 5) легкий удельный вес пыльцы, при чем пыльца иногда бывает снабжена воздухоносными камерами (напр., у сосны); 6) огромная продуктивность в отношении пыльцы. Так напр., сережка обыкновенной лещины выпускает до 4 миллионов, а мужское соцветие кукурузы до 50 миллионов пыльцевых зерен; во время цветения сосны в сосновых лесах почва покрывается налетом пыльцы, что и подало повод легендам о серных дождях (рис. 364 и 365).

К анемофильным растениям принадлежат: хвойные, злаки, осоковые, конопля, крапива, ивы, ольхи, вяз, ильм и пр. Многие из этих растений, напр., обыкновенная лещина, цветут до распускания листьев, что, без сомнения, облегчает опыление.

У анемофильных растений чаще всего наблюдается раздельнополость цветов, что и обеспечивает перекрестное опыление.

Нельзя не заметить во всяком случае, что при опылении ветром перекрестное опыление далеко не всегда обеспечивается, в особенности в тех случаях, когда раздельнополость не проведена до конца.

Наблюдение показывает, что вообще между чистой раздельнополостью и гермафродитизмом существуют различные переходы.

У некоторых растений наряду с типичными гермафродитными цветками имеются также однополые мужские (напр., у видов *Galium*, у *Veratrum*) на одном и том же экземпляре или на особых мужских экземплярах (напр., у *Dryas octopetala*). Далее наблюдается такое же обособление чисто женских цветов, которые могут развиваться либо на одном экземпляре вместе с обоеполыми цветками, напр., многие *Compositae*, *Parietaria officinalis*, либо на особых женских экземплярах (напр., у *Myosotis*, *Thymus*, *Salvia pratensis*).

У некоторых растений наблюдаются обоеполые и однополые мужские и женские цветы на одном и том же экземпляре (напр., у *Gleditschia triacanthos*, *Aesculus Hippocastanum*); наконец, есть растения, у которых однополые цветы находятся на разных экземплярах, а кроме того на особых

экземплярах развиваются обоеполые цветы (напр., у *Fraxinus excelsior*, *Helianthus pefloides*).

Помимо разнополости существует еще целый ряд приспособлений, препятствующих самоопылению.

У обоеполых цветов наблюдается часто неодновременное развитие тычинок и пестиков. Чаще всего раньше развиваются тычинки, и пыльца успеет высыпаться раньше, чем рыльце пестика того же цветка созреет для восприятия пыльцы; это так называемая протандрия наблюдается, например, у *Campanula*, *Epilobium*, *Geranium*, многих *Compositae*, *Umbelliferae* и пр.

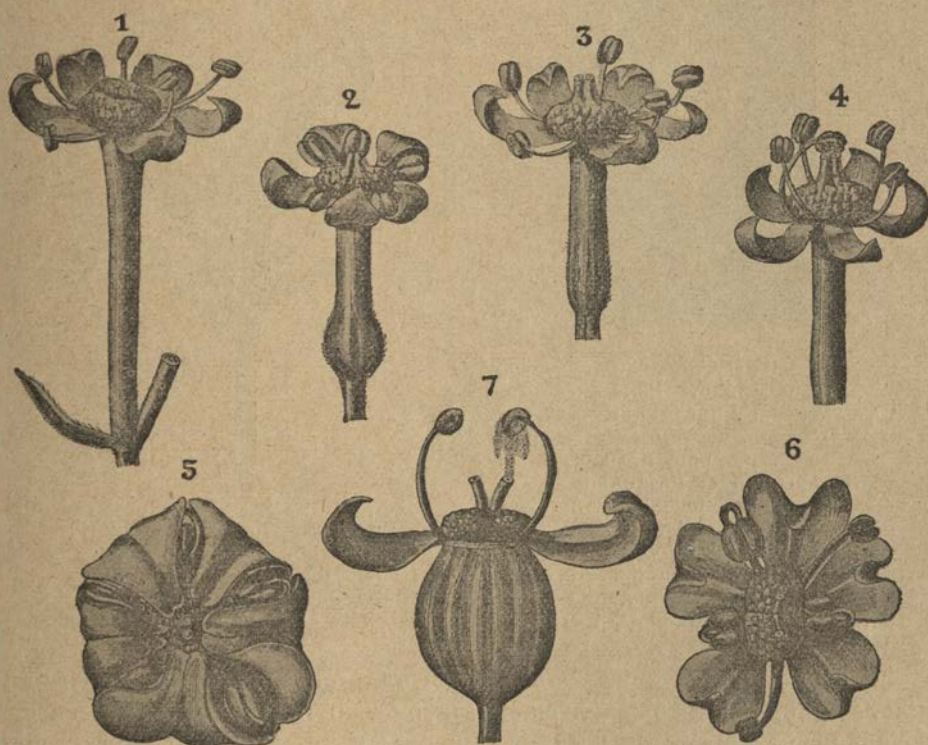


Рис. 366. 1—4— *Scandix Pecten Veneris*; 1— мужской цветок, 2—4— обоеполые цветы, 2— рыльца восприимчивы, пыльники еще не созрели, 4— самоопыление. 5—7— *Aethusa Cynapium*: 5— рыльца восприимчивы, а пыльники еще не созрели, 7— самоопыление. (По Керперу).

Реже наблюдается обратное явление, известное под термином протогиния, когда раньше развивается пестик (например, у *Helleborus*, *Scrophularia*, *Plantago*, многих *Cruciferae* и пр.), а затем только через некоторое время тычинки (рис. 366 и 367).

Очень часто самоопыление исключается таким расположением тычинок и пестика, что пыльца не может попасть на рыльце пестика того же цветка (рис. 368).

У барвинка (*Vinca major*), напр., рыльце имеет вид шляпки гвоздя, при чем воспринимающая пыльцу часть находится на нижней стороне шляпки; при таком расположении пыльца, осыпающаяся из пыльников того же цветка, не может попасть на воспринимающую часть рыльца.

Иногда пыльники ориентируются таким образом, что высыпающаяся пыльца падает мимо рыльца (напр., у *Pirola uniflora*).



Рис. 367. Соцветие подорожника, *Plantago media*, с протогиническими цветами. Из средних, еще не раскрывшихся цветочков торчит способный к опылению столбик (♀). Нижние цветочки уже потеряли столбик, но зато развернули длинные тычинки (♂).



Рис. 368. Соцветие *Kalmia glauca*, состоящее из немногих цветков. Пыльники защемялены в кармашковидных складках венчика.

У некоторых растений наблюдается так называемая гетеростилия, сущность которой заключается в том, что столбики у разных цветов неодинаково развиваются в длину, при чем и нити тычинок могут также варьировать по длине.

При типичной гетеростилии можно различать два сорта цветов: короткостолбчатые и длинностолбчатые (напр., у *Primula*, рис. 369), но бывает и так называемая триморфная гетеростилия, когда рыльца и пыльники тычинок расположены в три яруса (напр., у *Lythrum salicaria*, рис. 370). Сделанные Ч. Дарвином опыты показали, что наилучшие результаты оплодотворения дает в том случае, когда опыление происходит перекрестно и при взаимодействии тычинок и пестиков, находящихся в одном и том же ярусе.

Как уже замечено выше, приблизительно только $\frac{1}{10}$ цветковых растений принадлежит к категории ветроопыляемых. Этот способ опыления,

требующий, вообще говоря, затраты большого количества материала на образование мужских гамет и к тому же не вполне обеспечивающий перекрестного опыления, по справедливости считается мало совершенным.

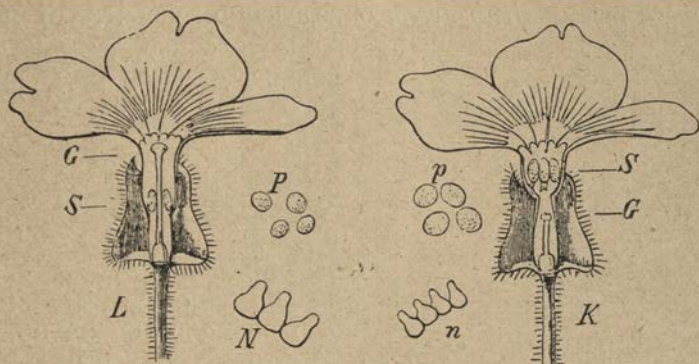


Рис. 369. *Primula sinensis*. Два гетеростильных (разностолбчатых) цветка различных особей; *L* — с длинным столбиком, *K* — с коротким столбиком, *G* — столбик, *S* — пыльник, *p* — крупинки цветня, *N* — сосочки рыльца длинностолбчатой, *n* — сосочки рыльца короткостолбчатой формы. *P*, *N*, *p*, *n*, при увеличении 110.

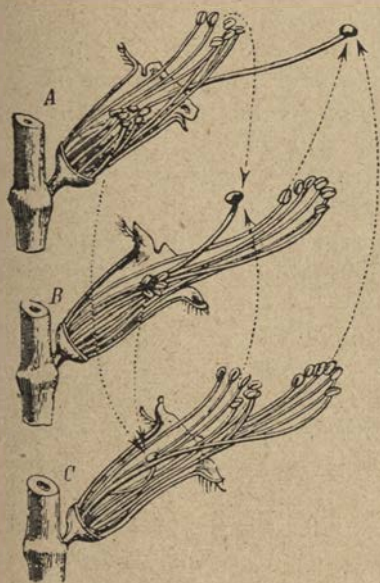


Рис. 370. Гетеростильные цветы *Lythrum salicaria*.



Рис. 371. Опыление цветка у *Salvia pratensis*. На цветке 1, слева, посещенном пчелом, показано наклонение из шлемовидной верхней губы слегка изогнутых тычиночных связников или спайников (коннектив) и сметание цветня телом насекомого. Справа — более старый цветок 2, со скрытыми спайниками и длинным пестичным столбиком. Внутреннее устройство всего этого аппарата, приспособленного для опыления, изображено на меньших рисунках 3 и 4. Справа (4) тычиночный аппарат в положении покоя, спайники скрытаны в верхней губе; слева (3) тычиночный аппарат во время проникновения хоботка насекомого по направлению стрелки; *f* — тычиночная нить, *c* — подвижный, наподобие рычага, спайник, *s* — листообразно развившаяся половинка пыльника, закрывающая зев цветка.

У огромного большинства цветковых растений опыление происходит при посредстве животных и особенно насекомых, при чем мы встречаемся с целым рядом приспособлений, обеспечивающих как самое опыление вообще, так перекрестное опыление в частности.

Участие насекомых в опылении было открыто *Конрадом Шпренгелем*, который в 1793 году опубликовал книгу под заглавием: *Das entdeckte Geheimnis der Natur in Bau und Befruchtung der Blumen*. Berlin, 1793. (Открытая тайна природы в строении и оплодотворении цветов).

В этом сочинении *Шпренгель* определенно говорит, что несмотря на большое распространение гермафродитизма у растений, последние по натуре дихогамны, т. е. приспособлены к перекрестному опылению, и что вообще автогамия, т. е. самоопыление, избегается разными способами. С тех пор вопросу об участии животных в опылении и приспособлениям цветов было посвящено не мало сочинений, однако, и до настоящего времени многое остается еще неясным.

Не подлежит никакому сомнению, что животные посещают цветы вовсе не для того, чтобы производить или помогать перекрестному опылению. Посещения животных могут быть либо совершенно случайными, либо они могут иметь целью откладывание яиц, отыскивание пищи или убежища. Но растения воспользовались этими посещениями животных в интересах опыления и выработали целый ряд приспособлений, как для привлечения их, так и для обеспечения опыления (рис. 371 и 372).

Становясь на эту точку зрения, некоторые ученые идут весьма далеко в объяснениях целесообразности устройства цветов и пытаются свести почти все внешние черты этого устройства к приспособлениям, связанным с опылением.

Противники этого крайнего течения, наоборот, пытаются доказать, что те приспособления, которые облегчают посещение животными цветов и обеспечивают успешность перенесения пыльцы, выработались независимо от самого факта посещения и что животные только



Рис. 372. А—цветок орхидного сбоку; околоцветник почти весь удален, *l*—часть губы, *a*—полливарии, *r*—клювик, *st*—рыльце. В—насекомое с полливариями, *p*—первоначальное положение полливариев. С—полливарии на конце карандаша; 1—сейчас же после извлечения из цветка, 2—через несколько минут.

воспользовались этими приспособлениями в своих собственных целях.

Как во многих других случаях, истина, вероятно, не принадлежит ни тому, ни другому течению мысли; за недостатком, однако, подробных опытных исследований весьма затруднительно дать общий ответ.

Рассмотрим в качестве иллюстрации опыление у винной ягоды (*Ficus Carica*, рис. 373). У этого растения цветы собраны в своеобразные соцветия, напоминающие плод груши с узким выходным отверстием, при чем очень мелкие цветы расположены на стенках внутренней полости. У одних экземпляров соцветия содержат только женские цветы, а у других мужские, находящиеся ближе к отверстию, и особые пестичные короткостолбчатые цветы, называемые цветами галлами. Цветы галлы плодов не дают. Особи фиги с мужскими цветами и цветами галлами назывались в древности *Caprificus*, и уже древние римляне знали, что для получения плодов от женского экземпляра фиги нужно повесить на него ветви от *Caprificus*, при чем эта операция называлась к а п р и ф и к а ц и е й.

Перенесение пыльцы с мужских цветов на женские в данном случае производит маленькая оса *Blastophaga grossorum*. Оса проникает внутрь соцветий и откладывает свои яйца в женские цветы. Если яйцо будет отложено в короткостолбчатый цветок, то из него развивается личинка, которая съедает семяпочки и превращается во взрослое насекомое. Если же яйцо попадет в длинно-столбчатый цветок, то оно, вследствие ограниченных размеров яйцеклада осы, останется в ткани столбика и здесь замрет. Отсюда понятно, почему короткостолбчатые женские цветы не дают плодов; их завязи превращаются во вместилища для личинок насекомого.

Полученные из личинок осы спариваются внутри завязи; самки затем выползают наружу и по дороге случайно захватывают пыльцу с мужских цветов, после чего они попадают в женские соцветия и, откладывая яйца в длинностолбчатые цветы, опыляют их пыльцей, приставшей к их телу.

При поверхностном рассмотрении только-что описанных явлений можно сделать заключение, что фиговое дерево выработало особые короткостолбчатые цветы специально для выведения личинок осы, которая необходима растению для переноса пыльцы на цветы женских соцветий.

Но если сделать такое допущение, то придется также допустить, что было время, когда у фигового дерева не было короткостолбчатых цветов и опыление производилось каким-либо иным способом. В таком случае посещения осы соцветий фиги были бесполезны, и насекомое было бы осуждено на вымирание, если бы у него также не было других способов выведения своих личинок. Растение, очевидно, должно было сформировать короткостолбчатые цветы еще до посещения соцветий осой, чтобы последняя нашла для себя возможность выводить потомство. Но в таком случае остается совершенно непонятным, каким образом растение

могло расчитать длину столбика так, чтобы она могла соответствовать длине яйцеклада у осы.



Рис. 373. Перенос пыльцы насекомыми, откладывающими яйца в цветах. 1—соцветие *Yucca filamentosa*, 2—отдельный цветок с молью *Pronuba*, три листка околоцветника срезаны, 3—рыльце юкки, 4—*Pronuba yuccatella*, 5—голова *Pronuba* с комом пыльцы, 6—ветка *Ficus rumila* с соцветием в продольном разрезе, 7—женский цветок *Ficus rumila*, 8, 9—мужской цветок *Ficus rumila*, 10—соцветие *Ficus carica* с развивающимися в завязях *Blastophaga*'ми, 11—соцветие *Ficus carica*, одна особь *Blastophaga* уже вошла в урну, другая еще находится снаружи, 12—мужской цветок, 13—женский цветок с длинным столбиком, 14—женский цветок с коротким столбиком, 15—выходящая из завязи *Blastophaga*, 16—*Blastophaga grossorum*, 17—она же, увеличенная. (По Керперу).

Выработка короткостолбчатых цветов до посещения соцветий осой или даже после неудачных ее посещений совершенно необъяснима, если допустить, что такие цветы действительно предназначены растением для выведения личинок осы.

Гораздо более вероятным является допущение, что как фиговое дерево было способно опыляться без посредства осы, так и оса в свое время могла выводить потомство без посредства фигового дерева. Но у последнего действительно могли развиться короткостолбчатые цветы независимо от посещений осы.

Оса, однако, использовала эти цветы как более удобное средство для выведения потомства. При этом она могла способствовать более успешному опылению именно той формы фигового дерева, у которой сформировались короткостолбчатые цветы. В конце концов форма с такими цветами сделалась господствующей, благодаря невольному участию осы в опылении, и вытеснила формы, лишённые короткостолбчатых цветов.

Таким образом, можно сказать, что оса как бы выбрала для себя удобную для выведения потомства форму растения и бессознательно культивировала эту форму в ущерб другим.

Опишем ещё один пример перекрестного опыления, где растение и насекомое связаны в своей судьбе самым тесным образом.

У обыкновенной юкки, *Yucca filamentosa*, которая цветет всего одну ночь, опыление производит моль *Pronuba yucatella*; пыльца у юкки клейкая и без содействия насекомого никак не может попасть на рыльце, лопасти которого образуют бокал с воронковидным углублением внутри. Моль прилетает к открытому цветку и забирает своими челюстями большой ком пыльцы, с которым она летит на другой цветок; здесь она прокалывает яйцекладом стенку завязи и откладывает в нее яйца; затем она поднимается по столбику на рыльце и запикивает ком пыльцы в его углубление, производя как бы намеренно опыление, так как без опыления прекратилось бы развитие семян в завязи, и личинки ее погибли бы. Личинки съедают часть семян; другая же часть их дает семена (рис. 373).

Таким образом, между юккой и молью возникло сожительство в такой тесной форме, что они могут существовать только вместе.

Известны также и многие другие случаи такого своеобразного сожительства. Если растение, опыляемое определенным насекомым, перенести в страну, где этого насекомого нет, то растение перестает приносить семена. Так случилось, напр., с клевером и яблоней при перенесении их в Австралию, где раньше не было шмелей, необходимых для опыления клевера, и пчел, при посредстве которых опыляется яблоня. Только после введения этих насекомых клевер и яблоня стали приносить плоды нормальным порядком.

Мы не будем останавливаться на описании очень сложных и крайне любопытных особенностей в строении цветов орхидных, губоцветных и других растений, особенностей, которые стоят в определенной связи с перекрестным опылением, производимым насекомыми.

Наибольшее участие в опылении цветов принимают насекомые, главным образом, бабочки, перепончатокрылые и двукрылые.

Насекомые чаще всего привлекаются к посещению цветов нектаром, т. е. сладкой жидкостью, выделяемой особыми железами,нося-

щими название нектариев или нектарников. Нектарии чрезвычайно распространены, и можно считать, что приблизительно 90% опыляемых животными растений имеют в цветах нектарии.

Еще и до настоящего времени немало ботаников разделяют взгляд, что нектарии являются специальным приспособлением, выработанным растениями исключительно для привлечения производящих опыление насекомых.

Так как большое число растений имеет ярко-окрашенные цветы, то окраску покровов считают опять-таки особым приспособлением, облегчающим насекомым находить дорогу к нектару. Обычно ярко-окрашенные покровы цветов сравнивают с вывеской, указывающей насекомым-гостям, где для них приготовлено угощение. По этому поводу было высказано весьма много остроумных соображений, общим недостатком которых является отсутствие необходимых опытных данных.

Ярко-окрашенные цветы нередко обладают ароматом, который тоже может служить средством для облегчения насекомым находить дорогу к цветам. Есть растения, которые, как, напр., липа, лишены яркой окраски в цветочных покровах; зато у них цветы испускают сильный запах, которым насекомые могут руководиться при отыскании нектара.

На основании имеющихся опытных данных можно различать две категории насекомых-опылителей: представители первой (мухи, жуки, некоторые перепончатокрылые) привлекаются больше запахом цветов, тогда как представители второй (пчелы, шмели, бабочки) руководствуются чаще зрительными впечатлениями.

Далеко не всегда запах, испускаемый цветами, приятен для нашего обоняния; некоторые растения во время цветения испускают запах, сходный с трупным (напр., виды *Rafflesia*, *Arum*), который привлекает трупных мух.

Запах цветов чаще всего обуславливается выделением эфирных масел, химический состав которых, как уже указано выше, может быть чрезвычайно разнообразен. Интенсивность запаха далеко не всегда пропорциональна количеству его, так как ощущение запаха основано на определенном химическом воздействии на обонятельные органы, которое определяется не только количеством, но также и качеством действующего вещества. В общем можно сказать, что обычно содержание эфирных масел в цветах очень невелико; оно редко превышает 1—2% свежего веса, чаще же бывает значительно ниже (напр., у розы 0,075, у жасмина 0,04 до 0,05% свежего веса цветов).

Приблизительно до 10% опыляемых насекомыми растений привлекают пыльцей, которая служит пищей для насекомых. Типичными представителями подобных растений могут служить, напр., мак, роза, лимонное дерево и пр.

Помимо насекомых, опылителями у растений служат мелкие птицы (колибри), также привлекаемые нектаром, и улитки; последние производят опыление, напр., у *Chrysosplenium alternifolium*.

Принимая во внимание, что опыление при посредстве птиц и слизняков представляет сравнительно редкое явление, обычно противопоставляют анемофильным растениям энтомофильные растения, т. е. опыляемые при посредстве насекомых.

Как уже замечено выше, в цветах энтомофильных растений можно найти весьма разнообразные черты строения и расположения венчика, тычинок и пестиков, которые стоят в связи с посещением насекомых и перекрестным опылением.

Быть может к этой же категории своеобразных черт строения относятся также движения тычинок и рылец, наблюдаемые у некоторых растений, под влиянием контакта (рис. 374). Так напр., у обыкновенного барбариса (*Berberis vulgaris*) при прикосновении к нити тычинки последняя изгибается и наклоняется к середине цветка. Понятно, что если раздражение будет получено от насекомого, то на тело будет таким образом стряхнута пыльца. Подобной же раздражимостью обладают также тычинки многих сложноцветных (*Compositae*).

Еще более любопытны движения двулопастного рыльца у *Mimulus luteus*; при прикосновении насекомого лопасти рыльца раскрываются и как бы захватывают приставшую к нему пыльцу, принесенную с другого цвета.

Не подлежит сомнению, что невольное участие насекомых в процессе опыления явилось могучим толчком к получению помесей между разными формами растений и способствовало установлению особых связей между растением и животным вообще. Было бы неправильно предполагать, что растения взяли на себя инициативу выработать специальные приспособления для использования насекомых в качестве опылителей. В самом деле, наиболее распространенные черты организации, которые служат интересам перекрестного опыления насекомыми, именно яркая окраска цветов, выделение нектара и летучих душистых веществ вовсе не являются специфической особенностью цветов.

Мы уже указывали на то, что физиологической особенностью репродуктивной части растения является питание на счет готового органического материала, которое ведет к редуции пластидной системы. В этом отношении нет существенного отличия между цветами и корнями; в корнях, как органах, получающих готовую органическую пищу, пластидная система редуцирована и представлена обычно в форме лейкопластов. Бесцветная ткань корня в этом случае соответствует бесцветной



Рис. 374. Тычинки *Centaurea jacea* после удаления трубчатого венчика; А (справа) не раздраженные, В (слева) сократившиеся от раздражения, с — нижняя часть трубки венчика, z — тычиночные нити, а — трубочка из слипшихся пыльников, g — столбик, P — цветень. Увеличено. (По Пфефферу).

ткани венчика у растений с белыми цветами. Однако, у многих растений в корнях пластидная система представлена хромопластами, и в таком случае корень приобретает более или менее яркую окраску, как это мы видим, напр., у моркови, брюквы и др.

Кроме того, корням многих растений свойственна способность накапливать пигменты из группы антоцианина; примером в данном случае могут служить корни свекловицы или редиски. Наконец, пигменты из группы антоцианина нередко накапливаются в листьях и стеблях.

Поэтому, вообще говоря, яркая окраска цветов вовсе не есть специфическое, свойственное только цветку, приспособление, рассчитанное на посещение насекомых. Окраска в данном случае, как и в других, является нормальным последствием пищевого режима. Но это не исключает, конечно, возможности того, что она облегчает насекомым с хорошо развитым зрением скорее отыскивать цветы.

Подобные же соображения могут быть высказаны также в отношении выделения нектара и летучих ароматических веществ.

Нектарии вовсе не являются специфической особенностью цветов; есть растения, у которых, как, напр., у *Vicia sativa*, нектарии находятся на черешках листьев. Хотя подобные экстрафлоральные нектарии не располагают никакими красочными вывесками, насекомые тем не менее весьма легко находят их и используют нектар.

Точно также и выделение летучих ароматических веществ весьма часто распространяется на вегетативные органы, при чем в некоторых случаях корни успешно конкурируют с цветами по силе запаха (напр., у обыкновенной валерианы, *Valeriana officinalis*).

Вообще можно сказать, что те физиологические и отчасти морфологические особенности цветов, которые обычно рассматриваются как специфическое приспособление к привлечению насекомых, на самом деле являются прямым последствием питания на счет готовых органических веществ. Особая окраска, выделение сахаристых и душистых веществ и другие свойственные цветам черты обнаруживаются также и у других частей растения, если создаются для этого благоприятные условия питания.

Вряд ли можно отрицать, что насекомые пользуются в известных случаях теми или иными особенностями цветов для их отыскания. Точно также не подлежит сомнению, что, благодаря вмешательству насекомых в процесс опыления, создались особые комбинации взаимоотношений между видами растений и насекомых. Эти взаимоотношения в некоторых случаях перешли в форму своеобразного сожительства, когда растение совершенно не может обойтись без определенного насекомого-опылителя.

Вмешательство насекомых, таким образом, послужило для сохранения и размножения таких форм, которые иначе были бы обречены на вымирание.

Насекомые в данном случае сыграли приблизительно такую же роль, какую сыграл человек искусственным разведением различных форм растений.

Многие из культурных форм растений сохраняются только потому, что их существование поддерживается искусственным разведением. Отсюда, конечно, нельзя делать вывода, что растения эти выработали специальные приспособления в интересах человека и таким образом сохранили себя от вымирания.

Инициатива исходила от человека, который воспользовался известными особенностями растений и сохранил их, применяя искусственное разведение.

То же самое соображение применимо и по отношению к растениям, опыляемым насекомыми.

В некоторых случаях самоопыление исключается бесплодностью, причины которой могут быть разнообразны. Так, напр., по данным *Иоста* у *Cytisus Laburnum* прорастание пыльцы на рыльце происходит только после его легкого поранения, причиняемого движениями насекомого. В таком случае пыльца, осыпавшаяся из тычинок того же цветка, остается непроросшей. В других случаях собственная пыльца дает недостаточно длинные пыльцевые трубки по сравнению с пыльцой, происходящей от других цветов. По данным *Гильдебранда* бесплодность при опылении собственной пыльцой наблюдается у *Bunias orientalis*, *Sinapis alba*, *Campanula grandis*, *Linaria genistifolia* и др.

Как бы то ни было, если по каким-либо причинам перекрестное опыление не состоится, то происходит самоопыление. У некоторых растений самоопыление является более обычным и более нормальным, чем перекрестное опыление (напр., у гороха, пшеницы и др.).

Наконец, есть растения, у которых все или некоторые цветы вовсе не раскрываются, вследствие чего перекрестное опыление исключается. Это явление носит название *клеистогамии*, а самые цветы называются *клеистогамными*.

Клеистогамные цветы встречаются, напр., у видов *Stellaria*, *Oxalis Acetosella*, *Juncus buffonius* и др.

Нужно заметить, впрочем, что клеистогамия не есть свойство, принадлежащее какой-либо определенной группе растений; напротив, по видимому, она является последствием недостаточного притока углеводов в репродуктивную часть растения. По данным *Мольера* у горчицы при искусственном выращивании ее на минеральных растворах получаются клеистогамные, тогда как на растворах с прибавкой глюкозы, развиваются нормальные (*хазмогамные*) цветы.

Таким образом, в общем можно признать, что наряду с приспособлениями, обеспечивающими перекрестное опыление, в природе не исключается возможность самоопыления, а следовательно, и самооплодотворения у гермафродитных форм. Обычно считается, что перекрестное опыление дает более жизнеспособное потомство; однако, положение это допускает многочисленные исключения и, во всяком случае, не носит абсолютного характера.

Если по каким-либо причинам встреча гамет не произошла, и оплодотворение не состоялось, то гаметы обыкновенно отмирают. Причина

этого явления остается неясной. Не невозможно, что в данном случае играет известную роль самое строение гамет, по крайней мере мужских, у которых, как мы знаем, сильно редуцирована протоплазма.

Что касается женских гамет, то они нередко обнаруживают способность к дальнейшему развитию без оплодотворения. Явление это носит название партеногенезиса. Оно известно у папоротников (*Marsilea*) и у высших цветковых растений (напр., у *Alchemilla*, *Antennaria*, *Wirkstroemia* и др.). У многих из партеногенетически размножающихся видов мужские гаметы вовсе отсутствуют, и партеногенезис стал вполне нормальным явлением.

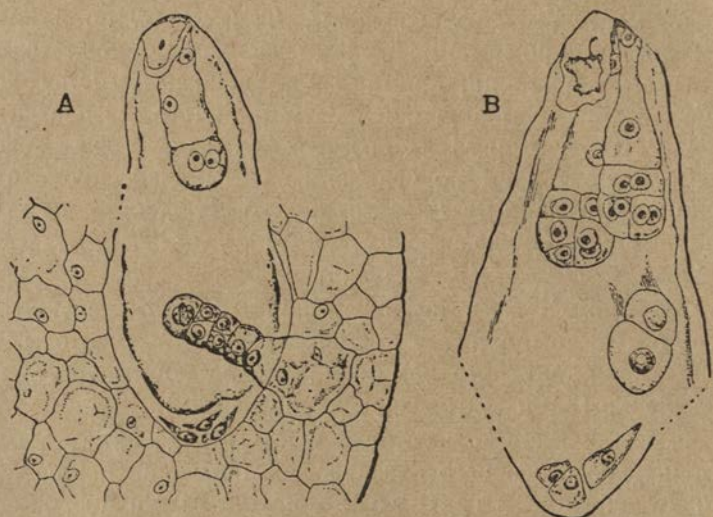


Рис. 375. А—зародышевый мешок *Alchemilla pastoralis*, в котором неоплодотворенная яйцеклетка и одна из клеток ядра семязпочки развиваются в зародыши; увелич. в 145 раз. В—*Alchemilla sericata* — образование двух зародышей: один развивается из неоплодотворенной яйцеклетки, другой из синергиды; увелич. в 210 раз. (По Мурбеку).

Гистологическое исследование показало, однако, что партеногенетически развивающиеся яйцеклетки содержат полное число хромосом и, следовательно, по существу не отличаются от вегетативных зародышей.

Само собою разумеется, что если бы гаметы были способны развиваться самостоятельно, то таким образом утерялся бы весь смысл и необходимость полового акта.

Такое заключение оправдывается образованием добавочных зародышей чисто вегетативного происхождения, наблюдаемое у некоторых растений и известное под названием полиэмбрионии (у *Euponymus*, *Citrus*, *Funkia*, *Caelebogyne* и др.). Добавочные зародыши образуются чисто вегетативным путем из клеток ядра семязпочки и, внедряясь в зародышевый мешок, нередко заглушают и приостанавливают развитие настоящего зародыша, получившегося из оплодотворенного яйца. Иногда зародыши вегетативного типа развиваются из синергид (*Iris*) или антипод

(у *Allium odorum*). Таким путем получают семена с несколькими зародышами, из которых один является настоящим, а остальные вегетативными (рис. 375 и 376).

Образование добавочных зародышей зависит от оплодотворения только в том смысле, что их развитие начинается только после того, как начнет развиваться настоящий зародыш. Но иногда, например, у *Caclebogyne ilicifolia*, *Balanophora elongata*, *B. globosa* добавочные зародыши развиваются без оплодотворения яйца и в таком случае они могут служить причиной ложного партеногенезиса. Нельзя не заметить, впрочем, что термин партеногенезис можно применять в более широком и в более узком смысле. Если под партеногенезисом разумеется только развитие зародыша из неоплодотворенного яйца с гаплоидным числом хромосом, то в таком случае наличие его пришлось бы доказать гистологически и ограничить его применение исключительно гаплоидным поколением. Наличие такого партеногенезиса до настоящего времени нельзя считать строго доказанной, не только для цветковых, но даже и для низших растений.

Все известные случаи партеногенезиса приходится отнести к соматическому партеногенезису по терминологии Винклера, когда развитие зародыша происходит из яйца с диплоидным числом хромосом. Так как такое яйцо принципиально не отличается от обыкновенной соматической клетки, то соматический партеногенезис естественно сближается с апогамией, наблюдаемой у папоротников. Сущность апогамии сводится к тому, что половые органы на заростках заменяются вегетативными зародышами; у *Pteris cretica* и *Nephrodium pseudo-mas* var. *polydactylum* редукция половых органов зашла так далеко, что архегонии вовсе не образуются, и на их месте развиваются вегетативные зародыши.

Соматический партеногенезис и апогамию следует рассматривать как переход от полового размножения к вегетативному, который может совершаться под влиянием внешних условий и который по существу относится к неправильностям развития. К этой же категории явлений относится и аспория, когда вместо спор на спорофилле образуются заростки (например, у *Athyrium*, *Aspidium*) или когда настоящий археспорий редуцируется в семяпочке и на его месте формируется добавочный зародышный мешок из вегетативной клетки без редукции хромосом (например, у *Hieracium*).



Рис. 376. Образование вегетативных зародышей почкованием в морфологическом ядре (nucellus) семязачатка у *Funkia ovata* (*Hosta coerulea*); *n*—ядро семязачатка, клетки которого у верхушки готовятся к заложению придаточных зародышей (*ae*), *S*—сервиды, *E*—зародыш, происшедший половым путем из яйцеклетки, *ii*—внутренний покров семязачатка.

Подчеркиваем еще раз, что если бы гаметы были способны развиваться самостоятельно, то таким образом утерялся бы весь смысл и необходимость полового акта.



Рис. 377. Крылатое семя *Vignonia mucronata*, в натуральную величину.

Поэтому отсутствие способности у гамет к самостоятельному развитию нужно считать специальным приспособлением в интересах полового акта, т. е. слияния гамет. Помимо внесения определенных форменных



Рис. 378. Слева 1—цветок *Proboscidea fragrans*, 2—плод *Proboscidea Jussieui* после сгнивания мягкой части околоплодника, из сем. Martyniaceae. Ест. велич. Направо — плод *Naupagorphyton procumbens* из сем. Pedaliaceae. Ест. велич. (По Веттштейну).

элементов, сперматозоид оказывает также определенное химическое воздействие на яйцеклетку, побуждающее последнюю к развитию.

С момента оплодотворения и начала развития зародыша в цветке происходит ряд постфлоральных явлений, а именно опадение венчика, столбика, нередко также чашечки и развитие завязи, которая превраща-

ется в околоплодник. Следует заметить, однако, что эти явления вызываются иногда только одним опылением, а иногда наступают даже и в цветах, оставшихся неопыленными. В последнем случае получаются плоды, лишенные семян, и образование таких плодов носит название партенокарпии. Как уже замечено выше, у семянных растений развитие зародыша останавливается на известной стадии развития, и семя или



Рис. 379. Выбрасывание семян у бешеного огурца (*Ecballium elaterium*).



Рис. 380. *Kandelia Rheedii*. Проросток своим мощным зародышевым корнем пробил самый плод, из которого он, освобождаясь еще на дереве, падает и вонзается в пл. $\frac{3}{4}$ ест. вел. (Из Schimper'a, Pflanzengeographie).

плод с семенами отделяется от материнского растения. Само собою разумеется, что в интересах широкого распространения потомства производящего растения весьма важно, чтобы семена и плоды рассеивались и переносились на новые места.

В разнесении семян и плодов растений принимают участие водные потоки, морские и воздушные течения и животные.

У водных растений плоды нередко заключают большие воздухоносные пространства, которые, уменьшая удельный вес плода, способствуют более или менее продолжительному плаванью его. У *Sagittaria sagittifolia* плоды, созревающие на стеблях над водой, имеют несмачивающуюся водой блестящую поверхность и остаются в плавающем состоянии довольно долгое время. Плавающими плодами обладают также многие сухопутные растения, растущие по берегам вод. Морские течения нередко уносят плоды на

весьма далекие расстояния. Кокосовая пальма, например, благодаря способности своих плодов выдерживать долгое плавание, распространилась по морским побережьям всего тропического пояса. Некоторые ученые, впрочем, утверждают, что кокосовые орехи после долгого пребывания в морской воде не прорастают: не возможно поэтому, что роль морских течений, по крайней мере в распространении кокосовой пальмы, сильно преувеличена.



Рис. 381. Самозарывание плодов в землю. 1 и 2—плоды *Stipa pennata* — ковыля, 3 и 4—плоды *Erodium cicutarium* — аистника. (По Кернеру).

Для многих сухопутных растений огромное значение имеет ветер и воздушные течения вообще. Особенно легко рассеиваются ветрами мелкие семена орхидных, вересковых, первоцветных, пасленовых и др. У многих из представителей этих групп растений вес семян колеблется от 0.07 mlgr. до 0.002 mlgr.

Мелкость семян можно рассматривать как приспособление к переносу их воздушными течениями. У более крупных плодов и семян весьма нередки специальные летательные аппараты, конструкция которых весьма разнообразна (рис. 377). Наряду с тонкими пластинками, играющими роль крыльев, мы встречаем здесь также весьма совершенные, построенные из волосков парашюты (весьма распространенные, напр., у сложноцветных).

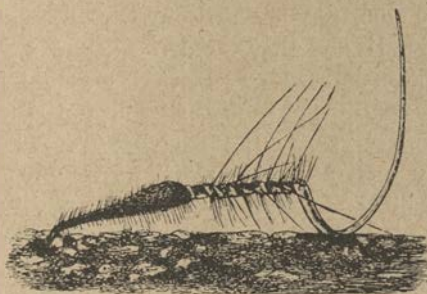


Рис. 383. Самозарывающийся плод *Pelargonium*.



Рис. 382. Дробный плодик *Erodium gruinum*; А—в сухом состоянии, закрутившись, В—во влажном состоянии, выпрямившись.



Рис. 384. Китайские орехи (*Arachis hypogaea*).

Что касается рассеивания семян и плодов при посредстве животных, то оно достигается весьма разнообразными способами.

Весьма распространены приспособления в форме различных прицепков, при помощи которых плод укрепляется на теле животного и переносится последним на значительное расстояние (рис. 378). Реже встречается способ прикрепления при помощи слизистых клеящих веществ. Так, напр., у бешеного огурца (*Ecballium elaterium*) созревшие плоды при при-

косновении с силою выбрасывают семена, покрытые слизью, при помощи которой они удерживаются на теле животного (рис. 379).

Весьма распространен также способ рассеивания семян через посредство птиц, пожирающих ягодообразные плоды; в этих случаях семена часто проходят через пищеварительный канал животного, не теряя способности к дальнейшему развитию.

Наконец, у некоторых растений встречается любопытное приспособление к зарыванию плодов в землю. Само собою разумеется, что этот способ сильно ограничивает распространение семян, но вместе с тем обеспечивает растение от потерь посевного материала, неизбежно сопряженных с переносом семян на более или менее далекое расстояние (рис. 380, 381, 382 и 383).

Зарывание плодов в землю известно под названием геокарпии. У геокарпных растений цветы развиваются над землей, и зарывание плодов происходит после оплодотворения яйцеклетки, при чем плодоножки изгибаются и врастают в землю.

Типичным примером геокарпных растений может служить земляной орех (*Arachis hypogaea*, рис. 384).

Любопытно, что в некоторых, правда, редких случаях наблюдается два сорта плодов у одного и того же растения. Одни плоды получаются из обыкновенных хазмогамных цветов и семена их рассеиваются ветром или животными, между тем, как другие развиваются из клейстогамных цветов и зарываются в землю. Растения, дающие подобные разнородные плоды, называются амфикарпными, а само явление амфикарпией. Примером амфикарпных растений могут служить *Oxalis acetosella*, *Cardamine chenopodiofolia*, *Vicia angustifolia* var. *amphicarpa*.

Нельзя не заметить, что биология размножения растения вообще весьма слабо разработана экспериментально. До настоящего времени мы вынуждены довольствоваться, главным образом, описательной стороной весьма многочисленных и разнообразных явлений, стоящих в прямом или косвенном отношении к процессу размножения.

В общем нельзя не признать, что вмешательство животных в процесс опыления, а также рассеивания семян и плодов растений имело чрезвычайно важные последствия как для сохранения различных форм, так и для их распространения по поверхности земли. Нам, однако, до сих пор остается неясной роль самих растений в их взаимоотношениях с животными и в особенности в выработке тех специальных приспособлений, которые как бы заранее были рассчитаны на определенное вмешательство животного.

Литература.

1. О размножении и половом акте.

А x e l l, S. Om anordningarna för fanerogama växternas befruktning. Stockholm, 1896.

В а т а л и н, А. Kleistogamische Blüten bei Caryophyllen. (Acta Horti Petropolitani V. V. 1878.)

- Bonnier, G. Les nectaires. Paris. 1879.
- Беляев. (Труды Имп. Спб. О-ва Ест. XXII; 1892.)
- Belajeff. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. IX; 1891. XI; 1893.)
- Бородин, И. П. Курс анатомии растений. 4-е изд. 1910.
— Процесс оплодотворения в растительном царстве. Спб. 1898.
- Braun, Al. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur etc. 1849—50.
- Brefeld. Schimmelpilze. 1872.
- Burck. Darwin's Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blütenbiologie. (Rec. de travaux botan. néerlandais. 1907.)
- Camerarius, R. J. Ueber das Geschlecht der Pflanzen. Ostwald's Klassiker d. exact. Wiss. 105.
— Opusculi botanici argumenti. Pragae. 1797.
- Coulter, J. M. The endosperm of Angiosperms. (Bot. Gaz. LI; 1911.)
- Coulter, J. M. and Chamberlain, Ch. J. Morphologie of Spermatophytes. New York. 1901 & 1903.
- Дарвин, Ч. Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми. (Перев. И. Петровского. Иллюстрир. собрание соч. Т. IV. Москва. Изд. Ю. Ленковского).
- Delpino, F. Ueber die Dichogamie im Pflanzenreiche. Glochau. 1871.
— Ulteriori osservazione sulla dicogamia nel regno vegetale. Milano. 1868, 1869, 1870 & 1875. (Atti della Soc. Ital. delle Sci. V. XI; XII.)
- Eichler, A. W. Blüthendiagramme. Leipzig. 1875. 1878.
- Ewert, R. Die Partenokarpie oder Jungfernfrüchtigkeit und ihre Bedeutung für den Obstbau. Berlin. 1907.
- Fischer, H. Belichtung und Blütenfarbe. (Flora. 1908.)
— Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Breslau. 1890.
- Fitting, H. (Zeitschr. f. Botanik. I, 1909. II, 1910.)
- Fitting, H. Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. (Jahrb. f. wiss. Botanik. 1911.)
- Gärtner, C. F. Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse etc. Stuttgart. 1844.
— Versuche und Beobachtungen über Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart. 1849.
- Giltay. Ueber die Bedeutung der Krone bei den Blüten und das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. (Jahrb. für wiss. Botan. 1904—1906.)
- Goebel, K. Organographie der Pflanzen. Jena. 1898—1901.
- Горожаненн. О корпскулах и половом процессе у голосемянных растений. Москва. 1880.
- Guignard, L. Nouvelles études sur la fécondation. (Ann. d. Sc. nat. Botan. VII-e Série. XIV; 1891.)
- Günthart. Blütenbiologische Untersuchungen. (Flora. 1904.)
- Heuser. Praxis und Theorie der Befruchtungslehre. Jena. 1899.
- Hildebrand. Oeffnen und Schließen der Blüten. (Naturw. Wochenschr. 1908.)
- Hirasé, S. Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgebiloba. (Botan. Centralbl. LXIX; 1897. Journ. Univ. Tokyo. VIII. 1895. XII. 1898.)

- Hofmeister. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Koniferen. 1851.
- Hubb, H. A. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Zürich. 1906.
- Ikeno, S. (Botan. Centralbl. LXIX; 1897.)
- Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung bei *Cycas renolata*. (Pringsheim's Jahrbüch. für wiss. Botan. XXXII; 1898.)
- Jost. Ueber die Selbststerilität einiger Blüten. (Bot. Ztg. 1907.)
- Керне фон Марилаун, А. Жизнь растений. Перев. А. Пенколя и В. Трапшеля под ред. Н. П. Бородина. II. СПб. 1900.
- Kirchner, O. Flora von Stuttgart. 1888.
- Kirchner, O. Blumen und Insekten. Leipzig. 1911.
- Klebs, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. 1896.
- Kölrüeter, J. G. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Karlsruhe. 1761—66. (Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften. Leipzig. 1893. No. 41.)
- Knuth. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. 1898—1899. (Указатель литературы.)
- Lang, W. H. On Apogamy and the Development of Sporangia upon Fern Prothalli. (Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. Ser. B. v. 190. 1898. Ann. of Botan. XI; 1897. XIX; 1900.)
- Lidforß, B. Ueber den Chemotropismus der Pollenschläuche. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1899.)
- Löw, E. Blütenbiologische Floristik. Stuttgart. 1894.
- Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage. Berlin. 1905.
- Lubbock. British wild Flowers in relation to Insects. London. 1875.
- Ludwig, Fr. Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart. 1895.
- MacLeod. De Pyreneeënbloemen en hare bevruchting door Insecten. Gent. 1891.
- Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte von Vlanderen. Gent. 1893—94.
- Miyoshi. Ueber Reizbewegungen der Pollenschläuche. (Flora. LXXXVIII; 1894.)
- Möbius, M. Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena. 1897.
- Mottier. Fecondation in Plants. 1904.
- Müller, H. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig. 1873.
- Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig. 1881.
- Alpenblumen. Leipzig. 1881.
- Навашин, С. Г. (Bull. Acad. St. Pétersb. V-e Sér. IX; 1898.)
- Зап. Киевск. Об-ва Ест. XX; 1909. XXI; 1910.
- Neger, Fr. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart. 1913.

- Nemec, B. Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin. 1910.
- Plateau. Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les plantes. (Mém. Soc. zool. de France. 1899.)
- Riley, C. V. The Yucca moth and Yucca pollination. (3-d Ann. rep. Missouri Botan. Gardens for 1891. St. Louis. 1892.)
- Ritzerow. Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. (Flora. 1908.)
- Shibata. Untersuchungen über die Chemotaxis der Pteridophyten. (Jahrbüch. für wiss. Botan. 1911.)
- Schultz, Aug. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. Kassel. I. 1888. II. 1890.
- Strasburger, E. Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmosporen. (Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. XII; 1878.)
- Strasburger, E. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. Jena. 1884.
- Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl etc. (Biolog. Centralblatt. XIV; 1894.)
- Befruchtung und Zelltheilung. Jena. 1874.
- Ueber Reduktionstheilung. Jena. 1900.
- (Jahrbüch. f. wiss. Botan. 1908.)
- Die stofflichen Grundlagen der Vererbung. 1905.
- Angiospermen und Gymnospermen. Jena. 1879.
- Tischler, G. Ueber die Entwicklung der Samenlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. LII. 1913.)
- Wallace, A. R. Island life. London. 1892.
- Webber, J. H. Spermatogenesis and fecondation of Zamia. Washington. 1901. (Botan. Gaz. XXIII & XXIV; 1897.)
- Winkler, H. Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. (Progr. rei Botanicae; II; 1908.)
- Wilson, Edm. The Cell in Developpment and Inheritance. New York. 1900.
- Вуйцицкий. Оплодотворение у хвойных. Варшава. 1899.

2. О наследственности.

- Baur, E. Einführung in die experimentale Vererbungslehre. 2-e Aufl. Berlin. 1914.
- Баур, Э. Введение в экспериментальное изучение наследственности. (Изд. Бюро по прикл. ботанике. Перев. И. И. Мищенко. СПб. 1913.)
- Bateson, W. The progress of Genetics since the rtdiscovery of Mendels papers. (Progressus rei botanicae. I. 1906.)
- Problems of Genetics. London. 1913.
- Bateson, W. Mendels Principles of Heredity. Cambridge. 1913.
- Blaringhem, L. Mutation et traumatismes. Paris. 1908.
- Les transformations brusques des êtres vivants. Paris. 1911.
- Castle, W. E., Coulter, J. M., Davenport, C. B., East, E. M. and Tower, W. L. Heredity and Eugenics. London. 1912.
- Correns, C. Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Berlin und Leipzig. 1907.

- Correns-Goldschmidt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin. 1913.
- Fick, R. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypotesen. Bastardregeln. Wiesbaden. 1907.
- Focke, W. O. Die Pflanzenmischlinge. Berlin. 1881.
- Fruwirth, C. Die Entwicklung der Auslesevorgänge bei den landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. (Progressus rei botanicae. III. Jena. 1909.)
- Galton, Fr. Natural Inheritance. London. 1889.
- Gärtner, C. F. v. Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart. 1849.
- Гольдшмидт, Р. Основы учения о наследственности. Перев. П. Ю. Шмидта СПб. 1913.
- Goldschmidt, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2 Aufl. Leipzig. 1913.
- Haescker, V. Allgemeine Vererbungslehre. 2-e Aufl. Braunschweig. 1913.
- Johannsen, W. Elemente der exacten Erblchkeitslehre. 2-e Aufl. Jena. 1913.
- ✕ Коррене, К. Новые законы наследственности. Москва. 1913.
- Lock, R. H. Heredity and Sex. New York. 1913.
- MacDougal, D. T. Heredity and the Origin of Species. Chicago. 1905.
- Mendel, Gregor Johann. Versuche über Pflanzen-Hybriden. (Verh. Naturf. Verein in Brünn. X. 1865. Flora. 1911. Ostwald's Klassiker der exakten Wiss. No. 121. Leipzig. 1901.)
- Навашин, С. Г. Гетеро- и идиохромозомы растительного ядра. (Изв. Имп. Акад. Наук. 1915.)
- Plate, L. Vererbungslehre. Leipzig. 1913.
- Semon, R. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. Leipzig. 1912.
- Strasburger, E. Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reiche. Jena. 1905.
- Chromosomenzahl. (Flora. C. 1910.)
- ✕ Флишченко, Ю. А. Наследственность. Изд. Природа. Москва. 1917.
- Weismann, A. Das Keimplasma. Jena. 1892.
- Winkler, H. Untersuchungen über Pfropfbastarde. Jena. 1912.

Периодические издания.

- Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Berlin.
- Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. Berlin.
- Journal of Genetics. Cambridge.
- The Journal of Heredity. Washington.

3. Распространение спор, семян и плодов.

- Birger. Ueber endozoische Samenverbreitung durch Vögel. (Svensk. Botan. Tidskr. 1907.)
- Buller. Researches on fungie. New York. 1909.
- Dingler. Die Bewegungen der pflanzlichen Flugorgane. München. 1899.

- Eichholz. Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung der Samen und Früchte dienender Bewegungserscheinungen. (Jahrbüch. für wiss. Botan. 1886.)
- Ernst. Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau. (Vierteljahresschr. d. naturf. Ges. Zürich. 1907.)
- Falck. Die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten etc. (Cohn's Beitr. z. Biol. der Pflanz. 1904.)
- Göebel. Sporenausstreuung durch Regentropfen. (Flora. 1896.)
- Hildebrandt. Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig. 1873.
- Huth. Die Kletterpflanzen. (Biblioth. botan. 1887.)
- Кернер фон Марилаун, А. Жизнь растений. Перев. А. Генкеля и В. Траншеля под ред. И. П. Бородина. II. СПб. 1900.
- Ludwig. Lehrbuch der Biologie. 1896.
- Massart. La dessimination des plantes alpines. (Bull. Soc. Botan. Belg. 1898.)
- Neger, Fr. Biologie der Pflanzen. Stuttgart. 1913.
- Reiche. Pflanzenverbreitung in Chile. 1908.
- Sernander, R. Den skandinaviska vegetationens Spridning biologi. Berlin u. Upsala. 1901.
- Sernander, R. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmecochoren. Upsala. 1906.
- Steinbrink. Fruchtgehäuse, die ihre Samen infolge von Benetzung freilegen. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. 1883.)
- Vogler. Verbreitungseinrichtungen der schweizerischen Alpenpflanzen. (Flora. 1901.)
- Еленкин, А. А. Кочующие лишайники. (Известия Имп. Бот. Сада. СПб. 1901.)

ОТДЕЛ XIII.

История развития растительного организма (эмбриология).

ГЛАВА XLV.

Общее понятие о развитии организма. Цикл развития и стадии развития. Внешние черты развития у одноклеточных растений. Состояние покоя. Постоянство внешней формы. Внутренние формообразующие факторы. Взаимоотношение между ростом и формообразованием у низших растений.

В предшествующих главах мы дали очерк жизнедеятельности растительного организма, как некоторого индивидуума, заключающего в себе вполне определенные черты особого внутреннего строения или организации. Мы принимали эту организацию как нечто данное в готовом виде.

Теперь нам предстоит рассмотреть те динамические процессы, которые определяют развитие организма и формирование доступных нашему наблюдению черт строения.

Изучение этих процессов составляет предмет особой отрасли ботаники, известной под названием эмбриологии или истории развития.

Жизнь организма проявляется не только в простом накоплении органической массы путем определенного обмена веществ с окружающей средой, но и в непрерывной постройке индивидуума по заранее предначертанному плану.

Различные формы растений поражают нас своим разнообразием; однако, для каждой формы существует ряд вполне постоянных внешних черт или признаков, по которым мы легко можем отличить ее от других. Как ни разнообразны могут быть в отдельных случаях деревья дуба или березы, однако, мы легко определяем, которое из деревьев принадлежит дубу и которое березе.

В основе такого постоянства внешних черт или внешних признаков без сомнения лежит постоянство в организации протоплазмы, передающейся по наследству. Мы знаем, что при всяком делении клетки наследственные зачатки (и д и о п л а з м а) с большою точностью распределяются между дочерними клетками. На первый взгляд может показаться, что этого вполне достаточно для того, чтобы объяснить непрерывное сохранение черт данной формы. Но построение индивидуума включает в себе

не только умножение числа клеток; у многоклеточных форм оно совершается путем определенной дифференцировки, которая приводит к тому, что первоначально однообразные эмбриональные клетки принимают весьма разнообразную форму, группируются в определенные ткани и органы. На сцену выступает новый фактор, который из однообразного материала эмбриональных и в силу наследственности однозначных клеток создает некоторое гармоничное разнообразие, путем подавления одних наследственных зачатков и усиления деятельности других.

Мы ничего не знаем о природе этого фактора и потому нам приходится ограничиваться лишь рассмотрением чисто фактических данных о самом порядке развития индивидуума и о внутренних соотношениях его органов.

С чисто внешней стороны развитие индивидуума сводится к непрерывному изменению формы, которое сопровождается определенными внутренними изменениями в соотношениях различных частей.

Жизнь каждой породы растения по существу является непрерывным повторением в появлении и исчезновении индивидуумов, следующих друг за другом непрерывной цепью. Именно по этой причине жизнь каждого индивидуума имеет два кардинальных пункта, начало и конец, которые и ограничивают полный цикл развития индивидуума.

В пределах полного цикла развития мы можем различать отдельные фазы или стадии развития.

Для характеристики стадий чаще всего употребляют термины: молодая, взрослая, старческая. Так как развитие представляет собою процесс непрерывного изменения, то установить резкие границы между отдельными стадиями совершенно невозможно. Поэтому на практике обыкновенно характеризуют отдельные стадии какими-либо внешними, легко бросающимися в глаза, признаками, не заботясь о точном разграничении одной стадии от другой.

Обычно молодую стадию характеризуют как стадию вегетативного роста, когда организм увеличивает общее количество органической массы в своем теле.

Стадию взрослую или зрелую определяют как такую фазу в развитии организма, когда он приступает к размножению.

Труднее всего дать определение старческой стадии: быть может потеря способности к размножению является наиболее резким внешним признаком, характеризующим переход взрослого состояния в старчество.

Нельзя не заметить, однако, что эта терминология мало приложима к развитию растения, так как она выработалась, главным образом, из наблюдений над развитием высших животных.

Существенным отличием развития высшего растения является непрерывность вегетативного роста, связанная с непрерывным новообразованием основных органов, корня, стебля и листа.

Проследим для примера историю развития сенной палочки или сенного бацилла, *Bacillus subtilis* (рис. 385 и 386).

В то время как животное, достигнув стадии зрелости, приобретает законченную внешнюю форму и сохраняет очаги эмбриональной ткани

только в половых железах, у растения эмбриональная ткань находится в состоянии непрерывной деятельности всю жизнь в точках роста стебля и корня, а также в зонах роста промежуточных, куда относится, напр., камбиальный слой.

Благодаря деятельности точек роста, растение никогда не достигает строго законченной формы: до самой смерти очертания растения меняются и изменения эти не поддаются точному определению, не могут быть заранее предсказаны, так как в основе их лежит отмирание одних органов и образование новых, заменяющих старые.

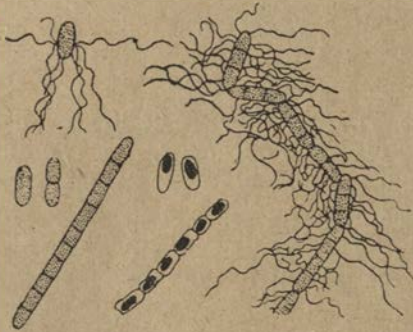


Рис. 385. *Bac. subtilis*. Различные стадии развития. Увелич. 1500.

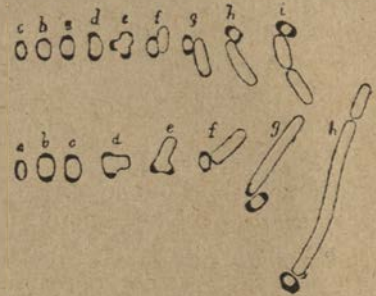


Рис. 386. Прорастание споры у *Bacillus subtilis*. Разрыв оболочки сбоку; *a—h* — последовательные стадии. Увелич. в 1020 раз. (По Пражмовскому).

Деятельность вегетативной эмбриональной ткани накладывает на растение отпечаток вечной юности и потому к растению неприменимо или почти неприменимо понятие о старческой стадии, по крайней мере в том смысле, как оно сложилось в применении к животным. Поэтому эмбриология растений нуждается в своей особой номенклатуре, более отвечающей всей природе растения и динамике процессов его развития.

У простейших одноклеточных растительных организмов, напр., у бактерий, полный цикл развития складывается из двух стадий: стадии вегетативного роста и стадии размножения. В этом чрезвычайно простом цикле преобладающее значение получает стадия вегетативного роста, которая является и наиболее продолжительной; стадия же размножения, а именно, деление клетки, совершается весьма быстро.

Существует не мало бактерий, у которых этот цикл развития повторяется непрерывно из поколения в поколение. У многих видов, однако, развитие усложняется образованием спор.

Сенная палочка представляет собой палочковидную подвижную бактерию, снабженную многочисленными ресничками в качестве органов движения.

При благоприятных условиях развития в отваре сена вегетативный рост протекает весьма быстро и уже через 30—40 минут палочка делится

на две поперечной перегородкой; затем следуют еще несколько делений, и в конце концов получается цепочка из 6 клеток, которая распадается на отдельные подвижные клетки.

Этот нормальный цикл развития может продолжаться неопределенное время. Затем образовавшаяся из одной клетки цепочка теряет жгутики и внутри каждой клетки образует по одной споре. Весь процесс спорообразования сводится к тому, что живое содержимое клетки сжимается и на его поверхности отлагается новая более толстая и прочная оболочка.

Споры оказываются весьма устойчивыми против внешних неблагоприятных для нормального развития влияний среды: они отлично выносят засуху и не умирают даже в кипящей воде. На стадии споры нормальная жизнедеятельность прекращается, жизнь как бы замирает и потому спору можно рассматривать как внешнее выражение особой стадии развития, именно стадии покоя.

Попадая в благоприятные условия для нормального развития, спора прорастает, при чем оболочка споры разрывается и из нее выходит молодой проросток, покрытый нежной оболочкой. Происходит ли здесь простой механический разрыв оболочки споры вследствие набухания содержимого или она растворяется особым энзимом, в точности неизвестно. Весь процесс прорастания длится 4—5 часов, после чего молодая клетка покрывается ресничками и приобретает вид обыкновенной сенной палочки.

Исследования показали, что у бактерий, нормально образующих споры, можно время от времени подавить споруляцию частыми пересевами на свежие питательные среды; что образованию спор обычно благоприятствуют истощение питательной среды, накопление в ней вредных выделений бактерий, неподходящая температура, недостаток влаги и т. п. неблагоприятные для нормального роста условия. Все эти данные ясно говорят за то, что споруляция вовсе не есть органически необходимая стадия развития; ее следует рассматривать как защитное приспособление, выработанное организмом для сохранения жизни при наступлении неблагоприятных внешних условий.

Это защитное приспособление вместе с тем у целого ряда бактерий сделалось наследственным и вошло в ритм развития. Во всяком случае образование спор требует вполне определенной перемены во внешних условиях и потому эта стадия легко может быть отграничена от вегетативного роста и деления клеток.

С биологической точки зрения спорообразование необычайно повышает устойчивость организма. Благодаря малому содержанию воды и слабой проницаемости оболочки, споры бактерий являются наиболее устойчивыми образованиями во всем организованном мире.

Они выдерживают кипячение в воде в течение нескольких часов и действие сухого пара до 120—140° С. Зрелая спора может в течение десятков лет сохранять свою жизнеспособность; поэтому понятно, что, благодаря спорообразованию, бактерии могут распространяться на очень далекие расстояния воздушными течениями.

Стадии вегетативного роста и деления клеток по физиологическим условиям мало отличаются; однако, и здесь наблюдается некоторое отличие, так как деление может наступать скорее или медленнее, в зависимости от условий питательной среды. Так, напр., при выращивании тифозной палочки (*Bacillus typhi*) на желатине вследствие замедленного деления получаются клетки в три раза длиннее, чем при выращивании на агаре.

У некоторых бактерий (напр., у *Bacillus Bütchlii*) перед спорообразованием наблюдается слияние двух клеток-сестер, каковое слияние некоторые ученые считают за первичную форму полового акта (рис. 387).

В этом случае спорообразование входит в цикл стадий органического развития, по крайней мере постольку, поскольку слияние клеток перед образованием споры вызывается органической необходимостью.

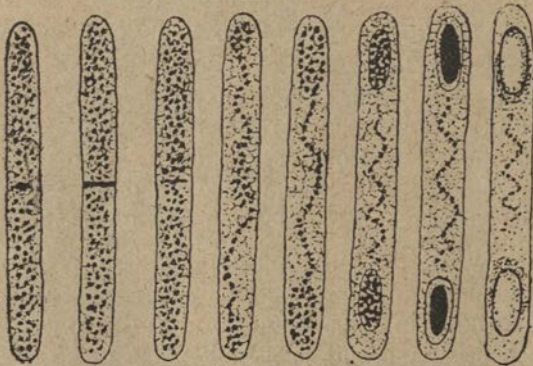


Рис. 387. *Bacillus Bütchlii*. Образование спор с предшествующим ему началом полового процесса. Сначала происходит обособление двух клеток, которые затем снова сливаются, давая в конце концов две споры. (По Омелянскому).

Таким образом, уже у простейших одноклеточных растительных организмов намечаются три главных момента, определяющих общий порядок и характер стадий развития растения: 1) рост индивидуума, 2) размножение и 3) состояние покоя.

В конечном итоге все эти моменты можно рассматривать, как приспособление индивидуальности живой материи к условиям среды. Выше мы уже имели случаи указывать,

что рост живой материи ограничивается проведенным в ней принципом индивидуальности. Размеры индивидуума по неизвестной для нас причине ограничены, точно также, как ограниченной для него является и продолжительность жизни. Отсюда естественно вытекает необходимость постоянного умножения очагов вегетативного роста, т. е. необходимость размножения, и с ним известной ритмичности в истории развития.

Что касается состояния покоя, то оно является прямым приспособлением к внешним условиям, но приспособлением вторичного характера; вхождение его в ритм развития наравне со стадиями роста и размножения возможно лишь путем необходимой периодичности в смене условий, вызывающих состояние покоя. У простейших одноклеточных растительных организмов, какими являются бактерии, стадия эта только намечается в качестве биологического приспособления, но еще не вполне входит в круг периодических стадий органического развития.

Если мы перейдем теперь к простейшим зеленым водорослям из группы одноклетных и возьмем в качестве образца уже знакомых нам представителей из рода *Chlamydomonas*, то найдем усложнение цикла развития, вносимое актом полового размножения. За стадией роста у *Chlamydomonas*, как и у бактерий, следует стадия размножения бесполого, которое сводится к образованию голых зооспор; последние, увеличиваясь в размерах и образуя оболочку, превращаются в взрослые особи.

Наряду с этим примитивным циклом развития наблюдается параллельный ему, основанный на половом акте. Вместо зооспор, взрослая особь дает путем последовательных делений гаметы числом от 8 до 64, которые конулируют попарно и дают зиготы. Последние затем прорастают и каждая из них дает новую особь.

Особая стадия покоя здесь морфологически исключена, но зато она осуществляется в стадии зиготы, которая может перезимовать или пережить засуху.

У *Chlamydomonas* мы можем различать в полном цикле развития два поколения: бесполое и половое. Но эти поколения еще не находятся в тесной связи друг с другом, и смена одного поколения другим еще не следует правильному и определенному ритму.

Будучи одноклеточными организмами, бактерии дают нам картину простейших форм; клетки их бывают шаровидными, цилиндрическими и нитевидными или спирально-изогнутыми. Здесь, следовательно, мы имеем в сущности комбинацию двух основных геометрических фигур: шара и цилиндра.

Без сомнения, шаровидная форма является наиболее примитивной, так как она может получиться лишь при равномерном росте во всех направлениях. Цилиндрическая форма легко выводится из шаровидной, если рост в направлении одного диаметра шара будет совершаться быстрее, чем в направлении диаметра перпендикулярного к нему. Действительно, среди бактерий можно найти всевозможные переходы от тупого шара к более или менее удлинённому цилиндру. Спирально изогнутые формы в свою очередь легко выводятся из простых цилиндрических, если представить себе, что рост в направлении оси цилиндра совершается на разных его сторонах неравномерно; при этом сначала получаются просто изогнутые палочки, которые принимают затем форму более или менее крутых спиралей.

Таким образом, те многочисленные, но в основе простые вариации формы клетки, которые мы наблюдаем у бактерий, легко объясняются по схеме неравномерного роста различных частей простейшей шаровидной формы.

Но если мы спросим себя, что же лежит в основании этих вариаций формы, что именно вызывает неравномерный рост при образовании цилиндра из шара, то на этот вопрос ответа не найдем. Мы вынуждены сделать предположение, что в основе формы лежит внутренняя недоступная нашему наблюдению организация клетки, которая строит пространственную форму клетки в силу определенного расположения отдельных частиц

протоплазмы. Односторонний рост, благоприятствующий образованию цилиндрической клетки, быть может обуславливается формой тех недоступных нашему наблюдению частиц протоплазмы, которые могут при росте откладываться только определенным порядком. Во всяком случае не подлежит сомнению, что у бактерий внешняя форма именно в силу своей крайней простоты не может служить достаточной характеристикой вида или расы; поэтому бактериологи часто прибегают к целому ряду физиологических признаков для установления отличий между органи-

змами, по форме не отличимыми или чрезвычайно трудно отличимыми друг от друга.

Кроме того, наблюдение показывает, что форма непостоянна в пределах одного вида или расы; именно она изменяется вместе с изменением условий развития. Вначале на это обстоятельство обращали очень большое внимание, так как полагали, что бактерии представляют собой очень удобные объекты для

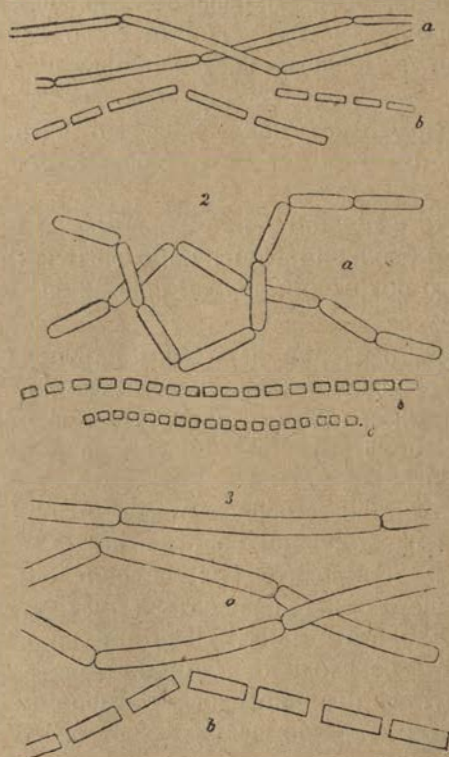


Рис. 388. Изменение формы *Bacillus subtilis* при различных условиях культивирования. Увеличено в 4000 раз. (По Бухнеру).



Рис. 389. *Bacterium Pasteurianum*; палочки из суточной разводки в пиве. Увеличено в 1000 раз. (По Ганзену).

изучения изменчивости организмов. Но на самом деле изменчивость формы бактерий вовсе не столь значительна, а лишь более заметна при наблюдении. Достаточно, напр., какой-либо палочковидной бактерии, вроде видов *Proteus*, удлинить клетку на не очень значительную величину, чтобы это изменение сразу бросилось в глаза. Между тем у высших растений даже значительным колебаниям в росте мы не придаем никакого значения.

Но если даже отрешиться от обычных вариаций в форме в пределах одной какой-либо расы бактерий, то все же у них мы находим чрезвы-

чайно ясные отклонения от нормальной формы под влиянием, напр., ядов, высокой температуры и вообще факторов, нарушающих нормальное течение роста. Получаемые таким образом формы носят название и н в о л ю ц и о н н ы х. Установить прямую связь между влиянием определенного фактора среды и определенной же формой бактерии до сих пор не удалось (рис. 388, 389, 390 и 391).

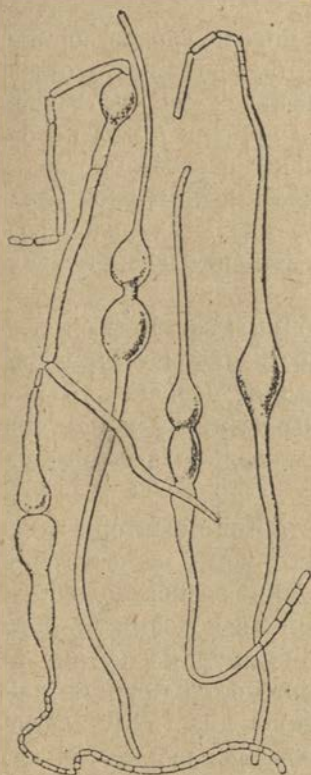


Рис. 390. *Bacterium Pasteurianum*; инволюционные формы при температуре в $40-40,5^{\circ}$ Ц. при увеличении в 1000 раз. (По Ганзену).

Микробиологи различают два типа инволюции: прогрессивную, выражающуюся в увеличении размеров клетки, и регрессивную, при которой клетки уменьшаются. Не подлежит сомнению, что в основе инволюции лежит определенное нарушение нормальной внутренней организации протоплазмы, так как микробы не только изменяют свою форму, но и теряют некоторые свои физиологические свойства. Так, напр., нередко теряется способность к делению, к движению, к образованию спор, а также способность производить определенные химические превращения веществ. Последнее особенно ясно выступает у патогенных бактерий, которые теряют свои патогенные свойства. Все эти факты могут служить нам указанием, что между внутренней организацией протоплазмы и формой клетки существует очень определенная тесная связь, вследствие чего нарушение внутреннего строения, еще не приводящее к смерти, уже отражается на внешней форме.

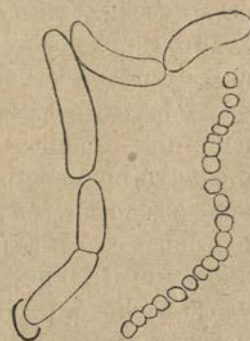


Рис. 391. Инволюционные формы бактерии *Bacillus luteus*; слева здоровые палочки, справа инволюция их. (По Гарбовскому).

По мере усложнения организации связь эта еще более закрепляется и мы получаем возможность точно определять вид организма по одной его внешней форме. Так, напр., виды *Chlamydomonas*, имея в общем довольно простую овальную форму тела, в то же время по контурам его и по форме расположения внутренних частей клетки хорошо отличаются друг от друга.

Еще более резко выступает удивительное постоянство внешней формы клетки у одноклеточных панцирных водорослей, к которым относятся перидинеи и диатомеи.

Мало того, что у этих организмов оболочка является составленной из отдельных частей, образующих панцирь, все мельчайшие подробности неравномерного утолщения этой оболочки с необыкновенной точностью и постоянством сохраняются из поколения в поколение у каждого вида. Точность передачи формы в данном случае настолько велика, что нередко достаточно небольшого куска панциря для установления, к какому виду перидинеи или диатомеи он принадлежит.

Если для объяснения формы бактерий мы можем удовлетвориться сравнительно простой схемой неравномерности в быстроте роста отдельных частей клетки, то для перидинеи и диатомеи эта схема чрезвычайно усложняется. Здесь мы вынуждены прибегнуть к помощи особого ф о р м о о б р а з у ю щ е г о ф а к т о р а, который ближайшим образом определяет не только направление роста отдельных частей клетки, но и окончательную форму этих частей, столь разнообразных у отдельных видов водоросли, сплошь и рядом живущих вместе при идентичных внешних условиях.

При некоторой натяжке это разнообразие формы можно бы свести к разнообразию в форме частиц протоплазмы и построить механику формообразования сходную с механикой кристаллизации. Никаких, однако, фактических данных в пользу такой гипотезы мы не имеем и нам приходится признать наличие особого формообразующего фактора уже для одноклеточных организмов.

Гораздо более рельефно активная деятельность этого фактора выступает при развитии многоклеточных растений. Возьмем в качестве простейшего примера развитие уже неоднократно упоминавшейся колониальной водоросли *Volvox*. При бесполом размножении в колонии, представляющей собою зеленый шарик, появляются особые крупные клетки, называемые партеногонидиями. Каждая партеногонидия путем последовательного деления дает сначала однослойную пластинку клеток, которая затем заворачивается своими краями и образует шарик. В этом процессе совершенно непонятно, каковы те силы, которые вызывают это заворачивание пластинки; казалось бы проще, если бы пластинка продолжала расти дальше, сохраняя свою форму.

Замечательно также, что совершенно тот же порядок развития наблюдается и при половом размножении. Получаемая путем слияния сперматозоида и яйца зигота во время прорастания делится и дает сначала пластинку, края которой загибаются для образования шарика.

Пример с развитием *Volvox* весьма поучителен в том отношении, что деятельность формообразующего фактора в данном случае выходит за пределы клетки. Очевидно, что здесь уже не приложимы те законы чисто механического расположения частиц протоплазмы, которые можно допустить в качестве действующего начала при объяснении формообразования у одноклеточных организмов. Мы должны предположить наличие специфических сил, которые действуют в строго определенном

пространственном направлении и которые побуждают клетки ориентироваться определенным порядком. Эти формообразующие силы свойственны *Volvox* в такой же степени, как и его окончательная форма, которая представляет собой результат их действия.

Весьма интересна с точки зрения наглядности активного действия формообразующего фактора история развития другой колониальной водоросли, известной под именем водяной сеточки, *Hydrodictyon reticulatum* (рис. 91). Эта очень изящная и распространенная в пресных водах Европы и Сев. Америки водоросль состоит из нескольких тысяч мелких цилиндрических клеток, которые соединяются своими концами по три в сетку. Бесполое размножение совершается путем образования зооспор, в отдельных клетках сети, при чем число зооспор достигает до 20 тыс. в одной клетке. Зооспоры, не выходя из клетки ориентируются таким образом, что срастаются концами друг с другом по три в каждом узле формирующейся сетки; в результате получается очень изящная зеленая сеточка, которая разрастается и, после ослизнения оболочки материнской клетки, выходит наружу.

Половое размножение совершается копуляцией гамет, которые формируются в клетках материнской сетки в очень большом числе (до 100 тыс. в одной клетке). В оболочке клетки образуется отверстие, через которое гаметы выходят наружу и копулируют попарно, теряя жгутики.

Полученные путем копуляции гамет красные зиготы при прорастании дают несколько (до 5) крупных зооспор, которые, поплавав некоторое время в воде, теряют жгутики, покрываются двойной оболочкой и превращаются в особые угловатые тела, полиэдры.

Стадия полиэдра совпадает со стадией покоя, так как полиэдры прорастают не сразу, а через некоторое время. При прорастании полиэдра его наружная оболочка сбрасывается, внутренняя разбухает, а внутри клетки образуется большое число зооспор, из которых строится новая сеточка совершенно таким же образом, как и при бесполом размножении.

Здесь опять мы стоим перед вопросом, какая же сила побуждает зооспоры соединяться столь определенным образом? Почему при различных, казалось бы, обстоятельствах получается из поколения неизменно одна и та же форма в виде сети?

Если бы в формировании господствовал бы какой-либо общий закон роста, то это неминуемо отразилось бы в известной последовательности усложнения формы вместе с усложнением организации. Между тем на двух примерах из группы водорослей мы видим, что образование формы обычно предшествует росту.

У *Volvox* и *Hydrodictyon* сначала получают определенные и совершенно различные формы, и затем начинается разрастание индивида; шарики *Volvox* получают заворачиванием краев пластинки, а сетки *Hydrodictyon* срастанием концов зооспор.

Способы формообразования совершенно различны, вследствие чего мы должны допустить и различное направление действующих сил. Силы

эти мы пока можем обозначать лишь под собирательным термином формообразующего фактора.

В его активной деятельности чрезвычайно ясно сказывается проявление начала индивидуальности, которым проникнута вся живая материя. *Volvox* и *Hydrodictyon* в качестве фотосинтезирующих растений могут жить в совершенно одинаковых внешних условиях и при одинаковом составе минеральной пищи, но различие присущей им внешней формы остается без всякого изменения. Различие это обусловливается различием в формообразующем факторе, который теснейшим образом связан с внутренней организацией протоплазмы и который передается по наследству из поколения в поколение вместе с последней.

Деятельность формообразующего фактора, как и вообще вся жизнедеятельность организма, находится под влиянием внешних условий, вносящих определенные изменения. Инволюционные формы бактерий иллюстрируют нам те отклонения в формообразовании, которые получаются как результат воздействия внешней среды.

Поэтому весь процесс формообразования является в сущности такой же физиологической функцией организма, подверженной влиянию внешних условий, как и все другие функции. Каждая данная форма или стадия развития, точно также как последовательность в смене форм и стадий, есть по существу результат взаимодействия внутренних сил организма и внешних условий среды.

Наблюдая разнообразие форм у организмов, живущих в одних и тех же внешних условиях, мы с полным основанием относим это разнообразие на счет разнообразия во внутренней организации. Но, будучи внешним выражением внутренних черт организации, внешняя форма может получить надлежащее развитие лишь при наличии определенных внешних условий.

Выше уже было отмечено, что в истории развития растения главную роль играют три момента: рост индивидуума, размножение и состояние покоя.

Каждый из этих моментов характеризуется своей особой внешней формой. Деятельность формообразующего фактора без сомнения проявляется во всех стадиях жизни индивидуума; однако, развитие внешней формы достигает наивысшей степени в период роста и размножения. Вместе с тем в этот период наиболее резко проявляется влияние внешних условий на весь облик растения и отдельные черты его наружной формы.

Состояние же покоя, вообще говоря, характеризуется упрощением формы, которое необходимо для переживания неблагоприятных условий во внешней среде. Деятельность формообразующего фактора при этом как бы направляется внутрь на создание более устойчивых элементов в организме.

ГЛАВА XLVI.

Полярность, как выражение внутренних процессов развития. Влияние внешних условий на проявление полярности у низших растений. Полярность и симметрия в построении тела растения. Приспособительные и организационные признаки. Влияние полового размножения на эволюцию формы и развитие растительного организма. Разные типы развития низших растений. Влияние внешних условий на чередование и смену стадий развития.

Процесс формообразования в организме не ограничивается достижением определенной внешней формы, как это бывает, напр., при росте кристалла. Наряду с достижением внешней формы происходит также внутренняя дифференцировка, которая приводит к неоднородности отдельных частей тела растения, и которая возрастает по мере усложнения общей организации его.

В простейших случаях, напр., у шаровидных бактерий, все части клетки являются однозначными, здесь нет еще и намека на определенную дифференцировку. У палочковидных бактерий рост сосредоточивается в определенных частях клетки и мы уже можем различать определенные зоны более быстрого роста, ведущего к образованию цилиндрической формы.

У таких форм, однако, еще нет различия между двумя противоположными, передним и задним, концами; реснички обыкновенно располагаются более или менее равномерно вдоль всего тела или на обоих концах, реже на одном.

Среди одноклеточных водорослей мы также находим организмы, у которых не выражено отличие между двумя противоположными полюсами тела. Но наряду с этими примитивными формами мы встречаем и такие, у которых ясно намечены передний и задний конец тела. Так, напр., если мы возьмем уже знакомый нам *Chlamydomonas*, то у него передний конец тела несет реснички и он вместе с тем оказывается более заостренным, чем задний. Здесь мы уже можем различать два полюса в теле, хотя эта полярность еще не настолько фиксирована, чтобы можно было заранее предсказать какая часть зиготы даст передний и какая — задний конец тела.

По типу *Chlamydomonas* построены и зооспоры различных водорослей.

Спрашивается, чем вызвана такая полярность в строении тела? На этот вопрос естественно напрашивается ответ: способом движения и развитием локомоторного аппарата. Но мы знаем, что у многих бактерий, напр., реснички развиваются не на одном конце тела, а более или менее равномерно по всей поверхности. Локомоторный аппарат, состоящий из многих ресничек, повидимому также хорошо удовлетворяет потребности в движении, как и аппарат *Chlamydomonas*. Последний, однако, имеет то преимущество, что на него затрачивается минимальное количество материала.

С этим принципом затраты наименьшего количества строительного материала при построении раз-

личных органов мы встречаемся на каждом шагу в процессе развития организма.

Само собою разумеется, что установление этого принципа по существу является лишь абстрактным выводом, который только объединяет наблюдаемые нами факты, но не дает никакого объяснения внутренним процессам построения тела растения. Было бы ошибкой утверждать, что растение экономит строительный материал из-за недостатка его; так как мы знаем, что в других случаях, напр., при образовании пыльцы у ветроопыляемых растений, природа может проявлять крайнюю расточительность.

У прикрепляющихся одноклеточных водорослей полярность еще более резко выражена. Напр., у *Protosiphon botryoides* тело состоит из ярко-зеленой колбообразной надземной части и бесцветной нитеобразной подземной (т. наз. ризоида).

Различие в форме и строении этих двух частей клетки обусловливается различием в физиологической деятельности: ризоид имеет бесцветную протоплазму и служит для поглощения воды и минеральных солей из почвы; надземная же часть с окрашенной хлорофиллом протоплазмой (но без дифференцированных хлоропластов) представляет собой фотосинтезирующий аппарат.

На первый взгляд такая дифференцировка представляется вполне целесообразным приспособлением для наилучшего применения принципа разделения труда. Мы можем даже с большой вероятностью объяснить бесцветность протоплазмы ризоида, исходя из указанного выше принципа экономии материала. Хлорофилл был бы излишним в подземной, не могущей фотосинтезировать части клетки, и потому понятно, что растение не тратит здесь органического вещества на его образование (рис. 392).

В действительности механизм дифференцировки клетки *Protosyphon* далеко не так просто объясняется. Если бы дело сводилось только к различиям в условиях роста отдельных частей клетки в связи с будущим распределением физиологических функций между ними, то каждая одноклеточная зеленая водоросль, попав в условия сходные с теми, в которых живет *Protosyphon*, принимала бы такую же форму. Между тем, на самом деле большое число одноклеточных зеленых водорослей сохраняет присущую им шаровидную форму и никаких ризоидов не образует. Отсюда ясно, что способность к образованию ризоида есть прирожденное свойство *Protosyphon*, которое основано на присущем этому организму свойстве биполярности.

Protosyphon размножается вегетативно путем почкования. Сущность этого процесса сводится к тому, что на клетке появляется вырост, который принимает мало по малу форму взрослого организма и затем отчленяется от материнской клетки. При этом чрезвычайно характерно, что на выросте образуется также и ризоид, т. е. новый бесцветный вырост; таким образом основная форма осуществляется как бы по заранее намеченному плану, независимо от внешних условий.

У *Protosyphon* существует также и половое размножение; в клетке образуется большое количество двухгугтиковых гамет, которые попарно копулируют и дают угловатые зиготы. Иногда же гаметы не копулируют, а одеваются каждой толстой оболочкой и превращаются в шаровидные партеноспоры (девственные споры). На этой стадии развития биполярность как бы исчезает и решительно нельзя сказать, какая часть клетки даст ризоид и какая фотосинтезирующий аппарат. Последнее обнаруживается только при прорастании. При этом весьма возможно, что отдельные части клетки в данном случае однозначны, т. е. каждая

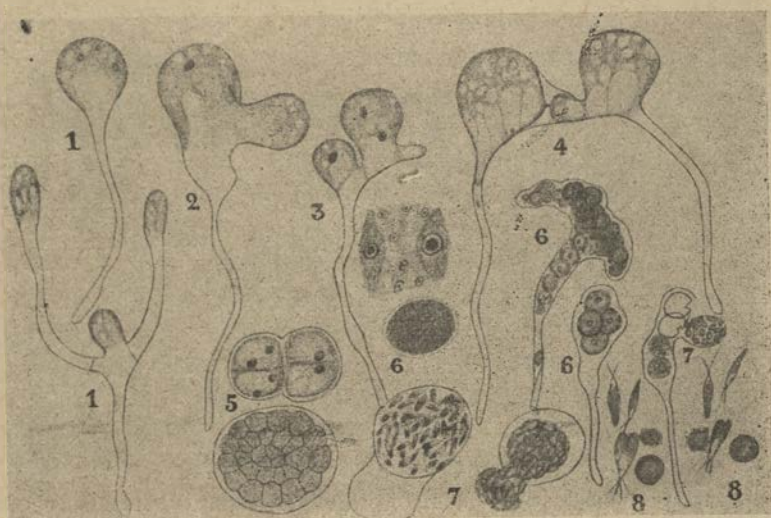


Рис. 392. *Protosyphon botryoides*; 1—особи в вегетативном состоянии; сверху неветвистая, внизу ветвящаяся, 2—4—почкование, 5—деление особи при культуре в питательной жидкости, 6—образование цист, 7—образование гамет внутри цист, 8—копуляция гамет, зиготы (угловатые) и партеноспоры (шаровидные). (По Klebs'у, Ростафинскому и Воронину).

из них одинаково может дать либо ризоид, либо фотосинтезирующий аппарат. Весьма возможно, что на направление развития отдельных частей клетки в данном случае решающее влияние оказывают внешние условия. Ризоид, напр., может развиваться именно из той части зиготы, которая окажется прижатой к земле и которая, следовательно, будет находиться в иных условиях освещения и влажности, чем части, граничащие с воздухом. Косвенное доказательство в пользу такой мысли мы находим у другой высокодифференцированной одноклеточной водоросли — *Bryopsis plumosa*.

Тело этой водоросли состоит из перисторазветвленной надземной части, ассимилятора, и подземных бесцветных ризоидов. Опыт показывает, что если отрезать ассимилятор и посадить его верхушкой в песок, то на ней развиваются ризоиды и верхняя часть растения превращается в нижнюю (рис. 393).

Таким образом, полярность *Bryopsis* намечена в общей организации, но осуществляется она под влиянием внешних условий. Обстоятельство это имеет очень важное значение с чисто теоретической точки зрения, так как оно позволяет нам сделать вывод, что полярность является в сущности приспособительным признаком, рассчитанным на содействие внешних условий для его осуществления.

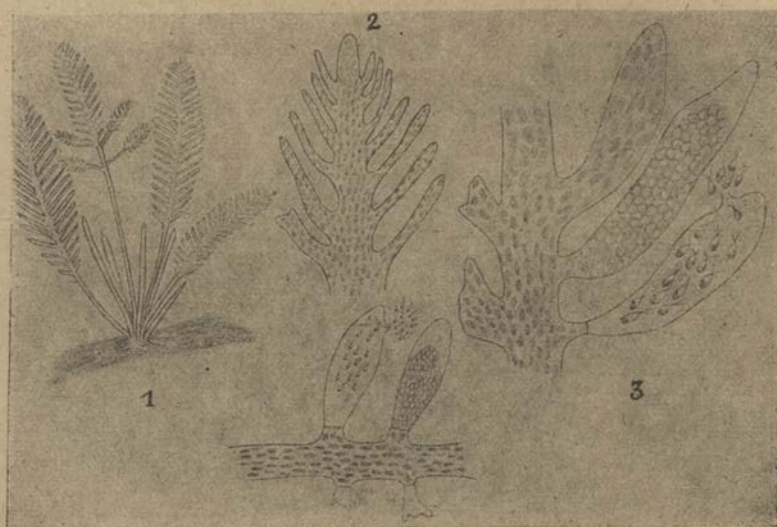


Рис. 393. *Bryopsis plumosa*. 1—облик растения. Видны только ассимиляторы; ризоиды погружены в субстрат. 2—сильно увеличенный ассимилятор, видно отсутствие перегородок. 3 и 4—образование гамет. Гаметангии отделены поперечной перегородкой от остальной части тела. 3—женское, 4—мужское растение.

В происшедшей путем полового акта зиготе полярность отсутствует; но зато в ней присутствует какой-то неизвестный нам фактор, который вызывает совершенно определенные модификации в росте и развитии отдельных частей клетки, когда они находятся не в одинаковых условиях, вследствие чего в результате развития получается биополярный организм.

Начиная с водорослей, полярность в организации растения является основным принципом, который все более и более закрепляется по мере усложнения организации.

Полярность вносит существенное изменение в симметрию формы тела. У одноклеточных растений, имеющих форму шара, всякая плоскость, проходящая его центр, делит тело на две симметричные половины. У биополярных организмов, напр., у *Chlamydomonas*, симметричные половины получаются только при сечении тела плоскостями, параллельными продольной его оси. Биополярность, таким образом, вносит ограничивающее начало в явления симметрии.

В основе симметрии лежит, повидимому, тот же принцип, который присущ неорганической природе и который обнаруживается в явлениях кристаллизации. Молекулярные силы притяжения и форма молекул обуславливают симметрию кристаллов. Повидимому, те же моменты играют роль и в явлениях симметрии при построении тела организмов. Стремление к симметричному построению тела мы наблюдаем у всех организмов и потому отступления от симметрии мы вправе рассматривать, как явления вторичного характера, как известное приспособление к условиям среды, основанное на принципе наименьшей затраты строительного материала.

Так, напр., у описанной уже выше одноклеточной водоросли *Bryopsis plumosa* мы находим сложно построенную надземную часть, состоящую из стерженьков с отростками, расположенными в виде бородок пера. Надземная часть служит ассимилятором и потому понятно, что она для увеличения поверхности имеет листообразную форму. С точки зрения целесообразности, однако, совершенно безразлично, будут ли противолежащие сегменты листочков одинаковой или неодинаковой длины; для успешности фотосинтетической работы вовсе нет необходимости в симметричном построении листочков.

Поэтому мы вправе сделать заключение, что явление симметрии в данном случае иллюстрирует определенную внутреннюю организацию протоплазмы с присущим ей определенным пространственным расположением направлений действующих сил.

Ограничение симметрии, вызываемое биполярностью, будучи явлением вторичного характера, в то же время представляет собой организационный признак, элементы которого опять-таки должны быть заложены в самой протоплазме. Отличительным свойством этого признака, однако, является то, что надлежащее внешнее развитие его требует наличия определенных внешних условий.

В этом свойстве получает яркое выражение пластичность живого организма, которая резко отличает живую материю от мертвой. Организм поступает симметрией, вытекающей из некоторых основных принципов внутренней организации протоплазмы, но поступает таким образом, что отступление является выгодным для поддержания жизни и потому входит в качестве нового организационного признака, передающегося по наследству. Пластичность является, таким образом, необходимым основным условием для усложнения организации.

Изложенные общие соображения позволяют нам ориентироваться в том сложном процессе эволюции формы у растений, который составляет предмет эмбриологии.

В основе формообразования лежит внутренняя нам совершенно неизвестная организация протоплазмы с ее определенным расположением направлений действующих сил. Организация эта представляет без сомнения определенные различия у разных растений, которые наглядно отражаются во внешней форме, и которые совершенно не зависят от воздействия внешних условий.

Независимость эту не следует понимать буквально. Подобно тому, как для сформирования кристаллов требуются определенные внешние условия, так и для развития организма необходима определенная комбинация внешних факторов.

Независимость формы от внешних условий нужно понимать в том смысле, что при наличии всех необходимых факторов для общего развития организма форма не стоит в определенной целесообразной связи с одним или несколькими внешними факторами.

Если же внешние условия не удовлетворяют правильному развитию организма, то это отражается и на форме; таковы, напр., описанные выше отклонения у бактерий, которые дают в ненормальных условиях инволюционные формы. Что в этом случае влияние внешних условий отражается на самой организации протоплазмы, об этом свидетельствуют и отклонения физиологического характера, сопровождающие развитие инволюционных форм.

Явления эти указывают, с другой стороны, на большую амплитуду пластичности в организации протоплазмы, позволяющую организму поддерживать жизнь при условиях, не вполне удовлетворяющих нормальное построение организма.

Внутренняя организация протоплазмы является источником разнообразных форм у простейших растений, при чем это разнообразие не стоит ни в какой определенной связи с обменом веществ и физиологическими функциями организма.

Уже на этой первичной ступени развития растительного организма осуществляется свободная творческая фантазия живой природы, которая так наглядно проявляется в бесконечном разнообразии формы, напр., указанных выше одноклеточных водорослей из классов перидиней и диатомей.

Внутренняя организация протоплазмы с присущим ей формообразующим фактором дает первичные организационные признаки, которые и передаются с большой точностью по наследству от поколения к поколению. Именно эти признаки и создают разнообразие формы. За ними следуют признаки вторичного характера, а именно признаки приспособления к определенным факторам внешней среды. Отличие этих признаков заключается в том, что надлежащее развитие их требует определенного неодинакового соотношения факторов внешней среды для различных частей организма. Действительно, в зиготе *Bryopsis* вовсе не намечена та часть, которая должна дать ризоид: на самом деле каждая часть круглой зиготы может превратиться в ризоид, если при прорастании она окажется обращенной к субстрату, т. е. будет находиться в условиях отличных от условий, в которых будет находиться противоположный отдел зиготы.

Приспособительные признаки, таким образом, можно рассматривать, как определенную реакцию организма на импульсы, исходящие от внешней среды, реакцию, выражающуюся в определенном изменении формы. Эти изменения формы тесно связаны с определенными же физиологическими функциями и потому они естественно носят на себе печать целе-

сообразности, вследствие чего и наблюдается однообразие самих признаков. В самом деле, если мы возьмем в качестве примера ризоиды, то найдем, что у очень разнообразных растений эти органы построены по одному и тому же плану и носят одни и те же внешние черты.

Точно также ассимилирующие части растения, в интересах развития поверхности на счет объема, принимают пластинчатую форму, которая наблюдается уже у крупных представителей одноклеточных водорослей и которая становится универсальной у всех высших зеленых растений.

Приспособительные признаки как бы идут в разрез с основными организационными и создают известное однообразие. Приспособление связывает свободное развитие формы и прежде всего отражается в ограничении симметрии. В результате внешняя форма растения несет на себе одновременно две существенно отличные категории черт или признаков: признаки чисто организационные и признаки приспособительные.

Так как обе категории признаков могут передаваться по наследству, то провести границу между ними в каждом отдельном случае нередко очень затруднительно.

Эволюция формы на каждой отдельной стадии развития организма является результатом определенного соотношения между приспособительными и организационными признаками. Так, напр., если стадия покоя у водоросли совпадает со стадией зиготы, то можно наперед сказать, что зигота будет обладать особенно прочной и толстой оболочкой, независимо от того, какому виду водорослей принадлежит зигота.

Но структура оболочки и ее химический состав обуславливаются уже организацией данного вида и составляют признаки организационные.

Если мы обратимся к стадии вегетативного роста, скажем *Volvox* и *Hydrodictyon*, то не трудно видеть, что у обеих водорослей ассимилирующий аппарат построен по принципу целесообразного приспособления к утилизации солнечной энергии. Как в шарике *Volvox*, так и в сеточке *Hydrodictyon* мы видим также расположение зеленых клеток, которое дает возможность увеличить поглощающую свет поверхность на счет объема. Вместе с тем внешняя форма ассимилирующего аппарата у обеих водорослей резко различается и это различие мы вправе отнести на счет внутренней организации.

В данном случае организационные признаки настолько берут перевес над приспособительными во внешней форме, что не трудно установить уже прямым наблюдением различие водорослей. Но нередки случаи, когда вегетативные части обнаруживают преобладание признаков приспособительных и становится затруднительным точное установление вида, которому они принадлежат. Столь распространенные у водорослей пластинчатые ассимиляторы у близких, но наследственно различных форм, могут быть настолько сходны друг с другом, что установление различия становится невозможным.

В таких случаях обычно приходится прибегать к изучению полного цикла развития, чтобы определить, принадлежат ли ассимиляторы одной и той же форме или разным.

Сглаживая внешние черты различия, приспособление может вести к полному или почти полному подавлению разнообразия формы в стадии покоя. Здесь особенно резко сказывается преобладание приспособительных черт над организационными.

Выше уже было замечено, что стадия покоя стоит особняком и не может быть включена в число стадий органически необходимых. Органически необходимыми стадиями можно считать лишь вегетативный рост и размножение.

У бактерий и флагеллят процесс размножения сводится к простому делению клетки и сам по себе не является источником какой-либо особой эволюции формы. Процесс деления является результатом внутренней перегруппировки сил и потому внешние условия на него могут оказывать лишь косвенное влияние. Процесс деления может быть ускорен или замедлен под влиянием внешних агентов, но исключить его из цикла развития организма невозможно.

Существенное усложнение в историю развития и эволюции формы вносит половой процесс. Выше уже было указано, что истинное биологическое значение полового акта остается неясным, и потому мы не в состоянии установить, представляет ли стадия полового размножения органически необходимую стадию или, напротив, она имеет приспособительный характер.

При обсуждении этого вопроса нельзя во всяком случае не обратить внимания на то, что половое размножение далеко не абсолютно необходимо и нередко замещается вегетативным не только у низших, но также и у высших растений. Если принять во внимание крайнее однообразие внешних черт полового процесса, однообразие проходящее красной линией через весь мир живых существ, то естественно напрашивается мысль, что стадия полового размножения является приспособительной.

Однако, приспособление в данном случае нельзя связать с какими-либо определенными агентами внешней среды и потому более вероятно, что источником его является внутренняя организация живой материи.

Первым шагом к половому размножению у простейших зеленых водорослей является образование зооспор. Существенное отличие образования зооспор от обычного вегетативного деления клетки заключается в том, что в первом случае процесс деления как бы удлиняется, вследствие чего из одной клетки возникает большое число молодых клеток, которые потом сразу начинают проходить стадию роста.

По сравнению с вегетативным делением клетки, образование зооспор несомненно является шагом вперед с точки зрения распространения данной формы в пространстве. В особенности это относится к водорослям, прикрепленным к субстрату; зооспоры которых подвижны.

В качестве зародышей, служащих для распространения данной формы, зооспоры разных видов носят общие внешние черты: малые размеры по

сравнению с производящей клеткой, отсутствие оболочки и органы движения в виде ресничек являются такими общими чертами для зооспор, принадлежащих самым разнообразным видам водорослей.

Вряд ли можно сомневаться, что все эти признаки внешней формы суть признаки приспособительные, рассчитанные на легкое передвижение зооспор в жидкости.

У низших сухопутных растений, напр., у грибов, зооспоры заменяются разными видами спор неподвижных, снабженных оболочкой и переносимых воздушными течениями. Эти воздушные споры принципиально, т. е. по своей роли и назначению, тождественны зооспорам. У грибов, ведущих вполне или отчасти водный образ жизни (*Phycomycetes*, *Syphonomycetes*), наряду с неподвижными спорами образуются также зооспоры.

Переход от образования зооспор, как чисто вегетативных зародышей, к образованию сливающихся друг с другом гамет наблюдается у некоторых ныне живущих водорослей. Так, напр., у водоросли *Protosiphon* зооспоры могут прорасти либо после копуляции друг с другом, либо без копуляции, в зависимости от условий питания. При недостатке минеральной пищи, хорошем освещении и t° не выше 24° С зооспоры копулируют и дают зиготы; в растворах же содержащих достаточное количество минеральных солей, в темноте и при t° от 25 до 27° С они без копуляции превращаются в круглые клетки, так называемые партеноспоры, которые без прохождения периода покоя дают новые растения.

У *Protosiphon*, следовательно, нет ясного разграничения между зооспорами и гаметами. Решающее влияние среды на осуществление копуляции в данном случае и именно факторов, имеющих прямое отношение к питанию, побудило некоторых ученых высказать даже мысль, что первоначальной причиной полового акта был голод. Зооспоры, не находя достаточно пищи в окружающей среде, начали сливаться друг с другом, чтобы дать таким образом новые зародыши с большим запасом питательного материала.

Из того, что мы знаем о процессе слияния гамет, с несомненностью вытекает необходимость особой внутренней организации, которая должна обеспечить слияние двух, и только двух, клеток. Поэтому случайное слияние проголодавшихся зооспор, если таковое вообще возможно, отнюдь нельзя отождествлять с половым актом.

Можно не сомневаться, что для осуществления полового акта имеют значение также внешние условия, что отсутствие тех или иных агентов может задержать процесс слияния клеток; но из этого не следует, что половой акт явился прямым результатом голода.

Гораздо более вероятной представляется мысль, что уже при самом образовании гамет организация их не обеспечивает им возможности дальнейшего существования без копуляции.

Так, напр., у *Chlamydomonas* образование зооспор и образование гамет отграничено внешними признаками; именно, при образовании зооспор материнская клетка дает меньшее число новых клеток, чем при образо-

вании гамет. Здесь копуляция как бы намечается заранее, при чем характерно то обстоятельство, что образование зооспор и гамет стоит в связи с условиями питания.

Клебс показал, что на растворе *Клюна* (0,4%) *Chlamydomonas* дает только зооспоры; напротив, при перенесении водоросли в дистиллированную воду получают гаметы.

Чрезвычайно интересны дальнейшие наблюдения того же ученого. Если изолировать гамету и оставить ее в дистиллированной воде, то она погибает; новый индивид не может получиться в этих условиях без копуляции. Если же изолированную гамету перенести в питательный раствор, то она дает новое растение без копуляции. Отсюда ясно, что уже на первых ступенях развития полового акта растение производит такие клетки, которые лишены (если не вполне, то отчасти) способности к дальнейшему самостоятельному развитию. И если допустить, что в известных случаях голод побуждает зооспоры сливаться друг с другом, то придется также допустить, что организм производит гаметы под влиянием голода. Опыты *Клебса* служат как бы подтверждением этой мысли. Нельзя, однако, упускать из внимания, что женские гаметы обычно накапливают большие количества питательного материала и, напр., уже у *Volvox* яйцо так велико по сравнению с сперматозоидом, что вряд ли слияние может быть объяснено недостатком пищи.

Во всяком случае, если на ранних ступенях развития полового акта голод и играл некоторую роль, то роль эта была совершенно второстепенной и побочной. С внешней стороны главная цель полового акта заключается в образовании таких клеток, которые не могут развиваться иначе, как после слияния друг с другом и притом не более, как в числе двух. Последнее обстоятельство также имеет весьма важное значение и может служить отличительной чертой полового акта от слияния многих клеток, которое наблюдается, напр., при образовании плазмодиев у миксомицетов.

Как мы видели на примере *Protosiphon*, у низших растений бесполое и половое размножение еще не отграничены друг от друга с надлежащей резкостью. У таких одноклеточных организмов, как *Chlamydomonas*, половое и бесполое размножение уже отделены друг от друга внешними признаками. Однако, в обоих этих случаях индивидуум заканчивает свой цикл развития образованием зооспор или гамет, при чем на это тратится все живое содержимое клетки. У многоклеточных организмов, напр., у *Volvox*, или одноклеточных полиэнергидных, напр., у *Vaucheria*, на образование новых зародышей идет только часть индивидуума, вследствие чего является возможность различать вегетативную и репродуктивную части в теле растения.

Так как на вегетативную часть выпадает важнейшая функция питания организма, то понятно, что на эволюцию ее формы ложится отпечаток приспособления к внешним агентам среды. Что касается репродуктивной части, то она получает надлежащее развитие уже после того, как вегетативная часть сформировалась и накопила некоторое количество питательного материала. Развитие репродуктивных органов поэтому нахо-

дится в меньшей зависимости от функции питания и привходящих сюда внешних агентов, вследствие чего репродуктивная часть чаще обнаруживает преобладание организационных признаков над приспособительными.

Во всяком случае развитие полового акта вносит усложнение в процесс размножения и увеличивает число стадий, так как стадия размножения распадается на две существенно отличные стадии: образование зооспор и образование гамет.

В результате у низших растений намечаются при развитии индивидуума следующие типы развития:

I. Простейший цикл, слагающийся из:

- 1) Стадии роста клетки;
- 2) Стадии деления клетки.

Этот цикл развития наблюдается у бактерий и некоторых других простейших одноклеточных организмов.

II. Цикл со стадией покоя, слагающийся из:

- 1) Стадии прорастания споры и вегетативного роста клетки;
- 2) Стадии деления клетки;
- 3) Стадии образования покоящейся споры.

Такой цикл свойственен спорообразующим бактериям и диатомовым водорослям.

III. Цикл с образованием зооспор и гамет, слагающийся из:

- 1) Стадии прорастания зооспоры или зиготы и роста индивидуума;
- 2) Стадии образования зооспор;
- 3) Стадии роста зооспоры и превращения ее во взрослый индивидуум;
- 4) Стадии образования гамет;
- 5) Стадии копуляции гамет и образования зиготы.

Подобный цикл наблюдается у многих водорослей, начиная с одноклеточных типа *Chlamydomonas*. Состояние покоя совпадает обычно со стадией зиготы; но оно может наступить и на стадии взрослого организма, при чем происходит так называемое инцистирование, сущность которого сводится к сжигиванию содержимого и выделению особой плотной и толстой оболочки. В результате получается циста, напоминающая спору бактерий (например, у *Protosiphon*).

Иногда стадия покоя может совпадать со стадией зооспоры или даже гаметы. Так, например, у *Protosiphon* гаметы не копулировавшие одеваются оболочкой и превращаются в партеноспоры, которые и проходят стадию покоя.

У сухопутных низших растений, например, у грибов, у которых зооспоры заменяются неподвижными спорами разных наименований и

разного морфологического значения, стадия покоя весьма часто совпадает со стадией таких спор.

Помимо указанных выше пяти стадий, третий цикл развития может осложниться еще особой стадией вегетативного размножения в форме почкования, весьма характерного для дрожжевых грибов, и встречающейся также у некоторых водорослей, например, у *Protosiphon*. При этом клетка материнского организма дает особый вырост или почку, которая, вырастает, отделяется и превращается в самостоятельный индивидуум.

Гораздо чаще наблюдается упрощение цикла развития путем исключения какой-либо стадии. Иногда исключается стадия образования зооспор (например, у нитчаток, как *Spirogyra*, *Zygnema* и др.); чаще, однако, исключению подвергается стадия полового размножения, при чем размножение бесполоыми спорами иногда гипертрофируется, что особенно характерно для грибов из биологической группы паразитов (см. выше описание размножения у ржавчинников).

В узких рамках нашего общего курса нет возможности останавливаться на тех нередко весьма замечательных вариациях во внешней форме, которые сопровождают разные стадии развития у наследственно различных форм растений. Иногда отдельные стадии развития по внешней форме бывают столь характерны, что по форме одной стадии можно определить, какому растению она принадлежит. Чаще, однако, приходится проследить весь цикл развития, чтобы определить принадлежность той или иной стадии определенному растению.

Выше уже было отмечено, что во внешней форме стадии вегетативного роста преобладающее значение получают признаки приспособительные, тогда как для стадии размножения наиболее резкие внешние черты дают признаки организационные. Что касается состава цикла развития, т. е. сложения его из тех или других стадий, то он обуславливается организацией и наследственностью каждой данной формы растения. Но момент наступления каждой стадии, а также ее продолжительность обуславливается влиянием внешней среды. С этой точки зрения процесс развития организма в такой же мере подвержен влиянию внешних агентов, как и всякая физиологическая функция. Организм в своей внешней форме является, следовательно, в каждый данный момент продуктом взаимодействия между внутренней организацией и внешней средой.

Смена стадий развития у низших растений чаще обуславливается изменением условий во внешней среде. Как мы видели из цитированных выше данных *Клебса*, искусственным изменением условий питания можно вызывать вполне определенную смену в стадиях развития. В этом отношении довольно существенное различие наблюдается между стадией вегетативного роста и стадией полового размножения. Организм может оставаться на стадии вегетативного роста очень долгое время, особенно в тех случаях, когда является возможность вегетативного размножения, путем ли образования вегетативных зародышей или просто вегетативным делением клеток, как это наблюдается у одноклеточных и колониальных форм.

Для наступления стадии образования гамет необходимо изменение внешних условий, необходим внешний толчок. Очень часто внешним поводом к наступлению стадии полового размножения служит изменение условий питания, как это явствует, между прочим, из данных опытов Клебса. Не подлежит сомнению, однако, что ближайшей причиной перехода в новую стадию развития является внутреннее состояние организма, достижение им известной степени зрелости, без чего изменение внешних условий не в состоянии вызвать требуемого перехода в новую стадию.

Уже у низших растений мы наблюдаем дифференцировку гамет на женские и мужские, при чем первые обычно берут на себя функцию снабжения будущей зиготы достаточным количеством питательного материала, а вторые функцию передвижения в интересах копуляции. В соответствии с этими разными функциями стоит и внешняя дифференцировка гамет, которые приобретают соответствующие приспособительные черты: мужские гаметы сохраняют органы передвижения в виде жгутиков, а женские, наоборот, теряют жгутики и значительно увеличиваются в размерах. Отсюда естественно вытекает известное

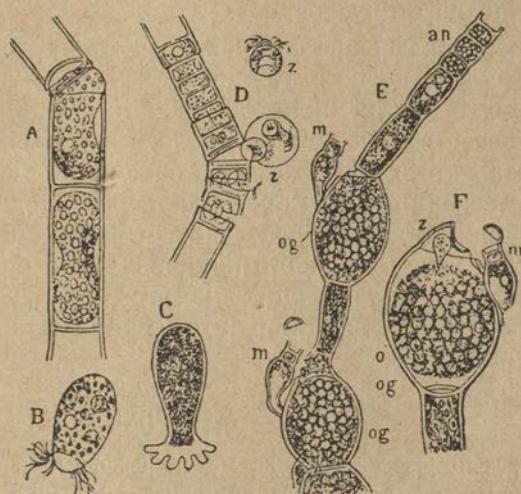


Рис. 394. *Oedogonium ciliatum*; A — образование зооспор, B — зооспора, C — прорастающая зооспора, D — образование сперматозоидов у *Oed. gemelliparum*, E и F — процесс оплодотворения у *Oed. ciliatum*, m — мужинки с антеридиями, og — оогонии, z — сперматозоиды, an — клетки, в которых образуются андроспоры.

различие и в клетках, производящих мужские и женские гаметы. В данном случае приспособление к различным функциям вызвало соответствующие изменения в организации органов, производящих гаметы. Особенно любопытны с этой точки зрения половые органы у водорослей из рода *Oedogonium*. Женские половые органы представляют собой крупные овальные клетки, заключающие каждая по одному яйцу. Образование мужских половых органов начинается с того, что содержимое клетки выходит наружу и принимает вид обыкновенной зооспоры, с венцом ресничек на одном конце; это так называемые андроспоры. Андроспора после известного периода движения подплывает к оогонию, садится на его и, покрываясь оболочкой, превращается в карликовое растение, называемое мужчинкой. Мужчинка состоит из одной вегетативной клетки и

одного антеридия, который дает два сперматозоида. После созревания сперматозоидов антеридий открывается крышечкой и освобождает их (рис. 394).

При половом размножении можно было бы ожидать, что известные внешние отличия получают также и индивидуумы, производящие только мужские или только женские гаметы у форм разнородных. В действительности, однако, отличия обыкновенно не идут дальше формы и строения половых органов; соматическая же часть индивидуума сохраняет одну и ту же форму. Нельзя не заметить, однако, что мы не располагаем достаточным количеством исследований, чтобы высказаться вполне определенно по этому вопросу.

В заключение следует отметить также и то существенное обстоятельство, что половое размножение вносит еще одно изменение в общую схему развития индивидуума. Как уже было отмечено раньше, при половом размножении самооплодотворение, т. е. копуляция гамет, происшедших от одной и той же особи, обычно исключается, вследствие чего при образовании зиготы принимают участие два индивидуума. Самый акт копуляции гамет, происшедших от разных особей, выходит таким образом за рамки развития одного индивидуума и его приходится поставить особняком, как особую стадию, имеющую специальные приспособительные черты в интересах копуляции и отыскания мужскими гаметами женских гамет.

ГЛАВА XLVII.

Морфологическая граница между высшими и низшими растениями. Цикл развития у мхов. Чередование поколений. Цикл развития папоротникообразных растений. Редукция полового поколения в связи с переходом к сухопутному образу жизни у семенных растений. Цикл развития у семенных растений. Развитие белка и зародыша семени.

Выше при рассмотрении истории развития индивидуума у низших растений мы не установили границ этой группы. Общим морфологическим признаком, которым обыкновенно пользуются для установления границ в данном случае, является дифференцировка побега, состоящего из стебля и листьев. Группу низших составляют все те растения, у которых побег, как внешняя форма тела, еще не выработан; ее называют группой слоевцовых растений (*Thallophyta*), подчеркивая этим названием, что тело этих растений представляет нечто неустановившееся, расплывчатое, еще не отлившееся в строго определенные формы (*Thallus* — слоевище).

Слоецовые растения противопоставляются листостебельным (*Cormophyta*), у которых в построении тела уже зафиксированы, по крайней мере, два основных органа, лист и стебель.

В действительности границу между слоевцовыми и листостебельными растениями установить почти невозможно. Из рассмотрения строения и физиологических функций основных органов высших растений

совершенно ясно вытекает, что дифференцировка корня, стебля и листа совершилась под влиянием приспособления растительного организма к условиям питания на суше. Листостебельные растения поэтому нельзя противопоставлять слоевцовым в том смысле, что первые заключают такие элементы внутренней организации, которые совершенно отсутствуют у вторых. Нам думается, правильнее характеризовать листостебельные растения как такую группу, у которой преобладающее значение в построении тела получили приспособительные черты, вследствие чего тело оказалось расчлененным на определенные части, принявшие типичную и в основе однообразную форму трех основных органов.

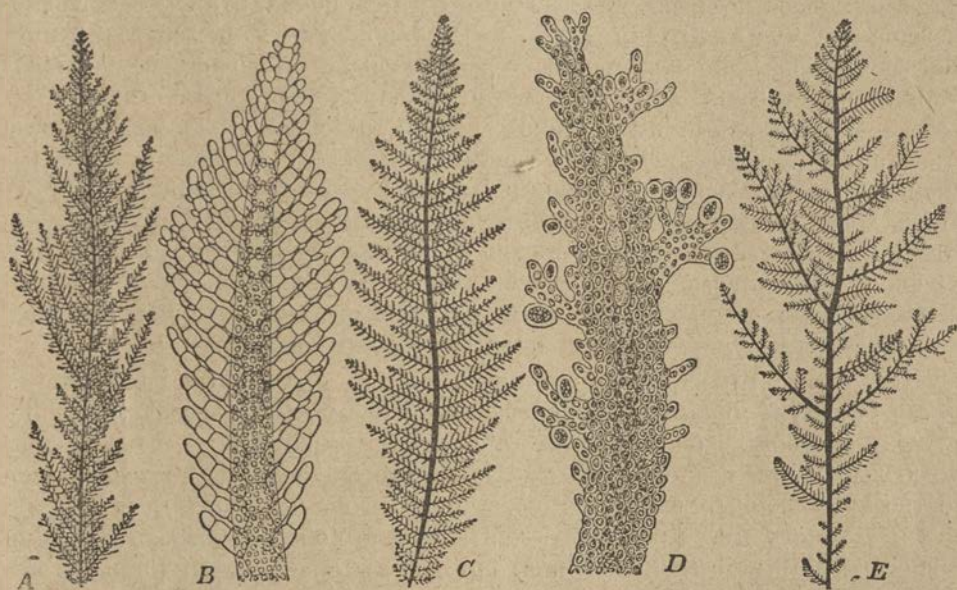


Рис. 395. Различные багрянки. А—*Plumaria elegans* в естеств. величину. В—часть того же растения, увелич. в 100 раз. С—*Ptilota plumosa* в естеств. величину. D—часть того же растения со спорангиями, увелич. в 100 раз. E—*Euptilota formosissima* в естеств. величину.

Уже поверхностный обзор слоевцовых растений показывает, что внешняя форма их тела фиксирована с такой же определенностью, как и у листостебельных. Даже в группе одноклеточных организмов, у которых форма тела нередко принимает очертания простых геометрических фигур, мы наблюдаем весьма строгое постоянство в сохранении формы из поколения в поколение. При переходе к многоклеточным видам некоторое непостоянство наблюдается лишь у колониальных организмов, хотя и здесь отдельные члены колонии, а нередко и вся колония сохраняют вполне определенные внешние черты и формы.

Что же касается многоклеточных слоевцовых растений с закрепившейся индивидуальностью, то у них внешняя форма слоевища сохраняет вполне постоянные черты, характерные для отдельных видов (рис. 395). В тех же случаях, когда по условиям питания является необходи-

мость расчленить тело на части с разными физиологическими функциями, слоевцовые растения вырабатывают органы, которые по общему принципу строения вполне отвечают основным органам сухопутных растений. Прообразы стебля, листа и корня осуществлены уже у полиэнергидных одноклеточных форм, как *Caulerpa*.

И если в слоевище какой-либо водоросли, расчлененном на функционально различные части, отвечающие основным органам высших сухопутных растений, мы не находим достаточно резкой внутренней дифференцировки, то это происходит, по видимому, не от несовершенства организации, а от отсутствия необходимости в такой дифференцировке. Водная среда, в которой по преимуществу обитают низшие растения, создает однообразие в условиях питания для всех или почти всех частей тела растения, вследствие чего поддерживается однообразие и во внутреннем анатомическом строении. Доказательством правильности этого взгляда является установленный факт значительного упрощения как внутреннего строения, так и внешней дифференцировки у тех листостебельных растений, которые вторично перешли к подводному образу жизни. С этой точки зрения чрезвычайно поучительны цветковые растения из семейства *Podostemaceae*, обитающие быстро текущие воды рек в экваториальной Америке. Некоторые представители этой замечательной группы совершенно утратили расчленение соматической части тела на стебель и лист и по внешнему облику вполне сходны с водорослями.

Отсутствие глубокого расчленения тела у слоевцовых растений на органы, подобные органам высших растений, мы можем, следовательно, отнести с большой вероятностью на отсутствие необходимости в таком приспособлении при водном образе жизни, который ведут наиболее сложно построенные формы слоевцовых. Внутренние организационные признаки у этих растений могут резко проявляться; и это обстоятельство вносит то разнообразие в строение слоевища, которое мы склонны приписывать несовершенству организации.

Глубокое влияние на расчленение тела растения условий и способа питания особенно резко сказывается, если мы сопоставим автотрофные и гетеротрофные формы слоевцовых растений. Если у фотосинтезирующих слоевцовых мы находим прообразы стебля, листа и корня, то у высших гетеротрофных растений из класса грибов отсутствует даже отдаленный намек на подобную дифференцировку тела.

Тело гриба, как бы он ни был высоко организован в главной своей части, состоит из грибницы или мицелия, представляющего собой войлокообразное сплетение гиф, пронизывающих субстрат, из которого гриб черпает готовые органические вещества. Мицелий гриба-сапротрофита можно уподобить корневой системе высшего растения с точки зрения функциональной деятельности. Для лучшего использования субстрата необходимо развитие поглощающей поверхности, и мицелий по своему строению вполне отвечает этому заданию (рис. 396).

Но так как гриб получает готовое органическое вещество, то все другие органы для функции питания становятся излишними. Усложнение

в строении тела вносит лишь функция размножения, которая у высших грибов сводится к образованию вегетативных спор. На мицелие развиваются особые плодовые тела весьма разнообразной формы, кото-

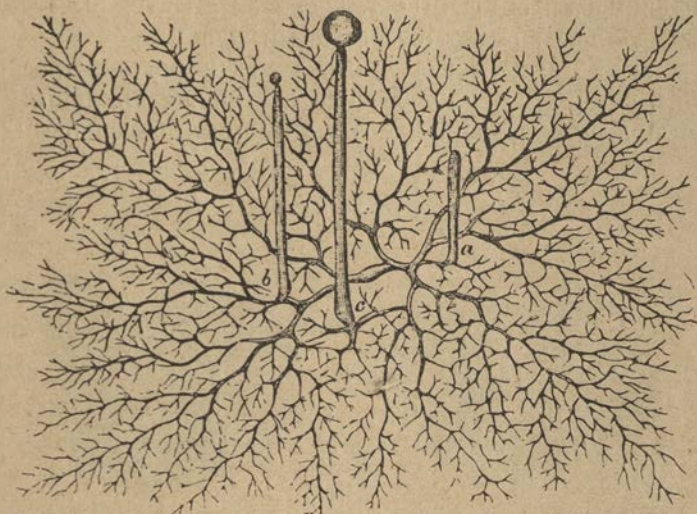


Рис. 396. Мицелий плесневого гриба *Mucor Mucedo*; *a, b, c* — спорангии на разных стадиях развития.

рые и служат органами для образования спор. В построении плодовых тел преобладающее значение получают признаки организационные, вследствие чего грибы и поражают своеобразием внешней формы своих споровместилиц (рис. 397).

Принимая во внимание влияние условий питания на расчленение тела растения, естественно ожидать, что переход от слоевковых к листовидным растениям приурочен к формам, ведущим полуводный образ жизни. Действительно, переходные формы встречаются в группе мхов и именно в отделе так называемых печеночных мхов. Здесь мы находим, с одной стороны, формы слоевковых, а, с другой — формы с

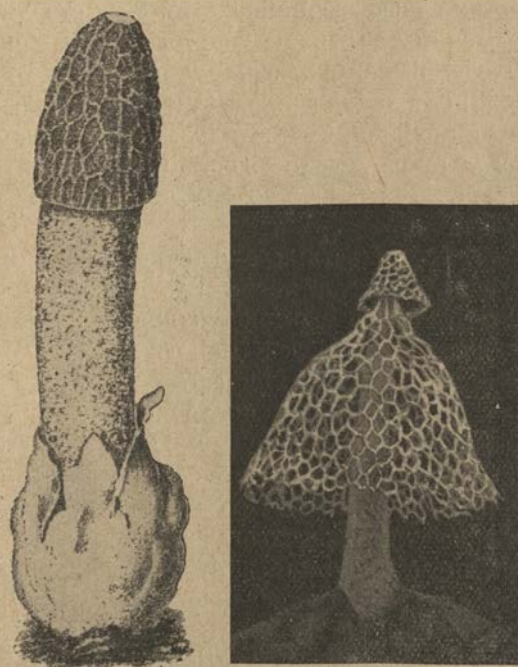


Рис. 397. Плодовые тела высших грибов; слева *Phallus impudicus*, справа *Dictyophora phalloidea*.

настоящими побегами, расчлененными на стебель и листья, при чем последние приобретают постоянную форму и определенное положение на стебле (рис. 398 и 399).

Так, например, в отделе *Jungermanniales* стебель имеет цилиндрическую форму, а листья расположены тремя рядами.

Будучи полуводными обитателями, мхи еще лишены настоящих корней, функцию которых выполняют ризоиды, принципиально и морфологически не отличающиеся от ризоидов типичных слоевцовым растениям.



Рис. 398. Слоевищные печеночные мхи; слева *Riccia Michellii*, справа *Anthoceros Caevus*. Ест. вел.

Помимо дифференцировки листа и стебля, листостебельные растения отличаются от слоевцовых еще правильным чередованием бесполого и полового поколений, которое обнаруживается уже у слоевцовых печеночников.

Перед образованием гамет, как уже было указано выше, происходит редукционное деление ядра. У одноклеточных растений типа *Chlamydomonas* такое деление должно происходить при самом образовании гамет, так как все живое содержимое материнского организма превращается в гаметы.

У многоклеточных слоевцовых растений с обособлением соматической и репродуктивной части в теле особи редукционное деление может совершаться только в репродуктивных клетках или органах. Так, например, у бурых водорослей из рода *Fucus* при образовании сперматозоидов происходит повторное деление ядра антеридия на 64 ядра, а в оогонии повторное деление дает 8 ядер. Во время этих делений происходит редукция числа хромосом, как показали исследования Дэвиса над *Fucus vesiculosus*.

Но, например, у *Dictyota dichotoma* встречается три сорта особей. Одни особи образуют



Рис. 399. Переход от слоевища к облиственный стеблю у печеночных мхов: 1 — *Pellia epiphylla*; 2 — *Aneura pinnatifida*; 3 — *Plagiochila asplenioides*.

вегетативные споры, другие сперматозоиды и третьи — яйца. По внешнему виду все три сорта особей совершенно сходны; отличие касается лишь репродуктивных органов. *Мотье* показал, однако, что особи, производящие гаметы, имеют половинное число хромосом во всех ядрах слоевища по сравнению с числом хромосом в ядрах особей дающих беспольные споры.

У этой водоросли, следовательно, имеются два поколения особей, одно с половинным, другое с цельным числом хромосом. У листостебельных растений наличие полового и бесполого поколения, а также их правильное чередование входит уже в цикл развития. Репродуктивная часть организма, таким образом, как бы отделилась и приобрела самостоятельность индивидуума.

Полный цикл развития мха, поэтому, складывается из следующих стадий:

- | | | |
|--|---|----------------------|
| 1) Прорастание зиготы и развитие спорогония | } | Диплоидное поколение |
| 2) Образование спор в спорогонии и редуционное деление ядра | | |
| 3) Состояние покоя на стадии гаплоидной споры | } | Гаплоидное поколение |
| 4) Прорастание споры и развитие протонемы обычно в виде ветвистой зеленой нити . . | | |
| 5) Развитие из выводковых почек протонемы слоевища или листостебельного растения. . | | |
| 6) Развитие половых органов, антеридиев и архегониев, образование гамет и их копуляция | | |

Полученная копуляцией гамет зигота прорастает на производящем гаметы растении, и развивающийся из нее спорогоний питается, главным образом, на счет этого же растения. В результате получается соединение двух индивидуальностей на почве питания. Спорогоний ведет либо чисто паразитный, либо полупаразитный образ жизни и после образования спор отмирает. Таким образом, в противоположность диплоидному поколению *Dictyota*, ведущему вполне самостоятельный образ жизни, спорогоний мха привязан к половому поколению, взявшему на себя функцию питания. Кроме того, споры мха содержат в ядрах редуцированное число хромосом и потому в нормальный цикл развития неминусом должна входить копуляция гамет. Отсюда необходимость в правильном чередовании поколений, которое отсутствует для *Dictyota*.

Особенностью развития мхов является образование протонемы при прорастании споры; на этой стадии развития мох напоминает нитчатые зеленые водоросли (рис. 400). Если мы представим теперь, что спорогоний мха отделился, получил полную самостоятельность и развил необходимые органы для фотосинтеза и наземного существования, то получим цикл развития папоротникообразных.

Цикл этот складывается из следующих стадий:

- | | |
|---|------------------------|
| 1) Прорастание зиготы и развитие листостебельного растения | } Диплоидное поколение |
| 2) Развитие спорангиев и образование гаплоидных спор, сопровождающееся редукционным делением ядра | |
| 3) Состояние покоя на стадии гаплоидной споры | } Гаплоидное поколение |
| 4) Прорастание споры и образование заростка | |
| 5) Развитие половых органов, антеридиев и архегониев, образование гамет и их копуляция | |

У папоротникообразных индивидуум как бы разделился на две самостоятельные части, так как заростки многих видов ведут вполне самостоятельную образ жизни. Части эти, однако, далеко не равноценны по

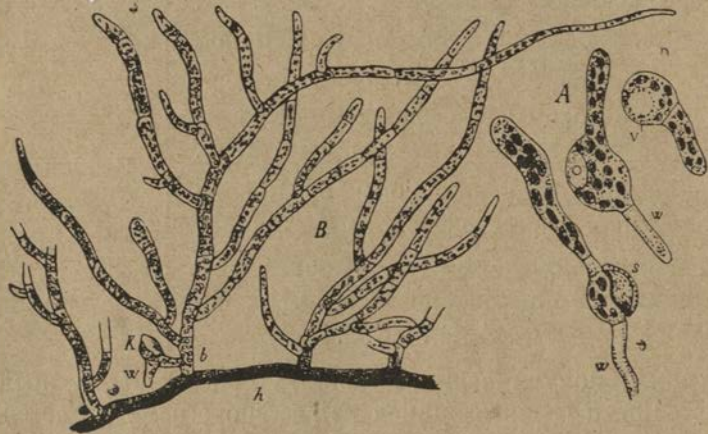


Рис. 400. *Funaria hygrometrica*; А — прорастающая спора, w — корневой волосок, В — часть протонемы через три недели после прорастания, К — образование полового поколения.

их внешней и внутренней дифференцировке. В то время как диплоидное поколение построено по обычному типу сухопутного зеленого растения, гаплоидное поколение (заросток) имеет вид слабо расчлененной зеленой пластинки, приуроченной к полуводному существованию.

При рассмотрении цикла развития папоротников, естественно возникает вопрос, какое биологическое значение имеет обособленное существование чередующихся поколений. Образовавшиеся в спорангиях споры могли бы прорасти на материнском растении, пользуясь готовой пищей, и развивать половые органы. Нужно заметить, однако, что подобно водорослям и мхам, папоротникообразные сохранили подвижные мужские гаметы, которые нуждаются в воде для своего передвижения и отыскания яиц. Поэтому весьма вероятной представляется мысль, что отделение

гаплоидного поколения и самостоятельное существование его рассчитано на обеспечение копуляции гамет.

Слабую дифференцировку тела заростка, напоминающего слоевище водных растений, также можно отнести на счет его полуводного существования, истинная цель которого сводится к отысканию подходящей обстановки для копуляции гамет.

У папоротникообразных в соответствии с переходом их к сухопутному образу жизни мы находим дифференцированный третий главный орган растительного организма, а именно корень, а в анатомическом строении дифференцировку настоящих сосудов, вследствие чего папоротникообразные называют также сосудистыми споровыми.

В группе папоротникообразных растений мы встречаемся с тенденцией редуцировать заросток: эта тенденция ясно выражена у разноспоровых папоротников *Marsileaceae* и *Sakviniaceae*, ведущих водный образ жизни, у *Isoëtinae* и *Selaginellaceae*.

У этих растений наблюдается еще одна характерная особенность, а именно разная величина спор, дающих мужские и женские заростки. В цикле развития семянных растений ничего принципиально нового мы уже не находим с точки зрения основного плана. Но окончательное приспособление к сухопутному образу жизни вызвало существенные изменения в некоторых стадиях.

Прежде всего окончательно утверждается принцип деления гаплоидных спор на макро- и микроспоры, а получающиеся из них заростки редуцируются до крайней степени и при развитии не покидают споры. Особенно сильной редукции подвергаются мужские заростки, что впрочем, намечается уже у разноспоровых папоротникообразных растений.

Очень существенным изменением является также потеря мужскими гаметами органов движения и развитие пыльцевой трубки, назначение которой сводится к проведению сперматозоидов к яйцам. Вместе с потерей ресничек мужские гаметы утрачивают почти совершенно протоплазму и превращаются в генеративные ядра.

У высших растений мы находим, следовательно, ясно выраженную тенденцию слить диплоидное и гаплоидное поколение в одно целое. Что касается пыльцевой трубки и редукции заростков, то эти изменения стоят в прямой связи с приспособлением к сухопутному образу жизни. Развитие соматической зеленой ткани у заростков имеет биологическое значение лишь при том самостоятельном образе жизни, который необходим для отыскания благоприятной среды к передвижению мужских гамет. При жизни на суше мало-по-малу уменьшаются шансы для заростков найти подходящее влажное место, чтобы мужские гаметы могли плавать. В интересах обеспечения копуляции гамет, женские заростки остаются на производящем растении, и их соматическая часть редуцируется, так как половые органы могут развиваться на счет питательного материала, притекающего из материнского растения. Так как вода перестает играть роль среды для передвижения мужских гамет, то остается воздух, который может быть использован с той же целью. Мы могли бы себе представить,

что, приспособляясь к этим новым условиям, растение могло бы выработать летающие мужские гаметы вместо плавающих. На самом деле функцию летания взяли на себя микроспоры, которые, поэтому, в противоположность макроспорам, отделяются от производящего их растения.

В группе голосемянных растений, а именно у *Cycas*, мужской заросток состоит всего из трех клеток, из которых одна превращается в гаусторий, ветвистую нить, проникающую в ткань макроспорангия (ядро семязпочки) и высасывающую питательные вещества. Развитие мужского заростка и мужских гамет в данном случае совершается на счет растения дающего макроспоры. Возможность питания на счет готового органического материала естественно повела к редукции соматической части мужского заростка, как это произошло и с женскими заростками, не покидающими материнского растения. Мы видим, таким образом, что приспособление всей внешней формы полового акта к новым условиям сухопутного образа жизни растения повело к перенесению функции питания на материнское растение, производящее макроспоры, вследствие чего мужские и женские заростки подверглись редукции в своей соматической части. У высших цветковых растений исчезают последние следы соматической ткани заростков. Начиная с хвойных, у всех высших цветковых растений микроспора вырастает в пыльцевую трубку, которую можно сравнить с гаусторием саговников, так как она служит, между прочим, и для извлечения готового питательного материала. Главная же функция пыльцевой трубки сводится к проведению генеративных ядер. Еще у саговников мужские гаметы обладают ресничками и по существу не отличаются от сперматозоидов папоротников. Но движение здесь уже потеряло тот первоначальный смысл, который оно имеет у папоротников, так как сперматозоиду нет необходимости передвигаться на значительное расстояние для отыскания яйца. Потеря органов движения у мужских гамет высших цветковых растений естественно должна была произойти за отсутствием необходимости к передвижениям на значительное расстояние в водной среде.

Вместе с редукцией соматической части заростков у высших цветковых растений подвергаются редукции и половые органы, антеридии и архегонии, вследствие чего в результате получается половой аппарат чрезвычайно простого строения, состоящий всего из нескольких голых клеток.

На ряду с редукцией полового поколения у семянных растений особое значение получают макроспорангии. Получившаяся путем копуляции гамет зигота не проходит стадии покоя, как это мы наблюдаем обычно у слоевищных растений. Она тотчас же прорастает и дает зародыш, который останавливается на известной стадии развития и впадает затем в состояние покоя. Из макроспорангия развивается семя, которое и отделяется от материнского растения. Новое растение проводит, таким образом, часть своей жизни на материнском, питаясь на его счет.

У покрытосемянных растений в развитии зародыша принимает косвенное участие не только макроспорангий, но и спорофилл, вследствие

чего получается особое образование, называемое плодом, который отделяется от материнского растения.

Таким образом, параллельно с редукцией полового поколения и утратой им самостоятельного с точки зрения питания образа жизни, у высших растений наблюдается существенное изменение тех частей сомы, которые служат для развития этого поколения у растения производящего. Если у папоротникообразных растений уже наблюдается существенное изменение формы листьев, несущих спорангии, то у высших цветковых растений такой метаморфозе подвергается целый побег.

Выше уже было указано, что в основе этой метаморфозы лежит питание готовыми органическими веществами органов, производящих спорангии, физиологическая сущность метаморфозы сводится к редукции зеленой ассимилирующей ткани.

В результате не только половое поколение, но и части производящие гаплоидные споры, спорофиллы, начинают играть роль паразитов на производящем растении.

Этот физиологический принцип проводится с большой последовательностью в растительном царстве, вследствие чего вокруг чисто половых элементов, каковыми являются антеридии, архегонии и гаметы, создается известная сфера, которую можно назвать репродуктивной, хотя морфологически она принадлежит производящему растению, как часть его сомы.

Именно по этой причине не всегда легко определить, что считать половыми органами у растения. Обычно такими органами считаются тычинки и пестики, т. е. спорофиллы, производящие микро- и макроспорангии. С чисто морфологической точки зрения вряд ли это правильно, так как не только спорофиллы, но и спорангии принадлежат диплоидному поколению. Морфологически половыми органами следует считать антеридии и архегонии, а при распространенном толковании макро- и микроспоры.

С физиологической же точки зрения к половой сфере можно отнести не только спорофиллы, но все части цветка, как особого побега, играющего вполне определенную роль репродуктивной части растения.

На основании высказанных соображений в цикле развития семенных растений можно различать следующие стадии:

- | | |
|--|------------------------|
| 1) Прораствание зиготы и развитие зародыша семени.
Созревание семени и плода | } Диплоидное поколение |
| 2) Состояние покоя на стадии созревшего семени . . . | |
| 3) Прораствание семени, как дальнейшего развитие зародыша и вегетативный рост индивидуума . . . | |
| 4) Развитие спорангиев (пыльников и семязачек) и образование гаплоидных спор (пыльцы и зародышного мешка), сопровождающееся редукционным делением ядра. Эту стадию обычно называют цветением | |
| 5) Прораствание гаплоидных спор, развитие гамет и их копуляция. Эту стадию также обычно относят к цветению | } Гаплоидное поколение |

Из этого весьма краткого обзора внешних черт развития индивидуума у высших растений ясно выступает тот факт, что при переходе к сухопутному образу жизни снова восстанавливается цельность индивидуума, и половое поколение, потеряв свою самостоятельность, становится частью его.

Остановимся теперь несколько подробнее на отдельных стадиях развития высших покрытосемянных растений. Как мы видели выше, упрощение полового аппарата здесь зашло так далеко, что весь он оказался представленным несколькими голыми клетками.

Согласно толкованию *Порша*, все клетки зародышевого мешка ко времени полного развития женского аппарата представляют собой два архегония. Яйцо, синергиды и одно ядро зародышевого мешка (т. наз. полярное ядро) составляют один архегоний; три антиподы и второе полярное ядро соответствуют второму архегонию. По этому толкованию заростка в сущности нет, остались лишь половые органы.

По мнению *Страсбургера*, *Веска*, *Гиньяра*, *Ветштейна* и др., остаток женского заростка представлен антиподами, а яйцо и синергиды соответствуют трем редуцированным архегониям.

До настоящего времени в нашем распоряжении еще нет достаточного числа фактов для того, чтобы можно было вполне определенно остановиться на одном из этих толкований.

Еще более затруднительно толкование мужского аппарата, состоящего из одной вегетативной и одной генеративной клетки, дающей два генеративные ядра. Таким образом, если отрешиться от мысли, что половой аппарат покрытосемянных произошел от такового папоротникообразных, путем упрощения, то половыми органами у покрытосемянных можно считать макро- и микроспоры, как непосредственно дающие гаметы. Весьма сложно обставлен у покрытосемянных и процесс оплодотворения. Помимо слияния мужского генеративного ядра с яйцеклеткой, что соответствует общей схеме оплодотворения у всех более низко организованных растений, здесь мы имеем еще слияние двух полярных ядер, дающих вторичное ядро зародышного мешка, и, кроме того слияние второго генеративного мужского ядра с этим вторичным ядром зародышного мешка. При этом случается, что к моменту слияния с мужским генеративным ядром полярные ядра еще не успели слиться друг с другом (напр., у лилейных), и тогда мужское ядро сливается с одним из полярных ядер. Какой смысл этого необычайного явления, известного под названием двойного оплодотворения?

Всего проще предположить, как это делает *Навашин*, открывший двойное оплодотворение, что в данном случае происходит образование двух зигот, из которых одна дает начало зародышу семени, а другая — вторичному белку (эндосперму).

Существенное отличие этой второй зиготы сводится к тому, что ее ядро получается слиянием не двух, а трех ядер, двух полярных и одного мужского.

Дальнейшая судьба этого ядра сводится к повторному делению, вследствие чего образуется большое число ядер, располагающихся по стенке зародышного мешка в общей массе протоплазмы. Затем между ядрами возникает сразу сеть перегородок, и в результате получается однородная ткань, более или менее выполняющая полость зародышного мешка (рис. 401).

Заметим кстати, что такой способ возникновения большого числа клеток некоторые ученые называют свободным образованием клеток в отличие от повторного деления одной клетки, сопровождающегося образованием оболочки после каждого деления.

Образовавшаяся ткань, называемая белком, или эндоспермом, может затем развиваться далее, вытесняя всю ткань ядра семязпочки и часть покровов, так что, в конце концов, может остаться только один слой клеток от ядра семязпочки, играющий впоследствии роль кожуры семени.

Только-что описанный способ образования белка является наиболее частым, но он может развиваться также повторным делением двух клеток, возникающих после первого деления ядра белковой зиготы вместе с оболочками, иногда же в образовании белка принимает участие только одна из этих клеток, тогда как другая исчезает.

Рассматривая слияние мужского генеративного ядра с вторичным ядром зародышного мешка как акт оплодотворения, необходимо признать белковую зиготу равноправной со всякой зиготой, а самый белок приравнять обыкновенному зародышу.

Такой взгляд оправдывается теми явлениями наследственности, которые были описаны выше под именем ксений. В случае скрещивания разных форм белок, подобно всякому гибриднему зародышу, обнаруживает определенные морфологические признаки гибридов.

В отличие, однако, от обыкновенного зародыша белок никогда не дает растения, и развитие его останавливается на стадии эмбриональной ткани вместе с созреванием семени. У очень многих растений процесс развития белка останавливается задолго до созревания семени, и тогда получают так называемые безбелковые семена в отличие от белковых, содержащих, кроме обыкновенного зародыша, также и белок.

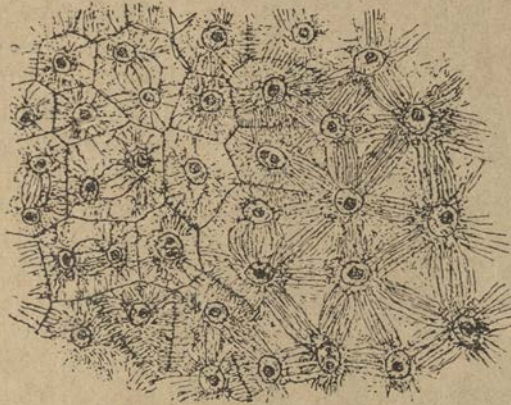


Рис. 401. Образование эндосперма путем свободного образования клеток внутри зародышного мешка *Reseda odorata*.

Зигота, полученная слиянием мужского генеративного ядра с яйцеклеткой, делится на две клетки, и эта стадия носит название первичного зародыша (*proembryo*).

Одна из этих клеток путем многократного деления дает зародыш (*embryo*), а другая также после нескольких делений образует подвесок (*suspensor*), который погружается в ткань белка (рис. 402).

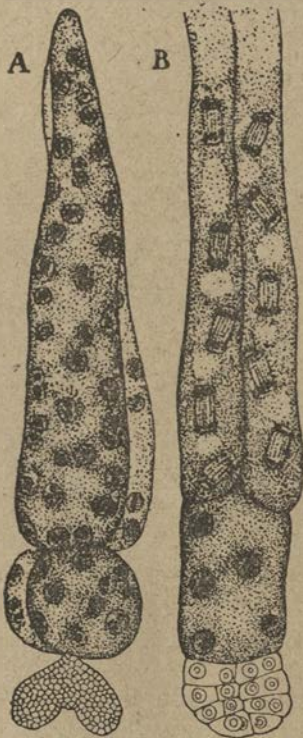


Рис. 402. Подвесок у *Orobus angustifolius* (А) и у гороха (В). Он составлен из немногих крупных многоядерных клеток. Выше на подвеске мелкоячеистый зародыш.

Деления клеток, образующих зародыш, совершаются по определенному плану, вследствие чего ко времени созревания семени зародыш расчленяется на определенные морфологически отличные части.

Помимо корешка, почечки и подсемянодольного колена, являющихся зачатками основных органов взрослого растения, зародыш имеет еще свои собственные органы в виде семядолей. У голосемянных число семядолей непостоянно, колеблясь от 2 до 15; у покрытосемянных оно делается уже постоянным и служит одним из основных признаков, по которому этот отдел растений разделяется на два класса: односемянодольных или однодольных и двусемянодольных или двудольных.

У однодольных семядоля развивается обыкновенно из конечной клетки зародыша: например, у частухи (*Alisma Michaletii*) зародыш сначала состоит из трех клеток, из которых конечная дает семядолю, средняя образует среднюю часть, из которой впоследствии развивается почечка, а нижняя образует корешок. У двудольных конечная клетка дает обе семядоли и почечку, а корешок развивается из самой верхней клетки подвеска.

Во время развития зародыша ткань ядра семяпочки идет на питание зародыша и эндосперма или разрушается механически. В некоторых случаях ядро остается, клетки его на-

полняются запасными питательными веществами и образуют то, что называется периспермом семени. Наконец, иногда часть ткани ядра семяпочки идет на образование кожуры семени, которая обыкновенно развивается из покровов семяпочки.

Обычно семя ко времени созревания значительно превосходит по величине семяпочку, вследствие чего для образования кожуры, облекающей зародыш и эндосперм, необходимо разрастание покровов семяпочки. Таким образом, в развитии зародыша косвенное участие принимает ткань материнского растения.

Развитие зародыша останавливается на известной стадии, при чем в белковых семенах ткань белка, а в безбелковых ткань семядолей наполняется большим количеством запасных питательных веществ, кожура приобретает определенное для данной формы строение, и семя, так или иначе, отделяется от производящего растения.

Таким путем заканчивается первая стадия развития семенного растения. У покрытосемянных растений, как уже указано выше, косвенное участие в развитии зародыша принимает также спорофилл, ткани которого разрастаются и образуют околоплодник. У некоторых растений (например, *Azalia*, *Ravenala* и др.) семена снабжены присемянниками, представляющими собой разной формы образования, облегающие в большей или меньшей степени семя и развивающиеся на счет ткани спорофилла.

Наконец, в некоторых случаях влияние зародыша распространяется еще далее и в образовании плода принимают участие ткани цветоложа, цветоножки или покровов цветка (например, у земляники, шиповника и др.).

С точки зрения динамики развития весьма характерным является то обстоятельство, что дифференцировка зародыша происходит в условиях питания готовыми органическими веществами, так как по существу зародыш ведет жизнь паразита на материнском растении. Правда, у некоторых растений (например, у бобовых, клена, фисташника) семядоли зародыша приобретают зеленый цвет; однако, это происходит уже после формирования зародыша. Кроме того, вряд ли в данном случае может играть сколько-нибудь значительную роль в питании фотосинтез, так как к зародышу проникает очень мало света, лучи которого должны пройти через зеленую стенку околоплодника и слой кожуры.

Во всяком случае накопление хлорофилла в зародыше семени является скорее исключением; поэтому общим правилом является питание зародыша готовыми органическими веществами именно в период его дифференцировки.

Таким образом то расчленение тела зародыша, которое мы наблюдаем, стоит вне прямого влияния внешних агентов на зиготу; оно представляет результат чисто внутреннего процесса развития, при чем определенное внешнее выражение получает не только полярность, но также и план будущего построения растения.

Выше мы неоднократно указывали, что расчленение тела растения на три главные органа, корень, стебель и лист, имеет ясный приспособительный характер к условиям питания при сухопутном образе жизни. У семянных растений это расчленение настолько зафиксировалось во внутренней организации зиготы, что оно обнаруживается с самого начала развития индивидуума, когда в отношении питания ему еще нет необходимости согласовать развитие отдельных частей с воздействием внешних агентов. Физиологическая сторона процесса развития зародыша до настоящего времени весьма слабо разработана, и потому остается неясной ближайшая причина остановки развития. Питательный органический

материал, полученный зародышем от материнского растения, вначале употребляется зародышем на увеличение своего тела, а затем начинает накапливаться в форме запасов. Таким образом, ход обмена веществ между зародышем и питающим его растением подвергается существенному изменению, ближайшие причины которого остаются невыясненными.

Возможно, что в данном случае играет роль недостаточный приток воды к зародышу, тело которого не связано непосредственно с проводящими пучками материнского растения.

Что касается разрастания некоторых тканей семяпочки, которое сопутствует развитию зародыша, то его можно отнести с большей вероятностью на химическое раздражение, исходящее от зародыша. В данном случае происходит явление физиологически аналогичное тому, которое наблюдается при образовании так называемых галлов под влиянием насекомых. Очень многие насекомые кладут свои яйца в ткани живых растений, при чем выдупляющиеся из яиц личинки питаются на счет живого содержимого клеток растения.

Под влиянием химического раздражения, получаемого растением от личинки, а может быть также от веществ, выпускаемых насекомым при уколе яйцекладом, ткань дает разрастание, форма которого определяется как видом растения, так и видом насекомого. Форма эта нередко бывает столь же постоянной для данного растения и данного насекомого, как постоянна форма плодов и семян для того же растения.

Внешняя форма семени у разных форм растений весьма разнообразна, но для каждой формы постоянна.

То же самое следует сказать и относительно образования плода, околоплодник которого получается путем разрастания ткани спорофилла (завязи). И здесь разрастание происходит под влиянием химических импульсов, исходящих от зародыша. У некоторых сортов культурных растений, например, у груши, яблони, крыжовника, огурцов и бананов, плоды развиваются без опыления цветов и, следовательно, вовсе не заключают семян. Явление это, известное под именем партенокарпии, экспериментально весьма мало изучено; но оно во всяком случае показывает, что специфическое разрастание тканей материнского растения, необходимое для образования плода, может происходить также исключительно под влиянием внутренних формообразующих факторов, независимо от определенного химического раздражения со стороны зародыша.

В огромном большинстве случаев, однако, как семяпочка, лишенная по каким-либо причинам зародыша, так и завязь, лишенная нормально развивающихся семян, весьма быстро умирают и сбрасываются растением. Выше уже было упомянуто, что плоды бывают сухими и мясистыми. И в том и в другом случае стенка завязи претерпевает нередко весьма существенные изменения в своем строении.

При развитии сухих плодов физиологический процесс идет в том же направлении в сторону обезвоживания ткани, как и при развитии семени, с тою, однако, разницей, что в стенке околоплодника не накапливаются запасные органические вещества. Сочные и мясистые плоды, напротив,

нередко ко времени созревания оказываются весьма богатыми водой; кроме того, в их тканях накапливается очень большое количество органических веществ в запасной форме.

Это накопление запасов в околоплоднике, однако, совершенно не имеет никакого значения для зародышей семян с точки зрения их питания. Обычно семена, так или иначе, освобождаются из мясистого околоплодника и их зародыши при прорастании питаются запасами, скопленными в самом семени.

Выше уже было отмечено то характерное отклонение от нормального типа развития, которое известно под названием партеногенезиса. Под этим термином обычно понимают превращение яйцеклетки в зиготу без оплодотворения. Известны, однако, случаи, когда зародыши развиваются не из яйцеклетки, а из синергид (у мимозы, касатика) или антипод (например, у *Allium odorum*). Наконец, у некоторых растений наблюдалось образование зародышей даже из клеток ядра семязпочки (например, у *Alchemilla*, *Colchicum*, *Citrus*), не имеющих никакого отношения к половому аппарату. При этом случается, что одновременно начинается развитие нескольких зародышей в одном и том же зародышном мешке; это явление носит название полиэмбрионии.

Описанное выше нормальное расчленение тела зародыша является общим правилом; существуют, однако, растения, у которых зародыш ко времени созревания семени остается нерасчленным и представляет овальное многоклеточное тело. Это наблюдается, например, у многих орхидных.

Углеводы, белки и жиры являются наиболее распространенными формами запасных органических веществ, скопляемых в белке или семядолях зародыша семени. Обычно присутствуют все три названные группы соединений, но количественное соотношение их может колебаться в весьма широких пределах. Углеводы накапливаются в семенах чаще всего в форме крахмала, а белки в форме описанных выше алейроновых зерен. В зависимости от преобладания крахмала или масла, различают две главные группы семян: крахмалистые и маслянистые семена. Зерновые хлеба и маслянистые культурные растения могут служить образцами для такого деления. И в крахмалистых, и в маслянистых семенах присутствуют также белки, но маслянистые семена обычно богаче белками, чем крахмалистые.

Однако, у многочисленных представителей бобовых растений, к которым относится, между прочим, обыкновенный горох, семена заключают наряду с крахмалом также значительное количество белков. Гораздо реже углеводы накапливаются в форме клетчатки (например, у финика).

С биологической точки зрения снабжение зародыша семени известным запасом пищи можно рассматривать как специфическое приспособление в интересах быстрого и правильного развития главных органов, необходимых для самостоятельного питания при сухопутном образе жизни.

Прилагаем табличку, показывающую содержание углеводов, жиров и белков в различных семенах.

Количества углеводов, жиров и белков в семенах.

	В % от сухого веса		
	Углеводы	Жиры	Белки
А. Крахмалистые семена.			
Пшеница (<i>Triticum vulgare</i>)	68,65	1,85	12,04
Гречиха (<i>Fagopyrum esculentum</i>)	71,73	1,90	10,18
Каштан (<i>Castanea vesca</i>)	43,71	2,49	3,80
Дуб (<i>Quercus pedunculata</i>)	46,83	3,08	3,26
В. Маслянистые семена.			
Лен (<i>Linum usitatissimum</i>)	22,23	33,64	22,57
Конопля (<i>Cannabis sativa</i>)	21,06	32,58	18,23
Мак (<i>Papaver somniferum</i>)	18,72	40,79	19,53
Миндаль (<i>Amygdalus communis</i>)	7,84	53,02	23,49
С. Бобовые.			
Горох (<i>Pisum sativum</i>)	52,68	1,89	23,15

ГЛАВА XLVIII.

Стадия покоя у семян. Анабиоз. Условия прорастания семян. Температура. Вода. Свет. Физиологические явления прорастания. Дыхание. Мобилизация запасов семени. Морфология прорастания. Рост корешка, подсемянодольного колена, почечки. Постепенное усложнение организации проростка. Стадия вегетативного роста у высших растений. Возникновение и развитие осей. Длинные и укороченные побеги. Отмирание старых органов. Порядок заложения новых точек роста. Внутренняя дифференцировка и отмирание тканей.

Созревшее и отделившееся от материнского растения семя вступает в стадию более или менее продолжительного покоя. Потеря воды при созревании семени настолько значительна, что уже этой одной причины достаточно для ослабления и приостановки физиологической деятельности ткани.

Обычно энергию общей жизнедеятельности организма определяют по энергии дыхания. В этом отношении весьма интересны данные *Кольквица*, который определял количество углекислого газа, выделяемое зернами ячменя при постепенном их высушивании. Количество углекислого газа, выделенное при комнатной температуре в течение суток одним килограммом зерен, выразилось следующими цифрами:

Содержание воды в %	Количество CO ₂ в миллигр.
19—20	3,59
14—15	1,40
10—12	0,35

Нужно заметить, что в свежем только-что собранном ячмене содержится не более 20%, а в воздушно-сухих зернах от 10 до 12% влаги.

Приведенные цифры показывают, что энергия дыхания ко времени созревания плода и семени становится очень слабой, а затем, по мере высыхания его, она падает весьма быстро.

Энергию дыхания воздушно-сухих зерен ячменя уже можно считать практически равной нулю, так как при такой энергии зерно теряет $\frac{1}{100}$ своего веса приблизительно через 100 лет.

Правда, если повысить температуру до 50° С, то зерна, содержащие 10—12% влаги, выделяют в сутки на 1 килограмм своего веса до 15 миллигр. СО₂. Однако, и эту энергию дыхания нельзя признать значительной. Если мы допустим, что недостаточный приток воды к зародышу является главной причиной, вызывающей остановку его развития и общее ослабление физиологической деятельности, то является вопрос, происходит ли полная остановка жизнедеятельности на стадии покоя и необходима ли такая остановка для будущего развития растения?

Опыты *Шредера* показывают, что из зерен ячменя можно удалить почти всю воду, понизив ее содержание до 3 и даже до 1%; высушенный таким образом ячмень после пребывания в таком состоянии в течение трех месяцев затем прорастает. Само собою разумеется, что высушенные таким образом зерна если и продолжают дышать, то эффект такого слабого дыхания не может иметь физиологического значения. Прямые опыты *Беккереля* показывают, что хорошо высушенные семена действительно не обнаруживают дыхания и потому мы можем с большой вероятностью заключить, что на стадии покоя семя может совершенно прекратить жизнедеятельность и впасть в состояние, которое называют *анабиозом* или *латентным состоянием*.

Состояние это чрезвычайно интересно с теоретической точки зрения, так как оно показывает, что для сохранения организма в живом состоянии вовсе нет необходимости в непрерывном поддержании физиологической жизнедеятельности.

Впадшее в состояние анабиоза семя подобно всякому предмету неживой природы, так как в нем отсутствуют все те физиологические признаки, по которым мы определяем наличие жизни. Вместе с тем мы не можем признать такое семя мертвым, так как в нем сохраняется способность к жизни. Здесь граница между жизнью и смертью сглаживается, и мы не в состоянии определить, где кончается первая и начинается вторая. Состояние анабиоза во всяком случае весьма рельефно выдвигает все то огромное значение для жизни, которое имеет внутренняя организация организма. Организм может прекратить всякие проявления жизни, но, благодаря присущей ему организации, жизнь со всеми ее внешними проявлениями снова пробуждается в нем, как только внешние условия окажутся благоприятны для этого.

У споровых растений покоящиеся споры также теряют значительное количество воды и впадают в состояние анабиоза. У очень многих растений семена могут выдерживать почти полное высушивание и впадать в

состояние, близкое к полному анабиозу; в таком состоянии семена сохраняют жизнеспособность или, как обычно говорят, всхожесть, различное время, у одних видов несколько месяцев, у других несколько лет. По данным *Бургерштейна* сухие семена ячменя, овса, пшеницы при хороших условиях хранения сохраняют всхожесть в течение 10 лет, между тем как семена ржи к этому времени уже теряют свою всхожесть. 25 лет является предельным сроком для сохранения всхожести семян весьма многих растений, однако, есть виды, у которых семена сохраняют всхожесть более 100 лет (например, у *Nelumbium*).



Рис. 403. *Bruguiera caryophylloides*. Ветка дерева с проросшими на нем семенами.

Далеко не все семена способны выносить сильное высушивание; так, напр., семена *Oxalis rubella*, *O. lancifolia*, *Coffea arabica*, *Dictamnus fraxinella*, *Angelica Archangelica* и др. при высушивании теряют всхожесть. Таким образом, внутренняя организация протоплазмы далеко не у всех растений может выносить обезвоживание.

Чем именно обуславливается потеря всхожести у семян, выносящих высушивание, с течением времени, неизвестно. Обычно при этом наблюдаются довольно большие различия между отдельными семенами одного и того же растения. Нужно заметить, однако, что физиологическая сторона стадии покоя семян весьма мало разработана. Некоторые данные указы-

вают на то, что в покоящихся семенах претерпевают изменение белковые вещества, у которых уменьшается растворимость. Весьма возможно, следовательно, что при этом нарушается внутренняя тонкая организация протоплазмы.

У многих растений созревшее семя способно прорасти тотчас после отделения от растения, а у так называемых живородящих растений (напр., *Rhizophoraceae*, *Polygonum viviparum*, *Poa alpina* и др.) даже прямо на материнском растении. Можно думать поэтому, что при наличности определенных условий зародыш семени может не приостанавливать своего развития (рис. 403).

Известны, однако, многие растения, семена которых нуждаются в известной более или менее продолжительной стадии покоя. Так, напр., по данным *Кипица* семена ясеня, береста и кедра прорастают лишь на следующий год после созревания.

Семена некоторых растений при этом обнаруживают очень большие различия индивидуального характера; так, напр., семена *Euphorbia suparissias* могут постепенно прорасти в течение 4—7 лет. Во многих случаях прорастание семян может быть ускорено, если облегчить доступ воды к семени через кожуру. У многих бобовых растений семена имеют кожуру чрезвычайно медленно пропускающую воду, вследствие чего на практике нередко приходится прибегать к искусственному повреждению кожуры в целях облегчения доступа воды к семени.

Так, напр., семена *Gleditschia triacanthos*, обычно весьма неравномерно прорастающие, обнаруживают дружное и быстрое прорастание, если кожура их будет надпилена или повреждена механически другим способом.

Весьма любопытно то обстоятельство, что семена некоторых водных растений нуждаются во временном предварительном высушивании для прорастания (напр., семена тропических *Eichhornia*, *Heteranthera*, *Mayacca fluviatilis*). По данным Фишера семена многих водных растений долго не прорастают даже в том случае, если они лежат в воде; то же самое наблюдается и у насыщенных водой семян омелы (*Viscum album*). Таким образом, нужно думать, что, по крайней мере, у некоторых растений семена должны пройти более или менее продолжительную стадию покоя, прежде чем зародыш окажется способным к дальнейшему развитию. Физиологическая сторона относящихся сюда явлений, однако, остается совершенно невыясненной.

Главными факторами для прорастания семян являются вода, воздух (кислород) и тепло. При достаточном доступе воды семя сначала набухает и, только после того как все ткани пропитаются водой, начинается собственно прорастание. Так как прорастание физиологически является процессом роста, то понятно, что на него оказывает существенное влияние температура. Мы можем, следовательно, отличать для прорастания минимальную, оптимальную и максимальную температуры, абсолютная величина которых варьирует в широких пределах в зависимости от вида растения. В то время, напр., как у тропического *Sesamum orientale* оптимальная t° для прорастания достигает 35° , а максимальная 42° C, у ячменя первая равна 20° , вторая 34° C. У большого числа растений оптимальная температура для прорастания заключается в пределах от 25 до 30, реже до 35° C.

Новейшие исследования показали также, что семена некоторых растений нуждаются в освещении для прорастания. Семена некоторых видов мятлика (*Poa*), напр., совершенно не прорастают в темноте; у других растений, напр., у *Nicotiana tabacum*, свет ускоряет прорастание семян. В настоящее время установлено стимулирующее влияние света на прорастание семян многих видов растений.

Физиологически начало прорастания выражается в значительном повышении энергии дыхания, которое обнаруживается вскоре после набухания семян. Энергия дыхания весьма сильно повышается до некоторой максимальной величины и затем снова падает. Обычно прорастающие семена у растений обнаруживают более энергичное дыхание, чем отдельные

части взрослого растения. Только у очень немногих видов растений семена прорастают при ограниченном доступе кислорода. Так как в расположении зародыша семени имеется всегда определенный запас готового питательного материала, то в течение первого периода прорастания зародыш питается на счет этого готового запаса. В том случае, когда

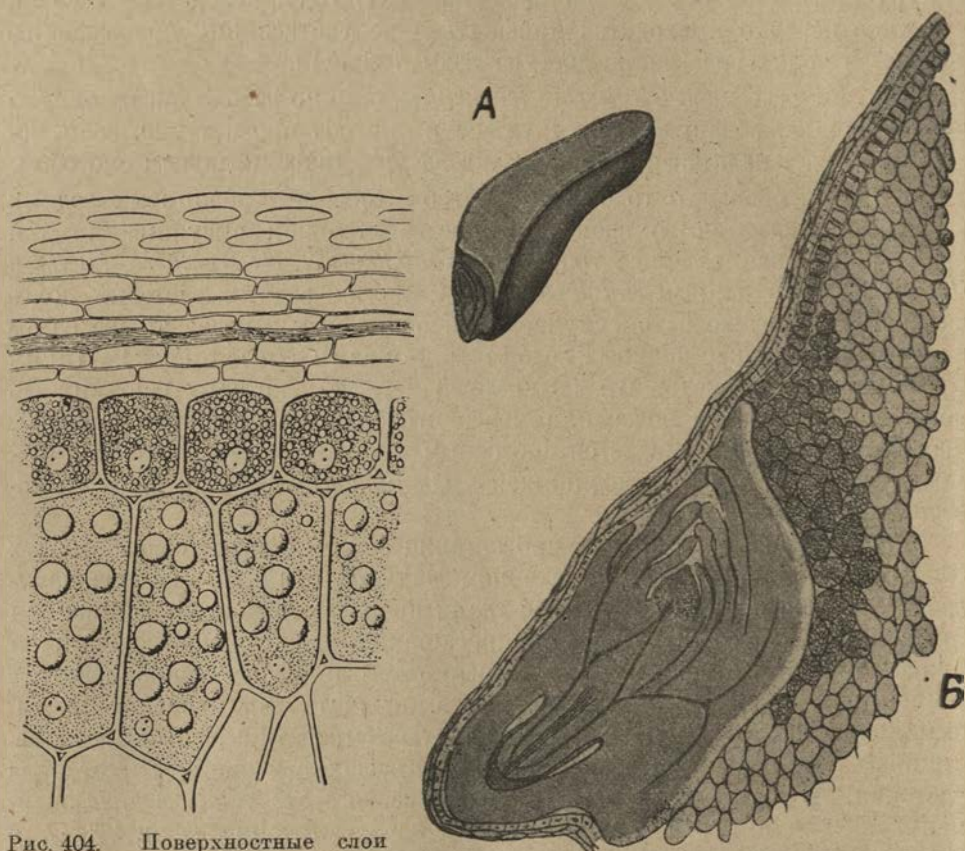


Рис. 404. Поверхностные слои пшеничного зерна. Снаружи сросшаяся оболочка плода и семени, под ней алевроновый слой с мелкими зернами белкового вещества, за ним крупные клетки крахмалоносной части эндосперма. (Из Негі).

Рис. 405. Б—Часть продольного разреза зерна пшеницы. С поверхности идет стенка завязи и под ней покров семени; глубже слева зародыш, справа эндосперм. А—полный разрез зерна для показания места, занимаемого зародышем, и алевронового слоя. (По Комарову).

запасные вещества отложены в семядолях, они мобилизуются энзиматическим аппаратом, т. е. переводятся в удобоподвижную форму и передвигаются к точкам роста, т. е. к почечке и корешку. То же самое происходит и в том случае, если запасный материал отложен в эндосперме, с той только разницей, что в этом случае обычно семядоли зародыша высасывают пищу из эндосперма. У однодольных семядоля образует специфический сосательный орган, называемый щитком (*Scutellum*), который остается в белке. При наличии сосательного органа взаи-

соотношения между складом питательных материалов, роль которого выполняет эндосперм, и проростком усложняются. Будучи принципиально однородного происхождения с зародышем, эндосперм не развивается далее во время прорастания семени. Тем не менее в эндосперме образуются все ферменты, необходимые для мобилизации запасов. Особенно удобно явление это наблюдается в зерновках злаков, напр., у пшеницы. Поверхностный однорядный слой клеток эндосперма здесь заключает алейроновые зерна, а остальная ткань плотно набита крахмалом (рис. 404 и 405).

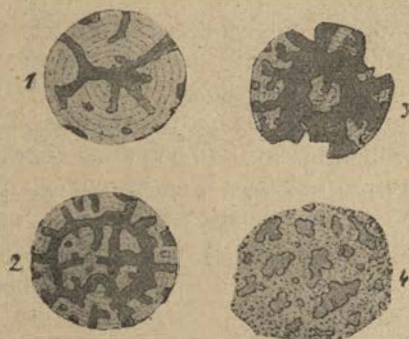


Рис. 406. Крахмальные зерна проростающего ячменя, подвергнутые действию диастаза; 1, 2, 3, 4 — последовательные стадии растворения, встречающиеся обыкновенно рядом.



Рис. 407. Проросток тывкы. На нижней стороне подсемядольного колена образовался нарост W, который помогает разрыву семанной кожуры.

Необходимый для осахаривания крахмала диастаз заключается в небольшом количестве уже в покоящемся эндосперме; однако, вместе с началом прорастания количество его весьма сильно возрастает. Под влиянием диастаза начинается растворение крахмальных зерен вследствие осахаривания крахмала, которое идет все дальше и дальше, если образующийся при этом сахар (мальтоза) будет удаляться из ткани эндосперма (рис. 406). Такой отток сахара естественно происходит, если зародыш развивается и потребляет его. Если же удалить зародыш, то образование сахара прекращается.

Ганштейну и Пуриевичу удалось показать, что само по себе присутствие зародыша в процессе осахаривания крахмала эндосперма не имеет значения; если искусственно удалить из эндосперма образующуюся в нем мальтозу, то осахаривание крахмала продолжается и в отсутствие зародыша. Зародыш, однако, может принимать участие в мобилизации запасов эндосперма путем образования и выделения ферментов. Так, напр., доказано, что щиток злаков выделяет диастаз в ткань эндосперма и тем ускоряет осахаривание крахмала в нем. В эндосперме диастаз образуется во всей ткани, но наиболее активная форма его выделяется клетками алейронового слоя, при чем здесь уже простое хлороформирование вызывает задержку в образовании диастаза. Любопытно, что хлороформиро-

вание крахмалоносной ткани эндосперма не вызывает приостановки в образовании диастаза; весьма возможно, что клетки этой ткани умирают ко времени созревания семени.

В тех сравнительно редких случаях, когда запасные углеводы представлены в форме полуклетчатки, растворению подвергаются оболочки клеток эндосперма под влиянием особого энзима, называемого *цитазой*. Частичному растворению подвергаются клеточные оболочки также и в крахмалистых эндоспермах злаков (напр., у ячменя); весьма возможно, что в данном случае растворение оболочек имеет целью облегчить доступ энзимам к запасным веществам и ускорить передвижение продуктов их превращения. Жиры в состоянии тонкой эмульсии могут проходить через клеточную оболочку и потому их передвижение может совершиться без предварительного химического превращения. Однако, в прорастающих маслянистых семенах происходит расщепление жиров при содействии энзим из группы липаз. Замечательно, что, напр., у клебевины липаза образуется в эндосперме лишь в присутствии зародыша.

В маслянистых семенах, без сомнения, происходит также превращение жиров и жирных кислот в углеводы; химизм этого процесса, однако, до настоящего времени остается неизвестным.

В противоположность жирам, запасные белки не могут проходить через клеточные оболочки без предварительного глубокого химического превращения, которое совершается под влиянием энзим из группы *протеаз* (пепсин, эрепсин, трипсин), которые известны у животных.

Мобилизованные органические запасы в ткани зародыша подвергаются новым химическим превращениям и служат материалом для построения развивающихся частей его тела.

Из всех намеченных в зародыше главных органов при прорастании семени быстрее всего растет корень, который, внедряясь в почву, весьма быстро начинает выполнять свою функцию поглощения минеральных солей. Повидимому, на это более быстрое развитие корня рассчитаны запасы семени. В запасах семени представлены не только органические вещества, но также и элементы золь, связанные с органическими веществами; зародыш имеет в своем распоряжении все необходимое для самостоятельного питания, но не в той пропорции, которая необходима для нормального развития, при чем обыкновенно не хватает минеральных солей. Очень наглядно этот недостаток зольных элементов обнаруживается при зеленении; выше уже было отмечено, что при проращивании кукурузы в дистиллированной воде у проростков наблюдается хлорозис, вследствие недостатка железа в запасах семени.

Количество органических запасов в семенах нередко бывает весьма значительно, но для их использования необходима прибавка минеральных солей, поступающих из почвы через корень; если проращивание вести в дистиллированной воде, то запасы семени часто остаются не использованными, вследствие недостатка минеральных солей. Таким образом, мы можем сделать заключение, что более быстрое развитие корня при про-

растании семени predeterminedается химическим составом запасных материялов; однако, ближайшие физиологические причины этого явления остаются неясными. Вслед за корнем весьма быстро развивается и та часть стебля, которая называется подсемянодольным коленом и которая является зародышевым стеблем. Особенно сильное развитие получает эта часть зародыша у тех растений, у которых семядоли выносятся из почвы наружу и играют физиологическую роль листьев. Подсемянодольное колено при этом нередко образует весьма характерный изгиб, верхушка которого служит для того, чтобы пробуровать слой почвы, лежащий над семенем (рис. 407).

Типичными примерами подобной формы прорастания могут служить подсолнечник, фасоль, сосна, ель. Если семядоли остаются в почве, то быстрое развитие получает первое надсемянодольное колено стебля, которое также нередко образует характерный изгиб на верхушке, как это мы видим, напр., у гороха.

Если семядоли выносятся наружу, то нередко они разрастаются и превращаются в настоящие листья, приобретая зеленый цвет (напр., у подсолнечника, фасоли и др.).

Позже всех частей зародыша развивается почечка, из которой получается первый побег. У растений с сложно дифференцированными листьями усложнение листа совершается постепенно по мере развития побега. Общим правилом является чрезвычайно простая форма семядолей по сравнению со срединными листьями побега. Лишь очень немногие растения уклоняются от этого общего порядка развития; так, напр., у липы семядоли оказываются более сложно расчлененными, чем листья побега, развивающегося из почечки. Семядоли, будучи первичными листьями, обычно имеют и самую простую форму, вследствие чего по форме семядолей нельзя определить, насколько сильно будут расчленены листья побега (рис. 408 и 409).

Молодой проросток высшего растения по своей внешней упрощенной форме и расчленению как бы напоминает те этапы, через которые прошло растение в историческом развитии процесса усложнения своей организации. Развитие индивидуума или онтогенеза воспроизводит перед нами в сокращенном виде филогенез, т. е. развитие растительного царства, начиная от простых форм и кончая наиболее сложными.

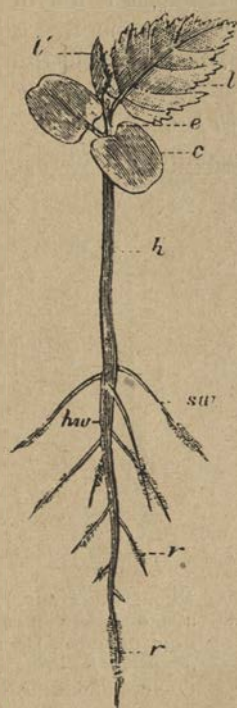


Рис. 408. Прорастающий граб, *Carpinus Betulus*. Близ верхушек корешков у *r* пояс корневых волосков; *hw* — главный корень, *h* — подсемянодольное колено, *c* — зеленевшие семядоли, *e* — почечка, *l* и *l'* — первые листья, развившиеся из почечки.

Явление это наблюдается одинаково как в растительном, так и в животном мире, и потому ученые придают ему значение общего биологического закона развития.

Исследование проростков и вообще молодых форм растений действительно дает очень ценный материал для суждения о происхождении взрослых форм, которые могут обнаруживать большое различие у близких по организации растений.

Так, напр., у некоторых австралийских акаций (напр., у *Acacia ruscifolia*) листья заменены филлодиями; это превращение сложно дифференцированных листьев в филлодии можно наблюдать как раз у моло-

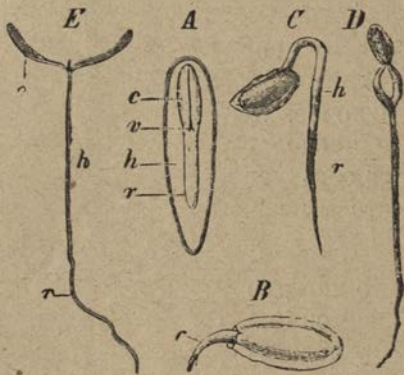


Рис. 409. *Thuja occidentalis*. В А — зрелое семя в продольном срединном разрезе, В до Е стадии проростания; *h* — подсемядольное колено, С — семядоли, *r* — корешок, *v* — стеблевая верхушка (конус нарастания). А увелич. в 5 раз, В и С — в 2 раза. D и Е — естеств. велич.

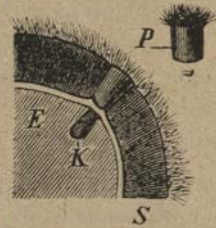


Рис. 410. Разрез через верхнюю часть плода пальмы *Acrocomia sclerocarpa*; S — твердая каменная скорлупа, P — находящаяся в ней пробка, легко выдвигаемая проростком K при его проростании, E — эндосперм. (По Пфитцнеру).

дых проростков, у которых обнаруживаются все переходные стадии от листа к филлодию. Кожура семени ко времени созревания обычно бывает представлена мертвыми тканями и потому она часто лопается и сбрасывается уже после набухания семени или во время начальных фаз развития зародыша. В семенах с очень твердой кожурой наблюдаются особые утонченные места, специально предназначенные для выхода зародыша наружу (напр., у *Cocos nucifera*, *Cocos latifolia*, *Acrocomia Sclerocarpa*, видов *Pandanus*, *Canna*, *Typha*, *Potamogeton*, *Onobrychis* и др.). Таким образом, уже в организации семени намечается определенный порядок развития тканей, которым обеспечивается прорастание. В этом отношении особенно любопытно образование особой пробки в твердой кожуре семени *Acrocomia Sclerocarpa*; пробка эта выталкивается зародышем наружу (рис. 410).

Быстро развивающийся корешок зародыша служит не только для извлечения из почвы питательных минеральных веществ, но также и для укрепления молодого растения в земле. При этом нередко наблюдается

втягивание проростка в землю путем укорачивания корня. Укорачивание происходит под влиянием тургора, который растягивает клетки коры не в продольном, а в поперечном к оси направлении, вследствие чего корень сжимается и укорачивается по оси. Подобное явление происходит вследствие неравномерного утолщения оболочек в паренхиме коры, которые реагируют в данном случае на подобие замыкающих клеток устьица, также имеющих неравномерно утолщенные стенки. Укоротившийся под влиянием тургора корень затем утолщается, чем и закрепляется его положение.

Явление укорачивания корней особенно наглядно демонстрируется у растений, снабженных розеткой листьев, прижатых к земле; несмотря на удлинение корневой шейки, розетка, вследствие укорачивания корней, все время остается прижатой к земле.

Укрепившийся корнями в земле молодой проросток вступает в фазу самостоятельного питания и дальнейшего роста.

Существенной особенностью развития высшего растения является непрерывность вегетативного роста и постоянная дифференцировка новых органов на место устаревших, которые сбрасываются. В простейшем случае развитие индивидуума может закончиться образованием одного побега, на верхушке которого формируется цветок. Побег, несущий цветок, приостанавливает свой рост, вследствие чего растения, у которых основной побег, развивающийся из почечки зародыша, оканчивается цветком, называются одноосными. В этом случае развитие всей надземной части ограничивается образованием одной оси, которая прекращает свой рост вместе с развитием цветка. Однако, и здесь вегетативный рост корня морфологически не ограничен, как неограничен и процесс внутренней дифференцировки из эмбриональной ткани точки роста. Развитие основного побега, однако, может морфологически не быть ограниченным, если цветами будут заканчиваться оси второго порядка. Такое растение называется двuosным.

В конусе нарастания главной оси до самой смерти растения сохраняется эмбриональная ткань, которая обеспечивает непрерывный рост стебля и образование новых листьев. Еще более простора для вегетативного роста у многоосных растений, у которых цветами заканчиваются оси третьего, четвертого и т. д. порядков.

Чем выше порядок оси, заканчивающейся цветком, тем больше число осей, которые могут продолжать вегетативный рост, вследствие чего процесс развития растения оказывается морфологически неограниченным.

Таким образом, если мы возьмем многоосное растение, то развитие его надземной части выразится в непрерывном образовании все новых и новых побегов и листьев, а подземной в образовании новых и новых веток корня. В общем, следовательно, весь процесс развития сводится к повторному образованию стебля, корня и листа.

Этот основной морфологический план развития подвергается весьма существенным изменениям под влиянием причин физиологического характера.

Прежде всего на ряду с образованием новых точек роста и новых органов происходит отмирание старых. Явление это особенно резко сказывается на листьях. У всех растений обыкновенно отмирают и сбрасываются семядоли, а за ними и листья в порядке их возраста, начиная от самых старых. Физиологически это сбрасывание листьев нельзя не признать целесообразным, так как по мере образования новых густота облиствления усиливается, а с ним ослабляется освещение старых листьев, которые, в конце концов, уже не в состоянии выполнять своей фотосинтезирующей функции за недостатком света.

У многих травянистых растений старые листья, переставшие функционировать как органы питания, часто не опадают, а засыхают, оставаясь на стебле. У древесных пород листья обычно опадают еще до окончательного отмирания их ткани; но, напр., у зимнего дуба листья засыхают и опадают уже долго спустя после отмирания ткани.

С физиологической точки зрения явление отмирания старых листьев еще не вполне выяснено. Лист, прекративший свою функциональную деятельность, казалось бы, мог питаться на счет готового органического материала, черпая его из стебля, как это происходит с молодыми листьями во время их разворачивания из почек. Вряд ли поэтому отмирание старых листьев можно отнести только на счет недостатка питания.

Будучи органом ограниченного роста, лист заканчивает свое развитие довольно быстро, после чего наступает период его усиленной фотосинтезирующей деятельности, который заканчивается явлениями старения ткани и ее отмирания.

При этом в самой ткани листа, повидимому, наступают такие изменения, которые лишают ее возможности поддерживать жизнедеятельность долее известного периода. Отмирание ткани в данном случае приходится отнести на счет старения и отмирания клеток ее составляющих. Возможно, что клетки, потерявшие способность делиться, живут лишь сравнительно короткое время. Во всяком случае продолжительность жизни клеток в листовой ткани весьма различна у разных растений; в то время как у травянистых растений она измеряется неделями и месяцами, у древесных пород она длится до 10—12 лет (напр., у ели, тисса и др.).

У древесных пород под влиянием затемнения отмирают также более старые ветви кроны.

Явление это особенно резко выступает в сомкнутых чистых насаждениях, т. е. насаждениях, составленных из индивидуумов одной и той же породы. Вследствие отмирания ветвей, выросшее в сомкнутом насаждении дерево, имеет совершенно другой облик по сравнению с деревом той же породы, но выросшим на открытом месте.

Но помимо чисто внешних причин, морфологический план развития растения подвергается изменениям также под влиянием внутренних факторов, определяющих соотношение в росте отдельных побегов.

Залагающиеся на главной оси новые точки роста дают побеги не одинакового развития. Очень часто, напр., у древесных растений почки, сидящие у основания побега, вовсе не распускаются и опадают или же

дают укороченные побеги, известные под названием спящих почек. Очень нередки также случаи, когда замирает верхушечная почка побега; в этом случае ближайшая боковая почка дает побег, который заменяет побег верхушечной почки, вследствие чего получается ложная ось (симподий). Внутренними факторами определяется также соотношение между развитием главной оси и ее боковых ветвей; у одних растений преимущественное развитие получает главная ось, что характерно, напр., для деревьев, тогда как у других главная ось отступает на второй план и сильное развитие получают боковые ветви, напр., у кустарников и многих травянистых растений.

У многих растений развитие длинных и укороченных побегов не подчиняется какому-либо общему правилу, при чем и граница между длинным и укороченным побегом ступеневывается, благодаря присутствию многочисленных и постепенных переходов.

У некоторых же видов, напротив, укороченные побеги занимают определенное место и развитие их регулируется внутренними факторами формообразования.

Так, напр., для многих травянистых растений весьма характерны прикорневые укороченные побеги, вследствие чего листья скучиваются в виде розетки. Подобные же укороченные побеги со скученными листьями весьма характерны для лиственницы.

Наконец, чрезвычайно правильное расположение и развитие получают укороченные побеги сосны, несущие иглы.

Таким образом, при одном и том же порядке заложения новых точек роста, внешний облик растения может весьма сильно изменяться в зависимости от соотношения в развитии осей, которое определяется частью внешними, а частью внутренними факторами.

Внутренними факторами обуславливается также порядок заложения новых точек роста на стебле, которым определяется листорасположение, а с ним и расположение новых осей. Кольчатое или спиральное расположение листьев и ветвей является последствием наследственных свойств и не зависит от влияния внешних агентов. Попытки объяснить порядок заложения новых точек роста на конусе нарастания внешними причинами механического давления возникающих бугорков друг на друга и закручиванием главной оси пока не увенчались успехом.

В корневой системе образование новых точек роста носит менее определенный характер, чем на стебле, вследствие чего влияние внешних агентов на возникновение и развитие новых осей проявляется в более сильной степени. Однако, и здесь ясно сказывается воздействие внутренних организационных факторов, которое проявляется, напр., в образовании мочковатой корневой системы, столь характерной для однодольных растений. У этих растений уже в зародыше или в самом начале прорастания семени формируются зачатки будущих придаточных корней, которые заменяют рано отмирающую или недоразвивающуюся главную ось.

Как видно из изложенного, с внешней стороны вся фаза развития высшего растения, следующая за проростанием, сводится к заложению новых точек роста и разрастанию возникающих из них новых осей.

Все тело растения, таким образом, составляется из совокупности осей различных порядков, которые в надземной части растения несут листья в качестве органов ограниченного роста и неспособных к ветвлению.

Историческое происхождение листьев остается неясным. Некоторые ученые рассматривают листья как простые отростки стебля, дифференцированные для фотосинтетической функции. Действительно, листья папоротников, подобно стеблям, растут верхушкой и рост у них морфологически неограничен, а у кладодий, типичных стеблевых органов, он, напротив, ограничен. Другие ученые, напротив, считают, что листья произошли от веток слоевища, которые своим основанием сомкнулись и образовали стебель; верхушки же их превратились в те пластинчатые органы, которые мы называем листьями. Вопрос этот в настоящее время, однако, настолько еще запутан, что определенного решения пока вывести нельзя.

Выше уже было указано, что развитие отдельных осей в длину и толщину определяется частью внутренними организационными, а частью внешними факторами. В основном морфологическом строении как бы намечается план постройки тела, который осуществляется с теми или иными изменениями в зависимости от воздействия внешних агентов. Так, напр., если по плану построения данная точка роста предназначается для развития длинного побега, то в действительности, смотря по внешним условиям, она может либо вовсе умереть, либо дать укороченный побег, вследствие чего первоначальный план нарушается.

Развитие каждой отдельной оси определяется, таким образом, соотношением между воздействием внешних и внутренних факторов. Это двойственное влияние внешних и внутренних причин сказывается на развитии любой оси.

Мы знаем, напр., как велико влияние внешних условий на физиологическую сторону роста; однако, большая кривая роста обнаруживает перед нами действие внутренних факторов и она получает свое внешнее выражение в развитии отдельных побегов. Развивающийся в нормальных условиях стеблевой побег обыкновенно имеет у основания короткие междоузлия, которые переходят постепенно в длинные, а последние снова сменяются короткими. Из этого общего правила имеется очень много исключений, которые обуславливаются чаще воздействием внешних агентов, чем внутренним планом развития.

На ряду с внешним ростом и формированием основных органов, процессе развития растения сопровождается и постоянной дифференцировкой тканей из общего комплекса эмбриональных клеток точки роста. И здесь процесс развития неизменно сопровождается отмиранием старых тканей параллельно с образованием новых. Мертвые клетки, вообще говоря, играют весьма видную роль в построении тела растения. Мы знаем, что вся водоносная система, представленная сосудами и трахеидами, а также

часто и механическая система тканей строятся из клеток, рано теряющих свое живое содержимое. Очень рано отмирают также клетки сердцевины, а из вторичных образований — клетки пробковой ткани.

И если в каждом отдельном случае большее или меньшее развитие каждой из этих тканей обуславливается внешними причинами, то самый процесс раннего отмирания живого содержимого клеток является результатом формообразующего действия внутренних факторов.

Действию тех же факторов необходимо приписать и заложение вторичных образовательных тканей в виде камбия, а также и тот порядок дифференцировки возникающих из камбия клеток, в силу которого элементы флоэмы формируются по одну, а элементы ксилемы по другую сторону камбиального слоя.

У многих крупных древесных пород в известном возрасте происходит изоляция внутренней части древесины ствола путем образования я д р а. В этом процессе нельзя не видеть аналогии с отмиранием и сбрасыванием листьев и переставших функционировать осей. Живая часть дерева точно также стремится освободиться и от излишка ежегодно отлагаемой мертвой пробковой ткани путем сбрасывания ее. У некоторых из пород это сбрасывание мертвой части перидермы приняло такой же периодический характер, как и сбрасывание листвы у наших лиственных древесных пород (напр., у эвкалиптов).

Таким образом, весь процесс развития растения с физиологической точки зрения сводится к постоянному новообразованию органов и тканей, при чем старые органы и ткани отмирают и или сбрасываются, или изолируются от функционирующих. Новообразование и дифференцировка органов и тканей совершается по определенному морфологическому плану, который является наследственным, так как в его осуществлении принимают участие внутренние, нам неизвестные, формообразующие факторы. Реальное же осуществление плана зависит от внешних условий.

Выше уже было отмечено, что ось, на верхушке которой образуется цветок, морфологически заканчивает свое развитие, так как на образование цветка идет весь побег и в конусе нарастания уже не возникает новых точек роста. Уже у папоротникообразных растений мы наблюдаем ограничение роста оси, несущей спорофиллы. Так, напр., у хвощей и плаунов побег, несущий спорофиллы, прекращает свой рост и новых вегетативных побегов не дает. В этом отношении он аналогичен цветку. У настоящих папоротников спорофиллы возникают на вегетативных осях и рост последних не ограничивается.

У голосемянных побеги со спорофиллами, образующие шишки, также прекращают свой дальнейший рост; у покрытосемянных это прекращение роста оси, несущей цветок, становится обязательным и входит в план развития.

С морфологической точки зрения в сущности нет основания для прекращения роста оси, за исключением тех случаев, когда в образовании завязи цветка принимает участие сама ось. Поэтому весьма вероятной представляется мысль, что прекращение развития оси есть последствие

особых физиологических условий питания, которые создаются при образовании цветка. Как увидим ниже, такой взгляд находит оправдание в тех физиологических явлениях, которые сопровождают стадию цветения. У одноосных растений образованием плода заканчивается жизнь индивидуума. У двуосных и многоосных растений образование цветков морфологически не ограничивает вегетативного роста и последний может продолжаться далее. Здесь в плане развития не предусматривается прекращения вегетативной деятельности сомы, а, следовательно, и смерти индивидуума.

ГЛАВА XLIX.

Наследственные факторы развития. Корреляции между органами высшего растения. Явления регенерации у растений. Три типа восстановления утерянных органов. Влияние внешних условий на проявление полярности у высших растений. Прививка. Влияние привитых частей друг на друга.

Из изложенных выше данных о процессе развития высшего растения явствует, что поддержание жизни индивидуума на стадии вегетативного роста обуславливается наличием эмбриональной ткани, из которой формируются новые точки роста. Нам предстоит теперь разобраться в тех причинах, которые влияют на ход развития и смену старых органов новыми.

Мы видели, что в основе дифференцировки тела у низших растений лежит принцип полярности. Выше уже были изложены соображения, по которым полярность следует причислить к признакам вторичного приспособительного характера.

По мере усложнения организации признак этот более и более закрепляется, при чем для низших растений характерна необходимость воздействия внешних агентов для проявления полярности. При этом следует различать два случая: 1) когда полярное строение данного индивидуума может быть легко изменено вместе с изменением внешних условий; 2) когда приобретенная данным индивидуумом под воздействием внешнего агента полярность уже не может быть изменена.

У водоросли *Bryopsis* ассимиляторы легко могут быть превращены в ризоиды путем затенения. Здесь, следовательно, по наследству передается только способность к проявлению полярности в строении тела; внешнее выражение полярности остается незакрепленным и потому тело одного и того же индивидуума может легко изменить свое строение в отношении полярности.

У оплодотворенных яиц морских фукусовых водорослей (*Fucus*) полярность намечается освещением, при чем ризоид возникает из той части яйца, которая будет слабее освещена. Свет обнаруживает в данном случае ориентирующее действие на полярность спустя 11 часов после оплодотворения, при чем продолжительность освещения должна быть не менее 2 часов. После этого яйцо можно поместить в любые условия прорастания, но полярность, намеченная светом, уже не изменяется.

Помимо света, ориентировочные импульсы могут получаться также от агентов среды, действующих химически.

При дальнейшем закреплении полярности в строении тела полюсы намечаются уже независимо от внешних условий. При развитии зародыша семени корневой и стеблевой полюсы намечаются чисто внутренними органическими причинами, и в формировавшемся зародыше невозможно перевернуть первоначальную дифференцировку таким образом, чтобы верхушка корня превратилась в верхушку стебля.

Причину этого явления следует искать во внутренних взаимоотношениях разных частей тела растения после того, как полярность уже наметилась. Совокупность этих взаимоотношений известна под названием корреляций роста и развития.

В корреляциях особенно ясно обнаруживается наличие внутренних формообразующих факторов, которые участвуют в построении тела индивидуума.

Чтобы обнаружить корреляции обыкновенно пользуются методом отделения частей тела или даже отдельных клеток. Изолируя клетки, мы искусственно возвращаем ей независимость, нарушаем все существовавшие связи ее с другими клетками того же индивидуума.

Отделение клеток производят методом плазмолиза. У некоторых растений плазмоллизированные клетки быстро погибают, у других они остаются живыми и обнаруживают ряд характерных превращений. При этом обычным является образование новых оболочек, которое наблюдалось не только у низших, но также и у двудольных растений.

Образование новой оболочки вместо утерянной старой следует рассматривать как явление регенерации, т. е. восстановления недостающего органа или части тела.

У водорослей плазмоллизированные клетки затем начинают расти, при чем у таких форм, у которых, как, напр., у *Cladophora*, имеется верхушечная клетка, и рост происходит верхушкой, плазмоллизированные клетки обнаруживают полярность; из конца, обращенного к основанию индивидуума вырастает ризоид, а затем начинается рост противоположного конца.

Этот опыт показывает, что каждая клетка водоросли сохраняет полярность, а также способность к образованию новой оболочки и разрастанию. Отсюда мы можем заключить, что сочетание с другими клетками и возникающие коррелятивные связи ведут к подавлению этих способностей.

Опыты с изолированием отдельных клеток у высших растений пока не дали определенных результатов. Но за то много интересных данных получено с отделением более или менее крупных участков тела путем простого вырезывания. Производимое при этом поранение вызывает на пораненном месте совершенно определенную реакцию, ведущую к заживлению раны. Процесс заживления протекает разнообразно в зависимости от возраста и характера пораненной ткани.

Поврежденные клетки и соседние с ними обычно погибают; в клетках, лежащих глубже, начинаются деления, которые приводят к образованию

новых перегородок без разрастания самих клеток. Перегородки возникают параллельно пораненной поверхности и впоследствии пробковеют. Такой специфической раневой пробкой отграничивается отмершая ткань от живой.

Отсюда мы можем заключить, что вполне выросшие и дифференцированные живые клетки в ткани высшего растения сохраняют способность к делению.

К образованию пробки на месте раны весьма часто присоединяется развитие наплыва (*callus*); ближайšie к ране неповрежденные клетки начинают разрастаться и делиться, вследствие чего получается тонкостенная неправильной формы ткань, покрывающая рану.

В образовании наплыва могут принять участие все живые клетки, включая и клетки эпидермиса; но особенно сильно разрастание происходит в молодых тканях, а также насчет клеток камбия (рис. 411).

Небольшие раны, напр., уколы на листовых пластинках могут быть покрыты целиком тканью наплыва. Если рана велика, то наплыв образуется по краям раны, и затем затягивание последней может произойти постепенно путем дальнейшего разрастания наплыва, как это наблюдается, напр., при поранениях стволов у деревьев.

Наплыв дает начало различным новообразованиям, приводящим, вообще говоря, к восстановлению недостающих у растения органов.

При этом могут быть три случая: 1) утерянный орган восстанавливается на том же самом месте, где он находился ранее; 2) новый орган образуется где-либо по близости раны; 3) утерянный орган замещается разрастанием соседнего, который находится в зачаточном состоянии.

Первый тип регенерации сравнительно редок у высших растений.

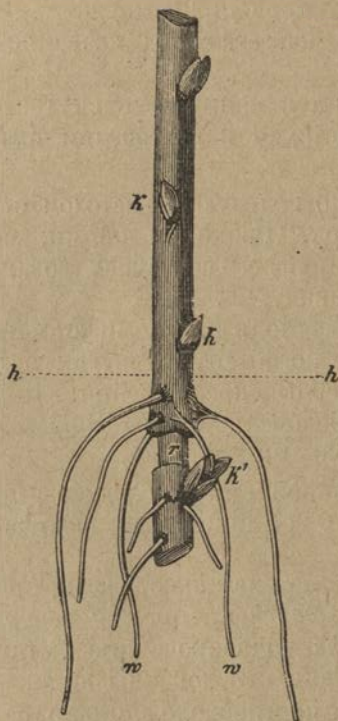


Рис. 411. Ветка ивы с кольцевой вырезкой коры; в верхней части кольца образовался наплыв *r*, который дал корни *w*, *w* при погружении ветви в воду до уровня *h—h*.

Сравнительно легко возобновляется верхушка корня; отрезанный кусочек в 0,5 миллиметра регенерируется в течение нескольких дней путем разрастания ближайших к ране клеток.

Подобное же восстановление наблюдается на разрезанных вдоль точках роста некоторых папоротников, разрезанных вдоль листьев *Gesneraceae* и стеблевых точках роста некоторых высших растений.

Восстановление же верхушки стебля, удаленной поперечным срезом, наблюдалось только у тополя (*Populus nigra*).

Таким образом, непосредственное восстановление участка ткани происходит только в районе эмбриональных тканей и притом далеко не всегда.

Гораздо чаще восстановление недостающего органа происходит путем разрастания имеющегося поблизости раны зачатка. Нужно заметить, что на ряду с готовыми точками роста, легко отличимыми невооруженным глазом, зачатки могут быть микроскопически малыми и иногда просто в форме группы клеток, которые по наружному виду не обнаруживают присущей им способности к разрастанию в новый орган.

Все эти зачатки можно соединить в общую группу запасных органов, отличительной особенностью которых является то, что при нормальном развитии растения они остаются в зачаточном состоянии и как бы ждут того момента, когда нормально развитый орган будет удален, чтобы начать свой рост.

Таким путем восстанавливается, напр., побег, когда утерянная часть его восстанавливается новым побегом из спящей почки.

Но может случиться, что по близости раны нет готовых зачатков; тогда новообразование совершается за счет наплыва. Так называемая поросль от пня у древесных пород весьма часто развивается из почек, образующихся на наплыве от камбия. Подобные же новообразования почек наблюдаются на отрезках корня и даже на вырезанных из клубней кусках ткани (напр., у картофеля). Чаще всего подобные придаточные или адвентивные почки образуются эндогенно, но нередко случается, когда они возникают из клеток эпидермиса. Так, напр., у бегонии при надрезе главной жилки образуется наплыв, в развитии которого принимают участие клетки эпидермиса, при чем одна из этих эпидермальных клеток дает начала почке и целому побегу. При этом иногда побег образуется на некотором расстоянии от наплыва из эпидермальной клетки совершенно нетронутого участка ткани.

Явление это чрезвычайно интересно с теоретической точки зрения, так как оно показывает, что при нарушении корреляции дифференцируемая клетка эпидермиса снова получает самостоятельность и по существу продлевает тот цикл развития, который присущ зиготе.

На способности растений легко восстанавливать стебли и корни основано применяемое в садоводстве в широких размерах размножение растений стеблевыми и корневыми черенками, т. е. отрезками стеблей и корней. Что касается листа, то обычно отрезанная часть его не восстанавливается. Поэтому в качестве общего правила можно высказать положение, что восстановление органов у растения происходит чаще всего путем образования новых точек роста.

Эта способность регенерировать утраченные органы проявляется в одинаковой степени как на материнском растении, так и на отрезанной части его. Описанный выше пример с бегонией показывает вместе с тем, что одна единственная клетка может восстановить все растение. Мы можем таким образом принять, что каждая живая клетка многоклеточного

растения заключает в себе все необходимые данные для построения индивидуума; но способность развития в этом направлении остается в подавленном состоянии до тех пор, пока клетка испытывает влияние всех других клеток, входящих в состав индивидуума.



Рис. 412. Две ветки ивы, подвешенные на нитках *f*, *f* в насыщенном водяными парами пространстве, одна в прямом, другая в обратном положении. Вследствие полярности, корни развились в обоих случаях на морфологически нижнем конце.

восстанавливает тело индивидуума согласно заложенной в ней полярности по одному и тому же плану в расположении частей. В последнее время *Гебель* и его ученики обнаружили целый ряд процессов регенерации, когда полярность оказывается перевернутой; так, напр., точка роста корня *Neottia* и *Anthurium* легко сбрасывает чехлик и начинает давать листовые органы.

В явлениях регенерации весьма наглядно обнаруживается и присущая высшим растениям полярность в построении тела. На отделенных от материнского растения стеблевых органах появляются недостающие корни, на отрезках корня образуются стебли, а на листьях стебли и корни.

В развитии новых органов при этом наблюдается известная закономерность. Так, напр., если взять стеблевой черенок ивы, то корни образуются у него на морфологически нижнем конце, а побеги на морфологически верхнем.

Путем различных внешних воздействий можно значительно видоизменить соотношение в развитии отдельных органов, но совершенно устранить присущую черенку полярность нельзя (рис. 412).

Так как размеры черенка могут колебаться в весьма широких пределах, то в конце концов приходится признать, что полярность присуща каждой отдельной живой клетке.

Таким образом, в отличие от зиготы, в которой полярность намечается, живая клетка дифференцированного растения

Сами по себе эти факты не опровергают наличия полярности; но они указывают, что она может быть перевернута под влиянием изменения во внутреннем соотношении органов. Каково материальное выражение полярности в живой клетке, и под влиянием каких причин оно может быть изменено, остается неизвестным.

Точно также остается неизвестной и причина большой изменчивости в способности регенерировать отнятые органы, наблюдаемой у разных растений.

Вообще можно сказать, что низшие растения, сравнительно слабо дифференцированные, проявляют наибольшую способность к регенерации; у высших же растений эта способность ослабляется вместе с возрастом и усилением дифференцировки тканей. Приспособление к определенной функции, являющееся последствием дифференцировки тела, таким образом, все более и более подавляет первоначальное свойство каждой соматической клетки, в силу которого она способна воспроизвести весь многоклеточный индивидуум.

С теоретической точки зрения весьма интересен вопрос о ближайших причинах и агентах регенерации. Не подлежит сомнению, что поранение само по себе не является импульсом к регенерирующей деятельности; последняя обнаруживается, например, при инактивировании точки роста побега, каковое инактивирование может быть достигнуто механической задержкой роста (путем заливки в гипс) или же химическими воздействиями (помещением в атмосферу водорода), или, наконец, просто затемнением.

Наиболее вероятной представляется мысль, что при нормальном развитии между сформировавшимися точками роста и растущими побегами устанавливается определенная связь, основанная на обмене веществ. *Гебель*, напр., предполагает, что питательные вещества передвигаются в неповрежденном растении по вполне определенным путям, при чем количество и состав питательного материала определяет как заложение точки роста, так и характер ее развития. Если под влиянием каких-либо причин один из путей передвижения материала к органу будет нарушен, то является возможность развития подавленного органа, вследствие изменения первоначального направления в токе питательных веществ и нового направления его.

Не подлежит сомнению, что число залагающихся точек роста у растения значительно превосходит число развивающихся из них побегов при нормальном развитии индивидуума. Отсюда понятно, что между отдельными точками роста возникает известное соревнование в потреблении питательного материала. Если этот материал действительно передвигается по определенным путям, то понятно, что одни из точек роста получают известное преимущество и дадут побеги, тогда как другие останутся в латентном состоянии.

Так, напр., обычно на стеблевых побегах развивается верхушечная почка и ближайšie к ней; между тем, почки у основания побега либо слабо развиваются, либо остаются спящими. Такой ход развития можно

объяснить направлением тока воды с минеральными веществами по оси побега, вследствие чего верхушечная почка должна получать наибольшее количество сока. Если верхушечная почка будет удалена, то преимущественное развитие получит ближайшая к ней, при чем развивающийся из нее побег должен принять направление тока воды и заместить побег удаленной верхушечной почки.

Такой же эффект должен получиться и в том случае, когда верхушечная почка будет задержана в своем развитии; накапливающийся на верхушке побега избыток воды с минеральными веществами должен направиться к ближайшим боковым точкам роста, вследствие чего последние начнут усиленно развиваться. Гипотеза *Гебеля* подкупает своей простотой и удовлетворительно объясняет ближайшие причины многих явлений регенерации.

Помимо наличности определенных путей передвижения соков, необходимо добавить еще известное притяжение со стороны самых точек роста. Так, напр., если удалить пластинку листа, то обычно, вместо регенерации, наблюдается сбрасывание черешка.

Винклеру удалось показать, однако, что если искусственно воспроизвести одну из функций потерянного органа, например, хотя бы испарение воды путем прикрепления к черешку кусочка гипса, то черешок сохраняется.

Отсюда ясно, что каждая точка роста для поддержания своего существования должна проявлять известное активное притяжение питательного материала.

Несмотря на кажущуюся простоту в объяснении явлений развития, которою отличается гипотеза *Гебеля*, она все же не затрагивает самой сущности этого сложного процесса.

Так как процесс начинается с деления одной единственной клетки и так как он протекает различно в зависимости от наследственных черт и особенностей, то ясно, что и построение путей передвижения питательных веществ и весь план построения индивидуума уже является предопределенным с самого начала. Таким образом, установление корреляций между органами одного и того же индивидуума по существу есть лишь осуществление этого первоначального плана развития.

Наличность этого основного и первоначального плана построения сказывается не только в явлениях регенерации, но и в явлениях другого порядка. Так, напр., удаление листа в первые фазы развития молодых проростков вызывает редукцию сосудистоволокнистых пучков в той стороне стебля, которая была связана с этим листом листовым следом.

Что в данном случае причиной является не поранение, это доказывается получением того же эффекта путем загибывания листа, которое приводит к задержке роста его.

Далее в органе с определенной функцией и строением можно вызвать изменение строения и приспособление к другой, не свойственной ему функции. Если, напр., постоянно удалять листья, распускающиеся на верхушечной почке стебля, то в конце концов стебель берет на себя

функцию ассимиляции; его ткани при этом обогащаются зелеными пластидами, эпидермис становится богаче устьицами, а в перенхиме намечается слой характерных для листа столбчатых клеток. Если удаление листьев произвести в период образования почечных кроющих чешуй, то последние иногда превращаются в настоящие зеленые листья.

У растений с подземными стеблями, как, напр., у картофеля и других, удаление надземных побегов вызывает превращение подземных стеблевых органов в зеленые надземные побеги. Операция обратного характера вызывает обратное превращение (рис. 413). У ели осевой побег обладает лучистой симметрией и разрастается прямо вверх, боковые же побеги построены дорзивентрально и разрастаются в косом направлении; если удалить осевой побег или только надломить его, то один или несколько боковых побегов принимают вертикальное положение и приобретают типичную лучистую симметрию.

Подобное явление наблюдается также у многих других растений и особенно рельефно выступает у древесных пород. В лесу нередко можно видеть на поваленных ветром стволах развитие боковых ветвей, которые приобретают типичное ортогортное положение и соответствующим образом ориентируют все ветки вторичного порядка, превращаясь таким образом из боковых веток в главные побеги.

Отсюда можно заключить, что плагитропное положение боковых ветвей и их дорзивентральность индуцируются наличием главной оси и соответствуют присущему данному растению плану построения индивидуума.

С теоретической точки зрения весьма любопытны те случаи изменения развитых органов, когда органы эти искусственно включаются в тело индивидуума и вынуждены выполнять несвойственную им функцию.

Так, напр., при нормальном развитии побега из клубня картофеля последний довольно быстро теряет питательные запасы и отмирает. *Фехтингу*, однако, удалось погружением картофелины в землю только до половины включить клубень между стеблем и корнем индивидуума. В этих условиях клубень оставался жить целое лето и ткани его принимали характерное строение; наряду с утолщением наблюдалось образование широких сосудов, склеренхимы и древесной паренхимы, словом, клубень принимал характерное для стебля строение и нес его функции.

Подобным же способом удается включить в тело индивидуума черешок листа (у бегонии и пеларгонии) или же выключить стебель между листом и корнем (рис. 414). Все эти факты ясно показывают, что при осуществлении плана построения индивидуума растение способно перестроить уже вполне дифференцированные живые ткани и приспособить любой орган к новой функции.

Весьма наглядно обнаруживается наличие первичного плана строения также и в явлениях срастания, вызываемых прививкой и пересадкой тканей и органов.

Выше уже было упомянуто о прививках, широко практикуемых в садоводстве, когда мы разбирали вопрос о наследственности у растений.

Весьма ценные результаты для понимания процесса развития были получены исследованиями *Фелтинга* над явлениями срастания. Срастание происходит весьма легко и быстро, если, напр., вырезать из корня репы кубический кусочек и снова вложить его на прежнее место. Ближайшие к ране клетки при этом начинают оживленно делиться и смыкаться друг с другом, образуя одно целое, после чего устанавливаются новые связи между сосудистыми пучками.



Рис. 413. Превращение обыкновенных почек в воздушные картофельные клубни вследствие удаления почек на подземных побегах.



Рис. 414. *Boussingaultia baselloides*. Лист, давший на конце черешка корень, превратившийся в клубень, который заменил нормальные стеблевые клубни.

Но если вырезанный кусок будет вставлен в другой ориентировке, напр., если он будет перевернут, то срастание хотя и наступает, однако, по истечении более или менее продолжительного времени наблюдается болезненное разрастание тканей, которое может привести к гибели всего растения. Исследование показывает, что причиной этого явления оказывается полярность, в силу которой сосуды не могут срастаться разноименными полюсами; в некоторых случаях наблюдается образование специальных перемычек, соединяющих концы сосудов с разным полюсами, но в общем срастание идет слабо, и обмен веществ между сращенными частями нарушается.

Отрезанный кусок ткани или органа можно срастить с другим индивидуумом, при чем тот участок ткани или органа, который подвергается пересадке носит название привоя или прививка, а растение, к которому последний прирачивается, называется подвоем.

Опыт показывает, что удачное сращивание может быть получено не только в том случае, когда привой и подвой принадлежат одному и тому же виду, но и при сращивании частей, принадлежащих формам сравнительно удаленным друг от друга. Иногда в последнем случае сращивание протекает успешнее, чем при соединении форм более близких. Так, напр., груша, ближе стоящая к яблоне, сращивается с последней, хуже, чем с айвой; картофель лучше сращивается с дурманом (*Datura*) или жидовской вишней (*Physalis*), чем с ближе родственными ему видами *Solanum*.

В результате никак нельзя наперед сказать, в какой форме выльется сращивание и будет ли оно вообще успешно при соединении различных форм друг с другом. Весьма вероятно, что на ряду с другими причинами в этих явлениях сращивания играет известную роль внутреннее соответствие или несоответствие в плане построения индивидуума (рис. 415).

При успешном сращивании между привоем и подвоем устанавливается связь столь же тесная, как и между частями одного и того же индивидуума, вплоть до образования протоплазмных соединений между клетками.

Замечательно, что в случае соединения разнородных форм привой и подвой оказывают взаимное влияние, выражающееся в порядке развития.

Так, напр., нередко наблюдается, что привой развивается на другом растении роскошнее, чем на материнском растении; примерами подобного явления могут служить прививки жидовской вишни на картофеле, резухи (*Arabis albidia*) на капусте (*Brassica oleracea*), паслена сладкогорького (*Solanum dulcamara*) на томате (*Solanum Lycopersicum*).

Иногда, наоборот, рост привоя оказывается задержанным под влиянием подвоя; так, напр., груша дает карликовый рост на айве, обыкновенная яблоня при прививке на райскую яблоню (*Malus paradisiaca*). Карликовый рост при этом связан с долговечностью растения; полученная на райкой яблоне обыкновенная яблоня живет не более 25 лет, между тем как нормальная продолжительность жизни ее достигает 200 лет.

Фиштакковое дерево (*Ristica vera*), выведенное из семян, живет не более 150 лет, но, будучи привито на кевовом дереве (*P. terebinthus*), достигает 200-летнего возраста, а при прививке на *P. lentiscus* живет всего до 40 лет. Казалось бы, что таким путем можно превратить однолетние растения в многолетние; однако, сделанные в этом направ-



Рис. 415. Прививка плодов разных сортов тыквы: а—с желтыми, б—с зелеными, с—с белыми плодами.

лении попытки оказались неудачными, *Линдемуту* все же удалось прививкой многолетнего *Abutilon Thompsoni* к однолетнему *Modiola caroliniana* удлинить долговечность последнего до 3½ лет.

При сокращении долговечности растений путем прививки у привоя нередко наблюдается более раннее и более обильное плодоношение, чем и пользуются в садоводстве, выбирая подвой, которые вызывают подавление вегетативного роста у привоя.

Весьма интересны с этой точки зрения опыты *Фелтинга* с репой. Он брал почки, образующиеся у основания соцветия, которые при нормальном ходе развития растения погибают. Если эти почки привить к однолетнему корню репы, то из них получаются вегетативные побеги с крупными листьями; при прививке к двухлетнему корню они дают соцветия. В этом опыте ясно сказывается непосредственное влияние корней разного возраста на ход развития точки роста. Влияние это вряд ли можно толковать иначе, как в пользу химического воздействия подвоя на привой при посредстве особых веществ, которые передвигаются к точке роста.

До настоящего времени мы не располагаем никаким определенными данными о природе этих веществ, их возникновении и их участии в общем обмене веществ.

Наличность этих веществ и их участие в нормальном процессе развития растения приходится допустить для объяснения многих явлений корреляции.

С внешней стороны процесс развития высшего растения сводится к заложению стеблевых и корневых точек роста на двух полюсах зародыша. На конце нарастания стебля появляются зачатки листьев в известной закономерности, которой и определяется характер листорасположения. Выше мы видели, что листорасположение обнаруживает весьма определенные математические соотношения между листьями и участками стебля, свободными от них.

Каким образом осуществляется такой порядок в заложении зачатков листьев? Очень определенный ответ на этот вопрос дает разработанная *Швенденером* и его учениками механическая теория листорасположения, по которой места заложения новых органов определяются чисто механическими соотношениями и, главным образом, распределением давления в точке роста; это первичное распределение органов впоследствии может изменяться вследствие опять-таки чисто механического давления их друг на друга.

В настоящее время теория эта подвергается суровой критике, главным образом, потому, что она не в силах дать какие-либо объективные доказательства наличия определенных механических давлений или внутренних напряжений в конусе нарастания для целого ряда случаев. Так, напр., уже заложение новых точек роста на корне определяется, как мы видели выше, чисто анатомическими соотношениями в строении тканей корня; ранее заложенные точки роста при этом совершенно не оказывают и не могут оказывать каких-либо механических влияний.

Если между возникающими на конусе нарастания зачатками новых органов и возникают определенные соотношения, основанные на механическом давлении, то соотношения эти являются не первопричиной, а лишь последствием определенного плана деления клеток и общего плана развития.

Еще менее приложима механическая теория к объяснению внутренней анатомической дифференцировки тела растения, где также наблюдаются весьма правильные соотношения в расположении тканей. Совершенно непонятным представляется, напр., чередование ксилемы и флоэмы в сосудисто-волокнистых пучках корня; казалось бы, каждая клетка, находящаяся на периферии центрального цилиндра корня, может превратиться в сосуд и если этого не происходит, то во всяком случае не по причине каких-либо механических воздействий.

Большая сложность процессов развития и крайняя трудность в отыскании первопричин, действующих при построении многоклеточного индивидуума, приводят *Клебса* к заключению о существовании трех различных категорий факторов, определяющих ход формообразовательного процесса, а именно: 1) специфические структуры органов; 2) внутренние соотношения и 3) внешние факторы.

Под специфическими структурами органов *Клебс* разумеет причину проявления в определенных условиях вполне определенных свойств, которыми обуславливаются функциональные способности и свойства тела.

Подобно тому, как вода обладает свойством быть твердой, жидкой или газообразной в определенных условиях, так и растение *Sempervivum Funkii* обладает способностью, смотря по внешним условиям, давать розетки листьев, столоны и цветы. Однако, осуществление этой способности зависит ближайшим образом от внутренних соотношений, возникающих в точке роста между отдельными клетками. «Каждая клетка, говорит *Клебс*, представляет собою результат жизнедеятельности другой клетки и получает поэтому уже заранее намеченный комплекс внутренних соотношений по отношению к содержанию воды, осмотическому давлению, присутствию или отсутствию различных веществ и пр. Все это я объединяю под общим понятием «внутренних соотношений», от которых и зависит выявление в действительности тех или иных возможных свойств специфической структуры живой клетки в процессе ли ее роста, деления или разнообразного изменения ее формы.»

Мы можем вполне присоединиться к *Клебсу* в его представлении о специфических структурах, в основе которых, по нашему мнению, лежат свойства протоплазмы. Что же касается внутренних соотношений, то их характер и установление определяются опять-таки, с одной стороны, специфическими структурами, а, с другой, общим планом развития, который является выражением действия совершенно неизвестного для нас основного внутреннего фактора развития. Каждая клетка является пластическим материалом со всеми присущими ему свойствами и возможностями; действие внутреннего основного фактора выражается в подавлении одних свойств и усилении или внешнем проявлении других.

в соответствии с архитектурной структурой тела индивидуума, в котором отдельная клетка соподчиняется всем остальным.

Экспериментальное исследование процесса развития не пошло дальше открытия закономерных связей и известной гармонии между отдельными частями многоклеточного индивидуума, т. е. тех объективных данных, которые обнаруживают перед нами наличие действия внутреннего фактора; но о самой природе этого фактора мы не можем составить никакого осязательного заключения или конкретного представления.

ГЛАВА L.

Явления периодичности в процессе развития. Периодичность в развитии вегетативных побегов. Стадия покоя вегетативных частей растения. Периодичность сбрасывания листьев. Периодичность в развитии вегетативного побега. Метаморфозы главных органов и их периодичность. Стадия цветения. Влияние внешних факторов на наступление стадии цветения. Корреляции между соматической и репродуктивной частями у высших растений. Механизм воздействия внешних факторов.

Рассмотрение корреляций привело нас к заключению, что в процессе развития растительного организма принимают участие два активных агента: внутренний формообразующий фактор и внешняя среда. Но результат взаимодействия этих агентов может быть различен в зависимости от специфической структуры того материала, из которого строится индивидуум, т. е. в окончательном итоге от свойств протоплазмы исходного клеточного элемента.

Замечательной особенностью специфической структуры протоплазмы является то, что она способна претерпевать изменения, которые влекут за собой и изменения в основном плане развития индивидуума. Выше мы уже указывали на то, что полярность по мере усложнения организации растения закрепляется настолько, что для проявления ее уже нет надобности в известных внешних воздействиях. Полярность переходит в основной план развития и становится автономным свойством на ряду с другими специфическими чертами структуры. Таким образом, растение как бы стремится в процессе проявления приспособительных черт все более и более освободиться от необходимого содействия внешних факторов среды.

В этом отношении особый интерес представляют явления периодичности в процессе развития и метаморфозы основных органов.

Периодичность в процессе развития соматической части особенно резко бросается в глаза у многих наших сбрасывающих на зиму листья древесных пород и травянистых многолетников. У этих растений явственно обнаруживается приспособление к внешним условиям среды, именно к смене теплого и холодного сезонов года. Ближайший анализ явления показывает, однако, что оно гораздо сложнее, и что роль внешних факторов среды далеко не так определена в наступлении фаз, как это могло бы показаться с первого взгляда.

Прежде всего несомненно есть не мало деревьев и кустарников, которые при наличности благоприятных условий не приостанавливают своего роста и образование листьев. Так, напр., *Волькенс* наблюдал в Бейтен-зоре на о-ве Яве непрерывный рост у *Albizzia moluccana*, *Artocarpus incisa* и *Morinda citrifolia*. Повидимому, к этой категории древесных растений относятся наши розы и некоторые другие кустарники; при помещении их в теплицу они не прекращают роста и образования листьев.

У большинства же древесных растений даже в благоприятных для роста условиях тропического климата наблюдается периодичность в росте побегов, при чем период оживленного роста сменяется периодом покоя. Так, напр., по наблюдениям *Губера* бразильское каучуковое дерево (*Hevea brasiliensis*) в течение 1897 года на одном молодом экземпляре дало 7 серий побегов, при чем развитие побегов продолжалось около 30 дней и сменялось периодами покоя продолжительностью около 10 дней. Эта периодичность совершенно не зависит от внешних условий, так как растущие рядом экземпляры *Hevea* развивают свои побеги в самые разнообразные сроки. Подобную периодичность обнаруживают по данным *Клебса* и *Волькенса* очень многие тропические древесные растения. При этом у некоторых пород, напр., у *Amherstia nobilis*, можно найти на одном и том же дереве как ветви покоящиеся, так и ветви на разных стадиях распускания почек и развития побегов.

На основании этих данных можно прийти к заключению, что помимо вынужденного покоя, прерывающего рост растительного индивидуума исключительно благодаря воздействию внешних агентов среды, у многих растений обнаруживается органическая стадия покоя, имеющая чисто внутренние причины. Целый ряд доказательств в пользу этой мысли дают как раз древесные растения умеренного климата, у которых обрасывание листьев и распускание побегов казалось специально приурочены к смене времен года.

У дуба, бука и др. древесных пород в течение лета закладываются почки для будущих побегов, но они остаются в покоящемся состоянии до весны будущего года.

Стадия покоя в данном случае слагается из двух фаз: фазы органического и фазы вынужденного покоя. Фаза органического покоя наступает не сразу после заложения почки, но по истечении некоторого времени; эта фаза начинается приблизительно со второй половины лета и заканчивается осенью или в первую половину зимы; со второй половины зимы начинается стадия вынужденного покоя. Само собою разумеется, что у различных растений сроки наступления обеих фаз и продолжительность фазы органического покоя очень различны.

Фазу вынужденного покоя легко устранить, если поместить растение в теплицу, так как эта фаза обуславливается исключительно температурными условиями.

Что же касается фазы органического покоя, то вполне устранить ее, повидимому, нельзя никакими внешними воздействиями; значительного

же сокращения можно добиться путем целого ряда искусственных приемов, как периодическая эфиризация растения, сильное охлаждение, затемнение, теплые ванны, электрический ток, радий, вырыскивание внутрь побегов ядов, воды, питательных солей, надрез почек и т. п.

Замечательно во всяком случае то обстоятельство, что те же самые почки, которые никоим образом не удастся заставить развиваться в течение фазы органического покоя, легко распускаются до наступления этого оцепенения, если удалить листья, в пазухах которых они сидят.

Опыт показывает, что почки вскоре после своего заложения способны развиваться далее, если удалить листья с побега; этим объясняется, между прочим, появление новой листвы у деревьев в первую половину лета, если старые листья были съедены личинками насекомых. Таким образом в первый период после заложения почки находятся в фазе вынужденного покоя, при чем развитию их препятствует присутствие листьев на побеге. Затем наступает стадия органического покоя, обыкновенно со второй половины лета, когда удаление листьев уже не вызывает развития почек.

Периодичность в развитии наблюдается также и в корневой системе, а также в деятельности камбия; к сожалению, отсутствие подробных экспериментальных данных не позволяет судить, насколько эта периодичность отвечает периодичности в развитии надземных побегов и в какой степени она зависит от воздействия внешних агентов.

Кроме древесных пород, весьма резко выражена периодичность в развитии побегов также у травянистых многолетников. Особенно интересны с этой точки зрения наши ранние весенние многолетние растения. Начало развития у многих из них падает на осень, при чем наступающими холодами рост задерживается, и растения переживают таким образом фазы вынужденного покоя. При перенесении в теплицу с достаточно высокой температурой можно достичь полного развития, к чему и сводится зимняя выгонка травянистых многолетников.

В природных условиях полное развитие побегов приходится на ранний период весны, начиная с февраля месяца, и заканчивается в мае. Начиная с июня весенние многолетники впадают в стадию органического покоя, которую они проходят как раз в тот период года, когда большинство других растений находится в фазе вегетации. После вступления в фазу органического покоя выгонка не удастся; так, напр., из лукович тюльпанов и гиацинтов цветы не удастся выгнать ранее декабря месяца. Если же прибегнуть к выгонке до наступления фазы органического покоя, то удастся получить полное развитие.

Существенным отличием фазы органического покоя древесных почек и почек травянистых многолетников от такой же фазы покоя семян является присутствие в первых больших запасов воды. Значительная потеря воды при созревании семян представляет как бы известное предрасполагающее условие к наступлению фазы покоя. Почки древесных растений и травянистых многолетников обыкновенно бывают снабжены водой в достаточном количестве, и потому приостановку роста их нельзя связать ни с каким определенным внешним фактором. Кроме того, как по-

казали прямые опыты *Аскенази* с почками вишни, здесь нет абсолютного покоя, но лишь очень замедленный рост. Клетки, повидимому, продолжают делиться, но стадия вытягивания клеток не наступает.

Не подлежит сомнению во всяком случае, что задержка роста происходит не от недостатка питательных веществ. Обычно смена стадии покоя и стадии роста сопровождается определенными химическими превращениями органических веществ. Так, например, древесина деревьев на зиму набивается крахмалом, а у некоторых пород маслом; эти запасные вещества затем мобилизуются ко времени наступления стадии роста.

В общем можно сказать, что питательный органический материал ко времени наступления стадии покоя переводится в запасные формы. Было бы ошибкой, однако, приписывать этому превращению органических веществ причинную роль в процессе задержки роста.

Истинная причина задержки роста остается в сущности неизвестной, и мы вынуждены отнести ее на счет особого состояния протоплазмы. Данные о периодичности развития побегов у тропических древесных пород в условиях достаточной влажности говорят за то, что это состояние наступает под влиянием внутренних нам неизвестных импульсов.

Далее, задержка роста может выражаться в разной степени, вследствие чего мы можем различать и разные степени покоя более или менее глубокого, более или менее длительного.

Повидимому, и здесь мы имеем дело с корреляциями, характер которых пока остается загадочным.

С биологической точки зрения явление покоя и периодичности в развитии побегов из точек роста следует отнести к весьма целесообразным приспособлениям по отношению к смене сезонов года.

В умеренном климате перед наступлением зимы растение подготавливает свой организм к наступающей стадии покоя таким образом, что эта стадия действительно совпадает с холодным периодом года. Состояние органического покоя предохраняет от преждевременного распускания побегов при наступлении кратковременного периода благоприятной погоды.

Если наши среднеевропейские многолетние растения перенести в условия тропического климата, то периодичность в развитии побегов остается, что может служить доказательством действия внутренних факторов, независимо от воздействия внешних условий. Периодичность в данном случае сделалась наследственным свойством протоплазмы и для внешнего выражения ее уже не требуется участия внешних факторов. Недостаток экспериментальных исследований, однако, не позволяет точно установить, где кончается действие внешних факторов, и где начинаются неизменные наследственные свойства протоплазмы. Так, например, остается неясным, почему наши древесные породы иногда выгоняют осенью вторые так называемые *ивановские* побеги, и почему некоторые породы (например, конский каштан) особенно склонны к образованию подобных побегов.

К периодическим явлениям развития, обусловливаемым внутренним специфическим строением протоплазмы, относится также весьма распро-

страненное сбрасывание листьев, которое у многих наших древесных пород приурочено к смене сезонов года. Мы уже знаем, что сбрасыванию листьев предшествует развитие в черешке особого раз'единительного слоя ткани, вследствие чего процесс сбрасывания становится в ряд органических процессов развития.

У наших древесных пород отдельные листья сбрасываются в течение всего лета; но лишь осенью наступает массовое сбрасывание всей листвы, придающее этому явлению характер определенной периодичности. У нас есть не мало и таких пород, у которых эта периодичность не выражена; это вечнозеленые растения. Громадное большинство тропических деревьев, как показали исследования *Волькенса*, принадлежит к типу вечнозеленых. Но есть и такие породы, у которых наблюдается периодическое сбрасывание всех листьев, так что дерево стоит некоторое время совершенно оголенным. Такой листопад длится разное время, но иногда он протекает чрезвычайно быстро (у *Ficus variegata*, например, в 4 дня).

Опыты и наблюдения показывают, что сбрасывание листьев можно вызвать в любое время путем воздействия внешних факторов. На южном берегу Крыма, например, многие деревья теряют всю листву уже в июле месяце под влиянием продолжительного горячего северо-восточного ветра. Подобное же сбрасывание листвы можно вызвать у многих растений искусственно при перенесении их из влажного воздуха оранжереи в сухой обыкновенной комнаты. Вообще растение очень часто реагирует сбрасыванием листьев на резкий переход от влажной к сухой атмосфере. Но наряду с этим вынужденным существует еще органическое сбрасывание листьев, в котором причинную роль играет возраст листа. Это сбрасывание не зависит от внешних условий, и сущность периодичности, наблюдаемой у некоторых пород, сводится к тому, что к известному сроку созревают для сбрасывания все листья кроны. Если искусственно вызывать новообразование листьев, удаляя с побегов взрослые, то новые поздно сформировавшиеся листья остаются осенью еще долго на ветвях после того, как опадут все остальные более старые. Подобным приемом удается удерживать листья у тропических деревьев даже в периоды засухи, в высшей степени неблагоприятные для существования листьев вообще.

Отсюда ясно, что периодичность сбрасывания листьев в основе имеет органические причины развития и по существу подобна периодичности в развитии побегов.

Явления периодичности распространяются также и на образование разнообразных метаморфоз основных органов. Выше уже было отмечено, что при развитии побега сначала формируются листья низовой формации, которые затем сменяются листьями срединной и верхушечной формаций.

При развитии обыкновенного вегетативного побега любой древесной породы рост заканчивается формированием верхушечной почки, у которой низовые листья являются метаморфозированными в почечные чешуи. Таким образом, цикл развития побега в данном случае сводится к периодической смене обыкновенных листьев и почечных чешуй. Почечные чешуи по своему строению и физиологической функции обыкновенно весь-

ма резко отличаются от обыкновенных листьев. Зачатки их, однако, как показал *Гебель*, совершенно сходны с зачатками обыкновенных листьев. Различие обнаруживается лишь при последующем развитии, при чем, в отличие от обыкновенного листа, у почечной чешуи разрастается та часть зачатка, которая соответствует не пластинке, а черешку и вообще основанию листа.

Если с распускающегося весной побега удалить зеленые листья, то из зачатков будущих почечных чешуй формируются обыкновенные листья. Отсюда ясно, что формирование почечных чешуй обуславливается присутствием на побеге нормальных зеленых листьев, и что в данном случае мы имеем известные корреляции в последовательном развитии листьев и чешуй.

Нарушая эти корреляции путем внешних воздействий, мы можем добиться того, что зачаток даст либо обыкновенный лист, либо почечную чешую, но как дифференцировка чешуй, так и периодичность в смене чешуй и листьев обуславливаются наследственными свойствами протоплазмы. И никакими внешними воздействиями изменить эти свойства нельзя без коренного изменения организации протоплазмы.

Так как почечные чешуи играют определенную защитную роль, то развитие их следует рассматривать как результат известного приспособления растения к условиям среды, которое запечатлелось в протоплазме и сделалось постоянной чертой развития.

Нужно заметить, что между типичными почечными чешуями, характерными для почек древесных пород, и обыкновенными зелеными листьями существует весьма постепенный переход. Далеко не у всех древесных пород имеются почечные чешуи, а у большинства травянистых растений они заменяются обыкновенными зелеными низовыми листьями. Совершенно то же самое можно сказать и относительно смены низовых листьев листьями срединной формации. Смена упрощенных низовых листьев более сложно расчлененными листьями срединной формации у разных растений совершается с различной постепенностью. Так, например, у фасоли вслед за семядолями появляется пара низовых листьев с одним листочком, за которыми следуют тройчатые листья срединной формации; у плюща же срединная формация появляется только через несколько лет, на цветущих побегах.

Путем внешних воздействий этот нормальный порядок можно так или иначе нарушить, так или иначе изменить, но в основе его, без сомнения, лежит наследственный цикл развития.

Наряду с внутренними соотношениями в развитии и появлении низовых и срединных листьев, играет известную роль также избыток или недостаток питательных веществ. Так, например, если вырезать глазок из клубня картофеля с небольшим участком мякоти картофелины, то на развивающемся побеге образуются только упрощенные листья низкой формации. Наоборот, побеги развивающиеся на наплывах веток с большим запасом питательных материалов часто формируют сразу крупные листья срединной формации.

У растений, образующих при нормальном развитии подземные побеги в виде корневищ или столонов с клубнями, весьма легко путем воздействия извне изменить ход развития. Так, например, подземные стебли *Circaea lutetiana* легко изменяют направление своего роста и превращаются в вертикальные надземные облиственные побеги, если удалить облиственную ось растения. То же самое наблюдается и у подземных клубненосных побегов картофеля при удалении облиственных осей.

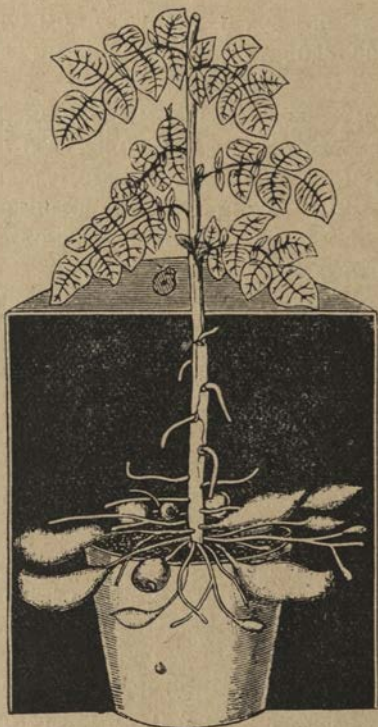


Рис. 416. Образование надземных картофельных клубней на затененной части стебля.



Рис. 417. Превращение обыкновенных почек в верхней затененной части стебля картофеля в воздушные клубни под влиянием затенения.

Что касается образования самых клубней у картофеля, то его можно вызвать на осевом надземном побеге, подвергая растение действию низкой температуры ($6-7^{\circ}\text{C}$); того же можно достигнуть путем местного затемнения определенной части надземной оси (рис. 416 и 417). Напротив, образование клубневидных утолщений стебля у кольраби требует содействия света, при чем уже небольшое ослабление интенсивности освещения вызывает оживленное вытягивание той части стебля, которая при образовании клубня остается укороченной.

Многочисленные опытные исследования, произведенные Феттингом над клубненосными растениями, показали, что если искусственно воспре-

пятьствовать образованию нормальных клубней, то растение начинает пользоваться другими органами для отложения запасов, при чем эти органы претерпевают весьма существенное анатомическое изменение.

Путем внешних воздействий удастся вызвать существенное изменение анатомического строения уже вполне дифференцированной ткани; так, например, *Фелтинг* из сердцевинной ткани клубня кольраби получил все ткани, которые способно дифференцировать это растение.

До сих пор остаются еще не исследованными различные стороны образования годичных слоев в древесине: дифференцировка годичного слоя, без сомнения, определяется внутренними факторами и носит вместе с тем приспособительный характер. Более широкие сосуды весенней части годичного слоя рассчитаны на быстрый транспорт воды, необходимый для нормального развития листовых органов весной. При образовании вторичных осенних побегов и новой серии листьев, например, у конского каштана, наблюдается и удвоение годичного кольца древесины. О характере корреляции между распусканием листьев из почек и дифференцировкой весенней части годичного слоя, однако, до сих пор еще почти ничего неизвестно.

Наиболее глубокий метаморфоз побег высшего растения претерпевает, без сомнений, при превращении в цветок.

Выше уже было отмечено сильное влияние внешних условий на процесс размножения у низших растений. Путем многочисленных опытных исследований *Клебе* и его ученики показали, что определенным комбинированием внешних условий низшее растение можно заставить 1) остаться на стадии вегетативного роста неопределенно долгое время; 2) производить только органы бесполого размножения; 3) производить только органы полового размножения и 4) переходить из одной стадии в другую.

Отсюда можно было бы сделать вывод, что у низших растений нет определенного цикла развития, который обуславливался бы чисто внутренними факторами; наступление каждой отдельной стадии определяется наличием той или иной комбинации внешних условий и, следовательно, между отдельными стадиями нет внутренней органической связи и зависимости.

На самом деле такое заключение было бы ошибочным, так как им переоценивалось бы значение внешних агентов. В основе развития низшего растения лежит определенный органический цикл стадий, осуществление которого, однако, зависит от внешних условий. Отсутствие того или другого внешнего агента может задержать растение на какой-либо одной стадии; неподходящая комбинация внешних условий может извратить нормальный порядок смены стадий; но самый характер стадий и их внешнее проявление остаются неизменными как результат наследственных свойств и внутренней организации протоплазмы.

По мере усложнения организации процесс развития в смысле появления и смены стадий становится все более и более независимым от внешних условий, действие внутренних факторов и внутренние органические связи все более и более закрепляются в силу основного свойства прото-

плазмы изменять свою внутреннюю организацию под влиянием воздействия внешних агентов таким образом, что это изменение становится уже наследственным. Но из этого не следует, что необходимость воздействия внешних факторов совершенно исключается. Подобно низшим, высшие растения также способны оставаться на стадии вегетативного роста и вегетативного размножения неопределенно долгое время.

С теоретической точки зрения каждое дерево, как и вообще каждое многоосное растение не ограничено в своем вегетативном росте. И если мы наблюдаем, что по истечении более или менее длинного промежутка времени дерево гибнет, то гибель эту следует приписать не внутренним органическим причинам, а недостаточной устойчивости против воздействия внешних разрушительных факторов.

Большое число культурных растений искусственно размножаются очень долгое время исключительно вегетативным путем. В качестве примера можно указать на виноград, картофель, сахарный тростник, ивы, тополи и другие.

Немало растений, размножающихся разрастанием корневищ, потеряли способность к половому размножению и в естественных условиях; примером может служить аир (*Acorus Calamus*), у которого семяпочки и пыльца недоразвиваются и который принадлежит европейской флоре около 350 лет; в течение всего этого периода он размножался исключительно вегетативным путем. Отсюда можно сделать заключение, что стадия развития половых органов, как и вообще стадия полового размножения, по крайней мере для некоторых высших растений, не представляет органической необходимости.

Опыты показывают вместе с тем, что для нормально цветущих растений большое значение имеют внешние условия.

Очень крупную роль в процессе образования цветов играет свет. Так, например, плющ остается бесплодным в затененных местах и образует цветы только при ярком освещении. По данным Фехтинга *Mimulus Tilingii* при слабом освещении, при котором его вегетативный рост совершается вполне нормально, не развивает цветов. Если взять экземпляр с заложившимися цветочными почками и перенести его на слабый свет, то эти почки не развиваются; вместо них начинают разрастаться пазушные спящие почки, дающие обыкновенные вегетативные побеги.

Подобные опыты были произведены Клебсом с лобелией (*Lobelia Erinus*) и вероникой (*Veronica Chamaedrus*); он пришел к выводу, что уменьшение напряженности света вызывает задержку в образовании цветов у всех тех растений, которые не обладают достаточным запасом органического питательного материала. Задержка в данном случае, по мнению Клебса, происходит вследствие ослабления фотосинтеза; если же в распоряжении растения имеется достаточный запас органического вещества, то цветение наступает и в темноте. Такой же эффект можно получить кольцеванием цветоносного побега, которое задерживает отток питательного материала.

Однако, наряду с этим косвенным влиянием света, лучистой энергии принадлежит, без сомнения, и другая более глубокая роль, как это видно из наших опытов с базиликом (*Ocimum Basilicum*). При выращивании этого растения при различных напряженностях света распределение органической массы между различными органами обуславливается не только энергией фотосинтеза, но и прямым влиянием света, как показывают нижеследующие цифры:

	Сухой вес всего растения в граммах	Вес стебля в % %	Вес листьев в % %	Вес цветов в % %
Полный дневной свет . . .	22,86	34,4	13,1	52,5
Слабое затенение	46,39	40,8	13,1	46,1
Среднее затенение	29,82	47,0	14,5	38,5
Сильное затенение	12,96	47,4	24,0	28,6

Из этих цифр видно, что накопление сухого вещества особенно энергично шло при несколько ослабленном дневном свете, между тем как развитие цветов достигло максимума при полном дневном освещении. При среднем затенении сухой вес растения еще превосходит вес растения, полученного на полном дневном свете; развитие же цветов, наоборот, оказывается уже сильно ослабленным этим затенением.

Очень существенное влияние на формирование цветов оказывает также температура. У многих растений цветение наступает лишь при пониженной температуре; таковы, например, многие виды деревьев и кустарников, цветущие до распускания листьев (*Corylus Avellana*, *Amygdalus communis*, *Eriobotrya japonica*, *Chimonanthus fragrans* и мн. др.), а также весенние травянистые многолетники. Выдерживая растение при постоянно повышенной температуре, можно совершенно подавить образование цветов. Так, например, растения умеренного пояса под тропиками развиваются исключительно вегетативно; двулетники, например, репа, наперстянка (*Digitalis*) при выдерживании в теплице обнаруживают непрерывный вегетативный рост и не образуют цветов на второй год своей жизни. Клебсу удалось таким приемом заставить репу расти вегетативно в течение многих лет. Тот же результат был получен для будры (*Glechoma hederacea*) и молодила (*Sempervivum*).

Целый ряд наблюдений и опытов показывает, что цветению благоприятствует слабый приток минеральных солей. На этом, повидимому, основан прием искусственного повышения плодovitости у фруктовых деревьев путем частичной обрезки их корней.

По данным *Венеке* цветообразованию благоприятствует уменьшение количества азотистых солей при повышении количества фосфорнокислых. *Монтемартини* приходит к выводу, что вообще фосфорнокислые соли играют выдающуюся роль в процессе образования цветов.

На основании всех этих данных можно было бы прийти к выводу, что внешние факторы играют такую же решающую роль в процессе развития

высших растений, как в развитии низших. Нужно заметить, однако, что у высших растений несомненно большее значение приобретают корреляции. Так, например, не подлежит сомнению, что все те условия, которые благоприятствуют развитию вегетативных органов, подавляют образование цветов. Повидимому, для образования цветов необходима сама по себе задержка вегетативного роста; обычно цветы образуются на укороченных побегах, и условия, благоприятствующие развитию укороченных побегов, благоприятно влияют и на образование цветов.

По мнению *Гебеля* пышное развитие вегетативных органов влечет за собой недоразвитие цветов; в других случаях подавление способности к цветению, происшедшее под влиянием каких-либо других причин, вызывает пышный рост вегетативных органов.

Так как образование обыкновенных вегетативных побегов и цветов происходит путем развития точек роста, то теоретически весьма интересным является вопрос, каким образом передается эмбриональной ткани воздействие внешних факторов и нет ли каких-либо специфических воздействий, обуславливающих цветение.

Весьма интересны произведенные в этом направлении опыты *Сакса*. Если отсадить у бегонии черенки в мае месяце, то после нормального вегетативного роста, длящегося все лето, цветение наступает в доябре; но если отсадку черенков произвести в июле, то цветение наступает в сентябре. Эти результаты опыта можно толковать таким образом, что для быстроты наступления цветения имеет существенное значение состояние материнского растения, от которого берутся черенки. Чем ближе это растение к периоду цветения, тем скорее будут расцветать взятые от него черенки (рис. 418).

По мысли *Сакса*, в растении вырабатываются особые органообразующие вещества, присутствие которых в эмбриональной ткани и определяет развитие из точки роста корня, стебля, листа или цветка. Не говоря уже о том, что до сих пор еще никому не удалось открыть хотя бы, например, в цветах особые цветообразующие вещества, гипотеза *Сакса* не выдерживает критики именно потому, что она не в состоянии объяснить целого ряда явлений корреляции и регенерации. Не подлежит сомнению, что различные части растения отличаются друг от друга химически частью количественно, частью качественно. В этом смысле можно, например, говорить о различном химическом составе отдельных органов растения и о веществах специфических для данного органа. Так, например, у многих растений образование эфирных масел локализуется в органах цветка, и эти органы таким образом могут отличаться чисто химически от листьев или стеблей. Отличие в химическом составе, однако, является последствием определенного развития данной точки роста, а не первопричиной самого развития.

Клебе пытается свести механизм воздействия внешних факторов, обуславливающих наступление цветения, к одному общему принципу. По его мнению вегетативный рост и цветение наступают при воздействии

одних и тех же внешних факторов, и различное направление в процессе развития обуславливается количественными вариациями факторов.

Образование цветов происходит не под влиянием каких-либо специфических раздражителей, а в силу изменения в напряженности или количестве ранее действовавших внешних факторов. Цветение может наступить также и при известном постоянстве внешних условий, если совершившийся процесс накопления органического вещества в организме приведет к повышению концентрации органического материала или иным соотношениям между отдельными веществами.



Рис. 418. *Achimenes Naageana*. Образование цветов на листовом черенке, взятом с собирающегося цвести растения.

Таким путем создается известная физиологическая подготовка организма к вступлению в новую стадию развития, и как только растение достигло состояния, благоприятного для образования цветов, то последнее легко наступает также и в том случае, если мы возьмем от него черенки.

Таким образом, по существу представление *Клебса* отличается от представления *Сакса* лишь тем, что первый вместо специфических органических веществ переносит роль внутренних импульсов на иные количественные соотношения веществ, обычно присутствующих в растении и являющихся результатом синтетических процессов.

Нетрудно видеть, однако, что присутствие тех или иных веществ само по себе не может непосредственно влиять на ход деления клеток и порядок дифференцировки тканей. Первопричиной, без сомнения, явля-

ется состояние протоплазмы, которое и определяет ход развития данной точки роста.

Каковы внешние признаки того особого состояния протоплазмы, при котором наступает цветение, мы в сущности не знаем, но весьма вероятно, что определенные изменения в количестве или напряженности внешних факторов могут ускорять или замедлять наступление этого состояния путем накопления каких-либо специфических веществ или же путем изменения в концентрации или количественном соотношении обычных веществ, входящих в состав тела растения.

Именно в этом смысле и следует понимать передачу воздействия внешних факторов на процесс развития у высших растений.

У однолетних растений стадия цветения наступает сравнительно быстро, к концу первого вегетационного периода, и затем она уже не повторяется, так как после образования плодов индивидуум умирает. У двулетних растений происходит то же самое, но период вегетативного роста растягивается на два вегетационных цикла. Наконец, у многолетних растений цветение совершается периодически, чередуясь с периодами вегетативного роста. У древесных пород нередко проходит несколько десятков лет, прежде чем растение начнет образовывать цветы; раз начавшись, цветение затем уже не прекращается до самой смерти индивидуума. У наших деревьев цветение обыкновенно наступает каждый год; однако, через известные периоды наблюдается особенно обильное цветение (семенные годы). Наступление обильного цветения и плодоношения, повидимому, связано с накоплением известного запаса органического материала и большей или меньшей успешности фотосинтетической работы листьев.

Обильное плодоношение иногда настолько истощает растение, что оно умирает.

ГЛАВА LI.

Корреляции между органами цветка. Влияние внешних агентов на развитие растения. Формативное действие: температуры, света, силы тяжести, химических агентов среды, влажности атмосферы, растительных и животных паразитов. Уклонения от нормального хода развития под влиянием внутренних факторов. Различные формы наследственных уродств.

Выше уже было отмечено, что физиологической особенностью развития цветка, как метаморфозированного побега, является редукция пластидного аппарата и питание готовыми органическими веществами, притекающими из материнского организма. Таким образом, накопление определенного запаса готового органического материала в материнском организме является известным формальным условием для наступления стадии цветения. Но так как и точка роста вегетативного побега в течение первых фаз своего развития питается готовыми органическими веществами, то ясно, что порядок развития определяется не одним

только режимом питания. Опыты выращивания высших зеленых растений на искусственных средах из органических веществ показали, что вегетативные побеги развиваются нормально и при этом режиме питания.

Первопричиной метаморфоза обыкновенного побега при превращении его в цветок, как мы сказали, является особое состояние протоплазмы, которое может наступить в определенных точках роста на одном и том же индивидууме. Действительно, на одном и том же дереве мы находим рядом обыкновенные вегетативные побеги и укороченные побеги, дающие цветы.

Отличительной чертой цветка, как метаморфозированного побега, является слабое развитие оси по сравнению с боковыми органами листового характера. Подобно обыкновенным листьям, все эти органы имеют ограниченный рост, при чем их развитие и существование как бы регулируется импульсами, исходящими от полового аппарата. Здесь мы встречаемся опять с корреляциями, которые, однако, имеют уже другой характер, чем в вегетативном побеге.

С точки зрения динамики процесса развития большой интерес представляет приостановка роста половых клеток. Так как перед образованием гамет происходит редукционное деление ядра, то приостановку роста можно было бы приписать уменьшению числа хромосом. Мы знаем, однако, что гаплоидное поколение папоротников и особенно у мхов достигает или может достигнуть такого же сложного расчленения, как и диплоидное поколение у других растений. Тем не менее у папоротников и мхов образовавшиеся гаметы не развиваются далее без слияния друг с другом. В этом отношении особенно интересны опыты *Маршаллей*, которым удалось получить растение мха с двойным числом хромосом во всех клетках, в том числе и в яйцеклетке; такая яйцеклетка с нормальным числом хромосом для своего дальнейшего развития нуждалась, однако, в оплодотворении. При этом получался спорофит с четверным числом хромосом, так как диплоидная яйцеклетка в данном случае соединялась с диплоидным сперматозоидом.

С другой стороны, известны случаи развития яйцеклетки с половинным числом хромосом. *Винклер*, напр., наблюдал у бурой водоросли *Cystosira barbata* развитие безъядерных яиц после слияния их с сперматозоидами.

В данном случае яйцеклетка располагала только отцовскими хромосомами, принесенными живчиками. Развитие гамет без оплодотворения наблюдал *Клебс* у водоросли *Protosiphon*, при чем развитие здесь достигалось повышением температуры.

На основании этих данных мы можем с большой вероятностью заключить, что истинная причина приостановки роста гамет заключается не в половинном числе хромосом, а в особом состоянии протоплазмы, аналогичном фазе покоя. Акт слияния гамет, независимо от удвоения числа хромосом, вносит специфические элементы раздражения, нарушающие этот покой. Весьма вероятно, что в данном случае играют роль воздействия химического характера.

Импульсы, исходящие от мужских гамет и пыльцы, действуют иногда даже на развитие семязпочки. Так, напр., у некоторых орхидных развитие семязпочки связано с прорастанием пыльцы на рыльце пестика. Что в данном случае раздражение имеет характер химического воздействия, доказывают опыты *Страсбургера*, который получал развитие семязпочки проращиванием на рыльце пестика чужой пыльцы, непригодной для оплодотворения яйца. По данным *Трейба* у одной тропической орхидеи развитие семязпочки достигается раздражением, причиняемым насекомыми.

При нормальном ходе развития акт оплодотворения вызывает ряд описанных выше постфлоральных явлений, которые обыкновенно начинаются с завядания и опадения венчика цветка. *Фиттинг* показал, что жизнь околоцветника можно укоротить или удлинить, независимо от оплодотворения, прямым воздействием на рыльце пестика, напр., поранением его.

Повидимому, пыльца и пыльцевые трубки вносят какие-то специфические вещества, которые оказывают совершенно определенное влияние на различные части цветка, независимо от импульсов, быть может тоже химического характера, посылаемых зиготой. К сожалению, недостаток экспериментальных исследований, относящихся к стадии цветения и оплодотворения, не дает возможности уяснить многочисленные явления корреляции в развитии отдельных органов цветка.

После слияния гамет стадия цветения заканчивается и начинается описанная выше стадия развития зиготы.

Из представленного нами краткого обзора современных сведений о процессе развития вытекает, что каждой форме растений свойственна определенная организация протоплазмы, которой заранее предписывается определенный же план развития, как единственный вытекающий из этой организации. Осуществление же этого плана, как и осуществление любой физиологической функции, находится в прямой зависимости от внешних условий.

Растительный организм проявляет значительную гибкость и способность поддерживать свое существование также и в том случае, когда внешние условия не дают возможности проделать полного цикла развития, свойственного организации протоплазмы. Мы знаем, что за недостатком подходящих условий могут выпадать целые стадии развития, как, напр., стадия полового размножения.

Но даже и в том случае, когда общий ход развития совершается нормальным порядком, внешняя форма растения и его внутренняя дифференцировка претерпевают весьма существенные изменения под влиянием внешних агентов.

Это обстоятельство дало повод ботаникам говорить о так называемых **формативных** действиях внешних факторов роста.

Было бы глубоким заблуждением думать, что в данном случае происходит прямое влияние внешних агентов на форму и дифференцировку растения. Внешние факторы оказывают прямое воздействие на течение химических реакций, происходящих в организме, вследствие чего соотно-

шение в скоростях различных реакций может подвергаться весьма существенным изменениям. Так как процесс развития является результатом весьма сложных явлений обмена веществ, то понятно, что такие изменения в скоростях отдельных реакций должны отражаться на внешней форме и дифференцировке растения. Вариации формы и дифференцировки представляют, однако, не прямой результат воздействия внешних агентов, а ответную реакцию организма на соответствующие изменения в химизме обмена веществ, реакцию, которая определяется в каждом отдельном случае специфической организацией протоплазмы. Именно по этой причине воздействие одного и того же внешнего фактора у разных растений или на разных частях растения может иметь последствием различные формативные эффекты. С другой стороны, гибкость организации растения настолько велика, что каждой определенной комбинации внешних факторов роста соответствует определенный характер внешней формы и внутренней дифференцировки.

Различные внешние факторы имеют, однако, неодинаковое влияние на формирование растения.

Наименьший эффект вызывает в этом направлении температура среды. Выше уже было указано, что у бактерий повышенная температура вызывает образование уродливых инволюционных форм.

У высших растений при температурах, близких к минимальным для роста, длина растущей зоны увеличивается, а при температурах близких к максимальной уменьшается.

Междоузлия, полученные при слишком низких температурах, остаются короткими, как бы долго не продолжалось выращивание.

Наиболее резким формативным эффектом температуры у зеленых растений является хлорозис, который наблюдается одинаково как при слишком низкой, так и при слишком высокой температуре. Хлорозис происходит оттого, что у многих растений температурные границы для накопления хлорофилла в пластидах значительно уже, чем для роста.

Нельзя не заметить, однако, что формативные эффекты температуры еще очень мало изучены экспериментально, и потому мы не можем составить себе ясного представления о характере влияния этого фактора на форму растения. Наоборот, очень большое число данных мы имеем относительно формативного влияния света. В отношении этого фактора растения можно разделить на две группы: 1) растения, которые могут нормально развиваться при полном отсутствии света, и 2) растения, нормальное развитие которых совершается только при участии света.

Между этими двумя группами существуют переходные формы, которые могут развиваться без участия света, но этот фактор оказывает благоприятное влияние на процесс развития.

К первой группе принадлежат низшие растения, многие бактерии, некоторые виды грибов и, как показали новейшие исследования, также низшие зеленые водоросли. Ко второй группе относятся как низшие (напр., пурпурные и зеленые бактерии), так и высшие растения.

Участие света в процессе развития, повидимому, основано на фотохимических реакциях, которые не связаны непосредственно с фотосинтезом, но имеют отношение к превращению готового органического материала.



Рис. 419. Два проростка белой горчицы (*Sinapis alba*) одинакового возраста. *E*—выращенный в темноте, этиолированный. *N*—выращенный при обыкновенном освещении, нормальный.

Действительно, высшие грибы, напр., будучи неспособны к фотосинтезу, в то же время нуждаются в свете для нормального развития своих плодовых тел и спор. Точно также многие одноклеточные зеленые водоросли при культуре на искусственных органических средах не могут вполне нормально развиваться в отсутствии света.

Что же касается высших зеленых растений, то все произведенные до сих пор опыты доказывают абсолютную необходимость света для их нормального развития. При выращивании в темноте на органических питательных средах высшие растения обыкновенно спустя некоторое время приостанавливают рост и умирают. Отмирание наблюдается также в том случае, когда растение имеет естественные запасы органической пищи в семенах, клубнях или луковицах; лишенные света проростки, как показал *Сакс*, умирают задолго до израсходования запасов пищи.

На основании произведенных нами опытов можно сделать вполне определенное заключение, что усвоение сахара молодыми проростками, а также усвоение запасных органических веществ, отлагаемых в семенах и луковицах, усиливается в весьма значительной степени под влиянием света, при чем благотворное действие оказывает уже очень слабое освещение. С внешней стороны отсутствие света отражается прежде всего на пластидной

системе, именно на накоплении хлорофилла. Низшие растения способны зеленеть и в темноте; эта способность проявляется также у папоротников и хвойных. Однако, уже среди хвойных имеются формы, которые, как напр., *лиственница*, образуют очень малое количество зеленого пигмента в темноте и которые представляют естественный переход к высшим однодольным и двудольным растениям, вовсе не зеленеющим в отсутствии света.

На функции зеленения весьма ясно обнаруживается постепенное приспособление организации растения к развитию надземных частей на свету.

Помимо накопления хлорофилла, отсутствие света весьма резко отражается на форме растения, при чем сильное изменение формы наблю-

дается как у зеленых растений, так и у грибов. Совокупность изменений в процессе развития при отсутствии света известна под термином *этиолирование*. Уже у плесневых грибов наблюдается в темноте удлинение спорангиеносцев. У высших зеленых растений обычно происходит чрезмерное удлинение междоузлий, а листья обыкновенно остаются недоразвитыми; это изменение формы характерно для двудольных (рис. 419, 420 и 421). У однодольных же, наоборот, междоузлия имеют приблизительно такую же длину, как и на свету, между тем как листья сильно вытягиваются в длину, но пластинки их остаются более узкими. От этой

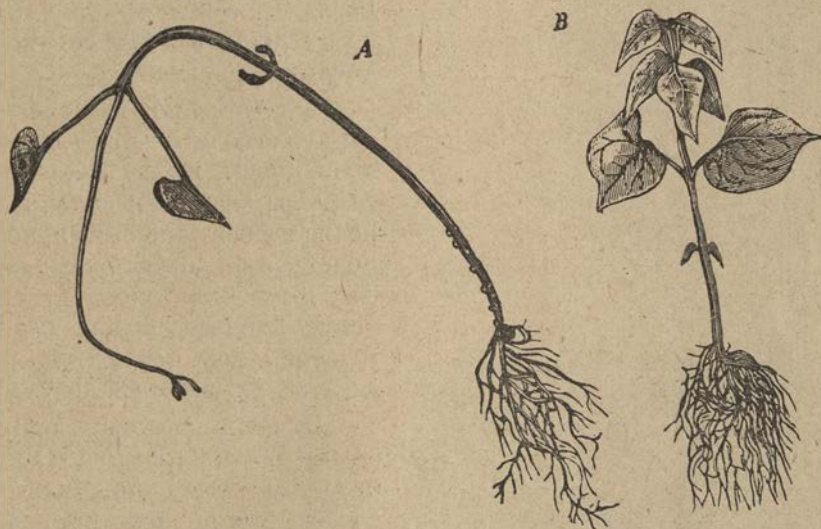


Рис. 420. Фасоль, выросшая в темноте (А) и на свете (В).

общей схемы наблюдаются различные уклонения. Так, напр., у свекловицы, одуванчика и козлобородника (*Tragopogon*) листья в темноте достигают почти такой же величины, как и на свету; между тем *Tradescantia*, несмотря на свою принадлежность к однодольным, дает в темноте сильно удлиненные междоузлия и недоразвитые листья. У некоторых злаков, напр., у овса, кукурузы, в темноте сильно удлиняется подсемянодольное колено. Наконец, у кактусов этиолированные побеги оказываются короче, чем световые.

Вполне вероятно поэтому, что различные формы этиолирования являются специфическими по отношению к разным растениям.

Прекращение функции фотосинтеза само по себе не влияет на форму листьев; при выращивании зеленых растений на свету в атмосфере, лишенной углекислого газа, листья, как и вообще все растение, обнаруживают нормальное развитие в смысле формы и соотношения величины отдельных частей.

Далее, при кратковременном периодическом освещении растений, выращиваемых в темноте, когда настоящего зеленения еще не наступает, листья принимают уже нормальную форму и величину.

Устранение света, повидимому, нарушает нормальные корреляции между стеблем и листом. Действительно, листья этиолированных растений можно довести до нормальной величины и в темноте, если дать растению усиленное питание и выламывать все образующиеся почки, или же подавить разрастание стебля чисто механически, или, наконец, культивировать листья, отделенные от стебля.

Таким образом, листья, повидимому, не нуждаются в освещении для своего нормального развития, если тем или иным способом будет устранено коррелятивное влияние стебля.

Существенное изменение формы у этиолированных растений, повидимому, имеет важное биологическое значение; сильное удлинение междоузлий стебля, подсемянодольного колена или листьев без сомнения помогает проросткам выбиваться на свет через толстый слой почвы или покрывающей их опавшей листвы.

Явления этиолирования наблюдаются не только при полном отсутствии света, но также и при слабом свете, при чем каждой напряженности освещения соответствует как внешняя форма растения, так и его внутренняя анатомическая дифференцировка.

Мы не можем входить здесь в подробное описание всех относящихся сюда фактов. Заметим только, что выросшие в полной темноте растения обнаруживают весьма слабую дифференцировку тканей; при этом как общее правило наблюдается также очень

слабое развитие механической ткани, вследствие чего этиолированные растения отличаются малой прочностью.

Размеры пластинки листа обыкновенно увеличиваются вместе с увеличением напряженности освещения и, достигнув максимума, снова уменьшаются при дальнейшем усилении света. Само собою разумеется, что у разных растений максимальная величина пластинки достигается при разной абсолютной напряженности света. В связи с силою падающего света стоит также и внутренняя дифференцировка листа, особенно

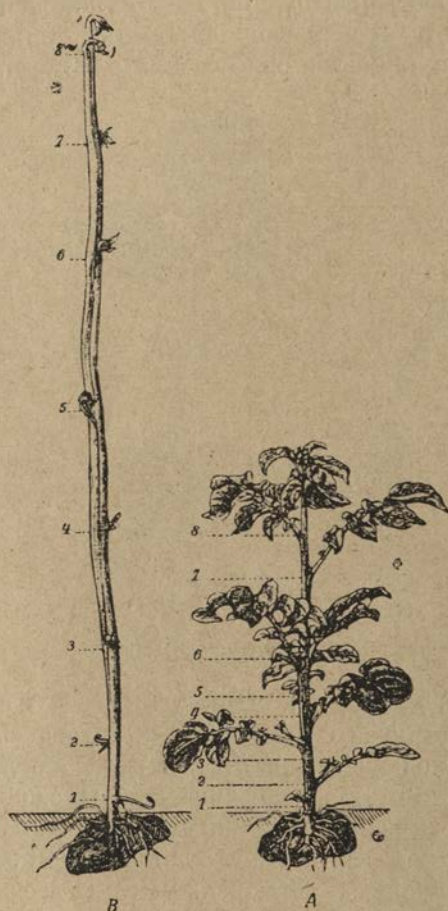


Рис. 421. Прорастание картофельных клубней; А—на свете, В—в темноте.

столбчатой паренхимы, развитию которой благоприятствует яркое освещение (рис. 422, 423, 424 и 425).

Что касается стебля, то он обыкновенно укорачивается по мере усиления света. Весьма возможно, однако, что у различных растений здесь могут обнаружиться весьма существенные различия.

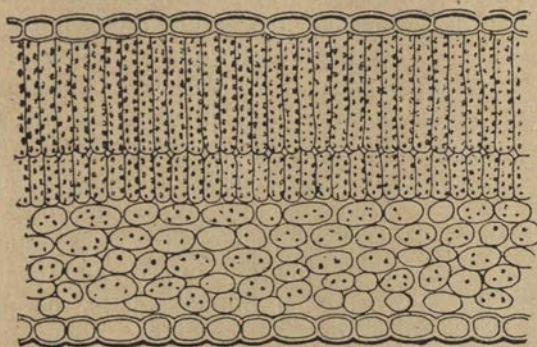


Рис. 422. Схематический поперечный разрез листа бузины, развившегося на ярком свете. (По Сурожу).



Рис. 423. Схематический поперечный разрез листа бузины, развившегося в тени. Весь лист несравненно тоньше, мякоть состоит из меньшего числа слоев и столбчатой ткани нет вовсе. (По Сурожу).

Типичным примером действия света на форму листа служит обыкновенный круглолистный колокольчик (*Campanula rotundifolia*), у которого прикорневые листья имеют округлую пластинку, а срединные линейную; если затенить стебель уже после образования нескольких линейных листьев, то снова появляются листья с округлой пластинкой (рис. 426).

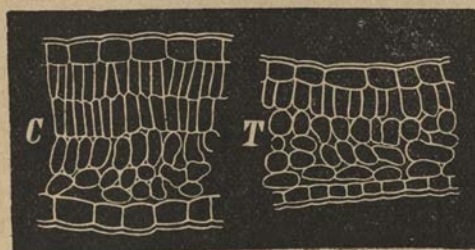


Рис. 424. Поперечный разрез через лист *Fragaria vesca*: С—выросшего на ярком солнечном свете, Т—выросшего в тени.

Подобным же примером влияния света на форму стебля могут служить некоторые кактусы с пластинчатыми побегами (*Opuntia*, *Phyllocactus*); у них в темноте получаются обыкновенные побеги с лучистой симметрией,

и пластинчатая форма, следовательно, индицируется светом.

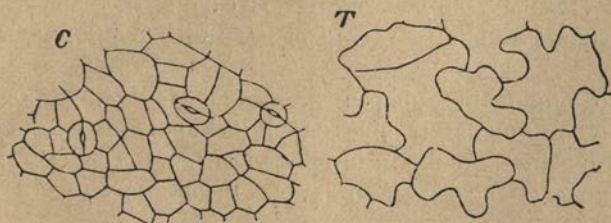


Рис. 425. Эпидермис верхней поверхности листа *Tussilago Farfara*: С—выросшего на ярком солнечном свете, Т—выросшего в тени.

Что касается корней, то отношение их к свету либо индифферентное, либо отрицательное. У многих растений образование воздушных корней связано

с затенением, вследствие чего при этиолировании иногда появляются воздушные корни у растений, которые при нормальном развитии на свету их не образуют.

Свет влияет также на окраску цветов и плодов. Образование пластидных пигментов из класса каротиноидов не зависит от света, вследствие чего цветы и плоды, окрашенные только этими пигментами, обыкновенно получают в темноте с нормальной окраской, хотя несколько более бледной, чем на свету (напр., цветы тюльпана, плоды томата, рябины). Более бледная, но нормальная окраска получается также при выращивании в темноте цветов и плодов, содержащих пигменты из группы антоцианина (напр., цветы крокусов, плоды *Ampelopsis hederacea*).



Рис. 426. Ветвь колокольчика (*Campanula rotundifolia*), давшая на вершине почковидные листья вследствие затенения.

Но, напр., образование растворимого в клеточном соке оранжевого пигмента, содержащегося в кожце плодов томата, а также некоторых пигментов из группы антоцианина происходит только на свету. Поэтому, напр., сорта винограда с красными и синими ягодами дают в темноте ягоды, лишенные этой окраски; то самое наблюдается и по отношению к цветам многих растений, содержащих антоцианины.

При одностороннем освещении растения, когда различные его части получают свет различной напряженности, возникает ряд формативных процессов, весьма существенно влияющих на форму растения. Выше мы уже указывали, что односторонним освещением устанавливается полярность в оплодотворенных яйцах фукусов и спорах хвощей, при чем слабее освещенная часть дает корневой полюс.

Одностороннее освещение нередко вызывает дорзивентральность побегов (напр., у листовенных мхов, у туй, бегонии), развитие корней на затененной стороне (напр., у плюща) и другие формативные эффекты.

Весьма интересно, что наибольшее формативное действие принадлежит лучам более преломляемой половины спектра; лучи менее преломляемой половины оказывают очень малое влияние, вследствие чего, напр., растения, выращенные в красном свете, напоминают этиолированные.

Вряд ли можно сомневаться, что для нормального развития растения существует определенный оптимум напряженности света, за которым следует вредное действие этого фактора. Многие бактерии, напр., совер-

шенно не выносят даже напряженности естественного света солнца и быстро умирают, на чем, между прочим, и основано стерилизующее действие света. Ткани высших растений начинают умирать при действии концентрированного солнечного света. Яркий и непрерывный свет, как показали опыты *Боннье*, вызывает очень существенные отклонения от нормального хода развития и даже приостановку его у высших растений, при чем наблюдается особая форма хлорозиса (рис. 427 и 428).

Несмотря на очень большое число фактов и наблюдений над формативным действием света на процесс развития у растений, мы до сих пор еще не имеем ни систематической сводки разбросанных в ботанической литературе данных, ни какой-либо обобщающей теории. Не подлежит

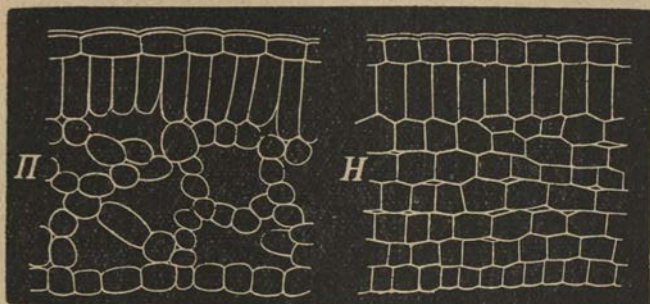


Рис. 427. Поперечные разрезы через листья *Helleborus niger*: *Н*—выросшего при непрерывном электрическом освещении, *П*—выросшего при электрическом освещении, прерывавшемся с 6 часов вечера до 6 утра.

сомнению во всяком случае, что действие световых лучей представляет явление весьма сложное и что формативное действие света тесно связано с функцией питания и превращения веществ в организме растения.

Ориентировка всего тела растения и отдельных его частей основана, как мы знаем, на специфической чувствительности к направлению силы тяжести и потому естественно ожидать, что этот фактор также будет оказывать определенное формативное действие в процессе развития.

Сила тяжести в качестве внешнего фактора послужила, вообще говоря, импульсом к очень разнообразным приспособлениям у растения. Таковы, напр., приспособления для разноса семян и плодов, выразившиеся в форме летательных аппаратов, а также воздухоносные вместилища у водных растений, служащие для поддержания тела на определенной глубине или в пловучем состоянии. Сюда же можно отнести развитие механической ткани у вертикально стоящих растений и различные приспособления для летания и завивания у лиан.

Все эти приспособления, подобно хлорофиллоносному аппарату зеленых растений, выцелились в определенную форму и их формирование уже не зависит от прямого воздействия силы тяжести.

Но независимо от этих вполне вошедших в цикл развития приспособлений формы и строения, сила тяжести и ее направление оказывают постоянное влияние на разрастание органов, их форму и положение в пространстве. В отделе о движениях растения мы уже изложили относящиеся сюда фактические данные. Что касается формы, то влияние силы тяжести сказывается чаще всего на симметрии органа; одностороннее направление силы тяжести обычно вызывает дорзивентральность. Так, напр., если черенок обыкновенной ивы подвесить вертикально, то он дает стеблевые побеги на морфологически верхнем и корни на морфологически нижнем конце при нормальном положении относительно направ-

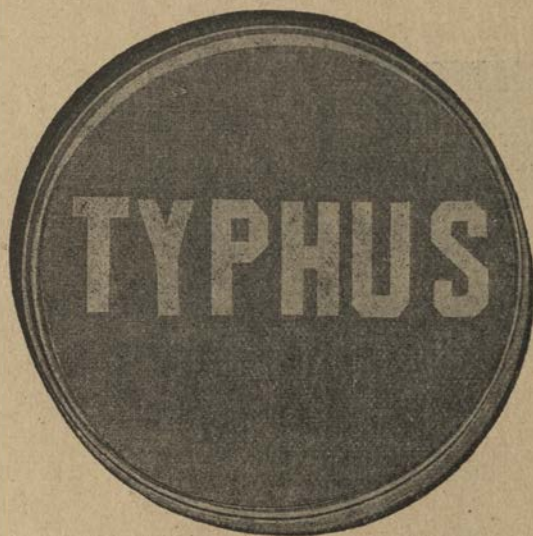


Рис. 428. Влияние света на развитие бактерий. Питательная среда в чашке Петри была заражена тифозным бациллом и на ней положены полоски черной бумаги в виде букв слова Typhus; затем чашка была выставлена на прямой солнечный свет; беловатые колонии бактерий развились только в затененных местах среды.

вления силы тяжести; если же его положить горизонтально, то, помимо этих образований, он даст также в средней части на верхней стороне побеги, а на нижней корни и приобретет таким образом дорзивентральность. Силою тяжести, как мы видели, индуцируется также зигоморфизм цветов некоторых растений.

Рост органов в длину замедляется, если они будут ориентированы ненормально по отношению к направлению силы тяжести, т. е. если стеблевой полюс будет ориентирован к центру земли. Влиянием силы тяжести, по видимому, обуславливается неравномерное утолщение наклонных и горизонтальных веток у деревьев, а также и различие в анатомическом

строении древесины на верхней и нижней стороне ветви. По сравнению со светом формативное действие силы тяжести, однако, не велико. Гораздо более разнообразные формативные эффекты вызываются влиянием химических агентов.

Недостаток питательных веществ вообще или же одного какого-либо необходимого элемента вызывает обыкновенно карликовый рост при общем гармоничном уменьшении всех частей растений. Однако, при недостатке азота и фосфора наблюдается ненормальное удлинение корней, междоузлий и корневых волосков, аналогичное этиолированию.

Очень существенное влияние на рост и развитие растения оказывает содержание кислорода в окружающей среде. В этом отношении, как мы

знаем, различные растения предъявляют очень различные требования и поэтому содержание кислорода, более или менее удаляющееся от оптимального, не может не оказывать определенного воздействия на рост и развитие органов. Хорошим примером, в данном случае, может служить образование мукоровых дрожжей (рис. 429).

Насколько велики могут быть морфогенные изменения под влиянием химических агентов среды, можно показать на примере с грибом *Basidiobolus ranarum*, который растет на экскрементах лягушек и легко поддается культуре на искусственных питательных средах.

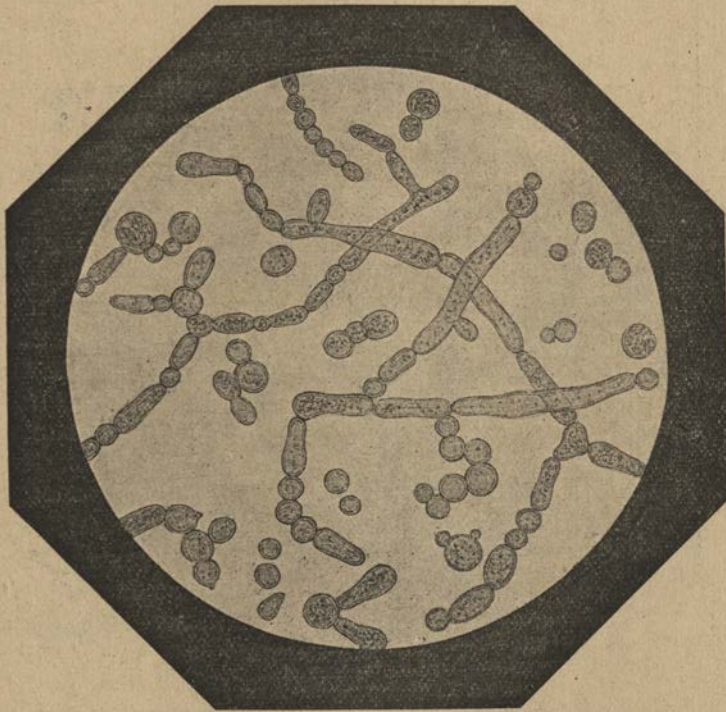


Рис. 429. Образование мукоровых дрожжей. Вследствие недостатка кислорода мицелий некоторых видов Мисог распадается на отдельные дрожжевидные клетки.

На питательном растворе, содержащем минеральные соли, сахар и пептон, грибок образует удлиненные цилиндрические клетки; если повысить концентрацию раствора или прибавить к нему кислоты, то клетки принимают округлую форму и в них начинают появляться косые перегородки. Если при этом будет повышена также температура, то клетки перестают делиться, но увеличиваются в размерах, а так как деление ядер не прекращается, то, в конце концов, получаются гигантские многоядерные клетки. Нормальный ход развития оказывается при этом уже настолько сильно нарушенным, что из многоядерных клеток не удается получить клетки типичной формы.

Подобные же резкие формативные отклонения получаются и при качественном изменении питательного раствора, напр., при замене пептона аммиачными солями или аминами. В этом последнем случае клетки округляются и начинают делиться перегородками, ориентированными во всех направлениях, при чем наблюдается сильное утолщение оболочек с образованием в них резкой слоистости.

В тесной связи с влиянием концентрации раствора стоит более сложный процесс формативного воздействия

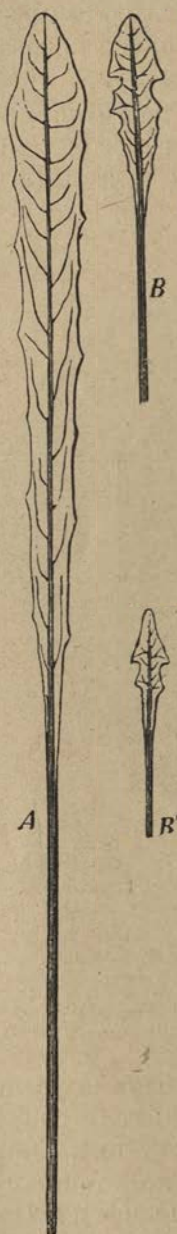


Рис. 430. Листья *Tagaetis*; А—выросший во влажной, В и В'—в нормальн. атмосфере.

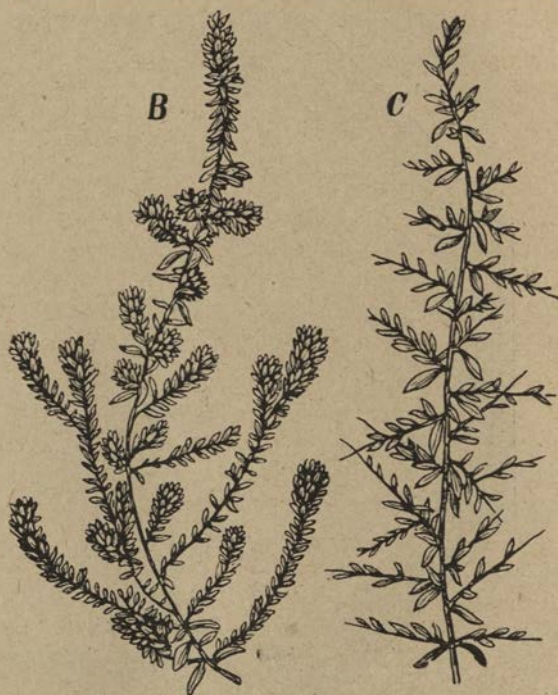


Рис. 431. Две ветви *Genista anglica*; С—выросшая в сухой, В—во влажной атмосфере.

сухой и влажной атмосферы на надземные части сухопутных растений, при чем на ряду с известным изменением внешней формы наблюдается также и изменение анатомического строения.

Обычно развивающиеся во влажной атмосфере растения отличаются длинными междоузлиями, длинными черешками листьев и более крупными, но и более тонкими пластинками (рис. 430). Краевые вырезы пластинки при этом выражены слабее, стебель из угловатого делается почти гладким цилиндрическим, а опушение из волосков почти совершенно исчезает. Внут-

тренняя дифференцировка тканей обычно бывает слабо выражена. Противоположные признаки появляются у растений, выращенных в сухой атмосфере при усиленном испарении воды (рис. 431). Особенно резко выступает сильное развитие сосудов, механической ткани и столбчатой паренхимы в листьях. У некоторых растений с прикорневой розеткой листьев (напр., у *Sempervivum*) последняя разворачивается во влажной атмосфере и растение принимает форму аналогичную той, которая получается при этиолировании (рис. 432). Наконец, у растений снабженных колочками листового происхождения, при культуре во влажной атмосфере получают вместо колочек обыкновенные листья (напр., у *Ulex europaeus*).

Вообще растение весьма чувствительно к влажности атмосферы, его внешняя форма и внутреннее анатомическое строение в такой же степени являются отражением степени влажности воздуха, в какой они являются отражением напряженности освещения. К сожалению, мы до сих пор еще не имеем сводных работ, в которых формативное действие влажности воздуха было бы освещено с надлежащей полнотой, вследствие чего остается неясным, в какой мере влияет водоснабжение, приводящее к большей или меньшей концентрации веществ, растворенных в клеточном соке, и в какой испарение воды само по себе. Вряд ли, однако, можно сомневаться, что в том и другом случае мы имеем не прямое воздействие водяных паров атмосферы, а результат изменения в химизме обмена веществ, вызываемый различным содержанием воды в клетках и быть может в самой протоплазме.

Во всяком случае формативное воздействие водоснабжения, разумея этот термин в широком смысле этого слова, на растительный организм явилось исходной причиной целого ряда приспособительных признаков и специфических метаморфоз основных органов. К числу последних относится, между прочим, и гетерофилия, наблюдаемая у полуводных растений (рис. 433 и 434).

Чрезвычайно разнообразные и резкие формативные эффекты вызываются химическими и механическими воздействиями со стороны паразитов растительного и животного происхождения, проникающих в ткань и выделяющих различные вещества (рис. 435 и 436).

Так, напр., многие ржавчинные грибы (*Uredineae*) вызывают усиленное образование хлорофилла в пораженных органах; другие паразитирующие грибы вызывают сильное утолщение междоузлий листьев, плодов и вообще являются причиной усиленного разрастания ткани, известного



Рис. 432. *Sempervivum*; I—нормальный, II—во влажной атмосфере, III—в темноте.

под термином гипертрофии. Грибок *Uromyces pisi* совершенно изменяет весь облик пораженного им молочая (*Euphorbia*); грибок *Melampsorella cerastii* вызывает образование на пихтах скученных пучками побегов, так называемых ведьминых метел, при чем дорзивентральные побеги превращаются в обыкновенные с лучистой симметрией, а многолетние хвой в однолетние. *Peronospora violacea* вызывает превра-



Рис. 433. *Videns Beckii*. Листья подводные имеют пластинки рассеченные на тонкие доли, у надводных листьев пластинки цельные.

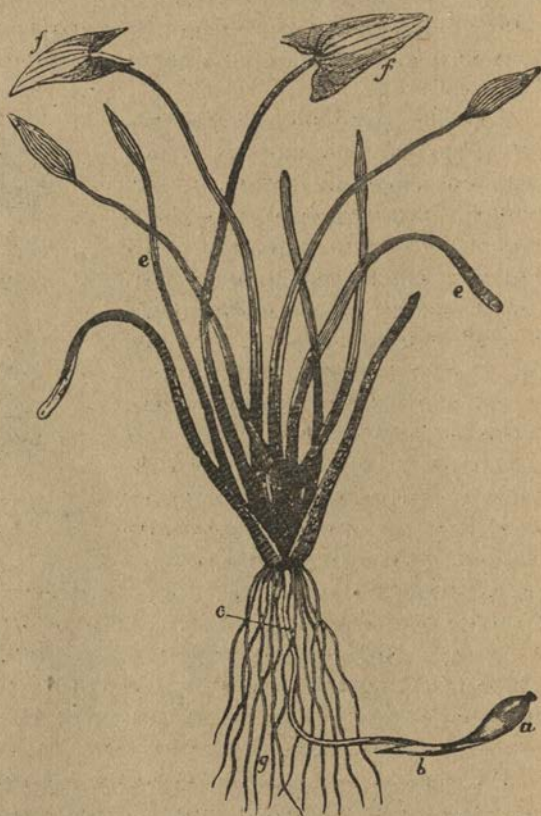


Рис. 434. *Sagittaria sagittifolia*; *f*—воздушные листья, *e*—подводные листья.

щение тычинок у короставника (*Knautia arvensis*) в лепестки, а головневый гриб *Ustilago antherarum* является причиной разрастания в женских цветах *Lychnis vespertina* тычинок, обычно недоразвивающихся. Но несравненно большее разнообразие формативных эффектов наблюдается при воздействии на растения насекомых. При этом получают образования, которые носят название галлов. Термин этот не имеет точно установленного определенного значения, так как под именем галлов известны самые разнохарактерные отклонения от нормального развития органов.

Иногда при этом наблюдается превращение одного органа в другой; так, напр., тли из рода *Chermes* вызывают на побегах ели превращение обыкновенных зеленых листьев в низовые. *Пейриш* искусственно вызывал у резухи (*Arabis*) превращение цветочных покровов в зеленые, ассимилирующие, листья; тому же исследователю при посредстве паучка *Phytoptus* удавалось получать осевые вегетативные побеги в цветочных почках крестоцветных (*Cruciferae*) и валериановых (*Valerianaceae*). Наибольшей распространенностью пользуются галлы, которые представляют местное разрастание ткани на органе, сохраняющем свою обычную форму. Образование галла в данном случае сводится к гипертрофии определенного участка ткани, при чем

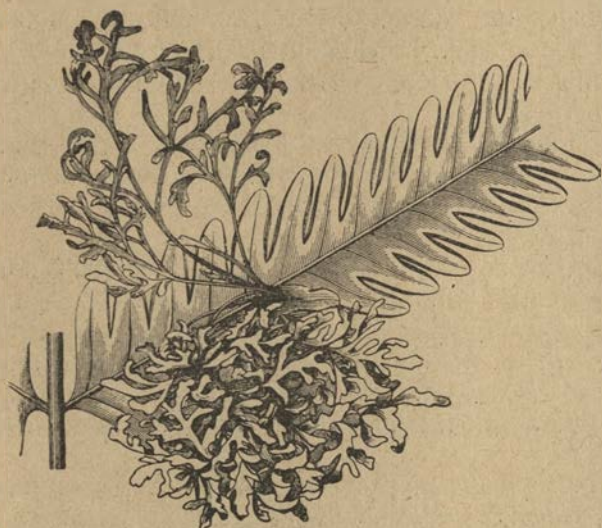


Рис. 435. Ведьмина метла на листе *Pteris quadriaurita*, вызываемая грибом *Taphrina Laurencia*.



Рис. 436. *Crepis biennis* с тремя нормальными соцветиями и двумя соцветиями, пораженными *Eriophyes*, в виде зонтиков.

иногда получают простые вздутия вследствие разрастания уже существовавших ранее клеток (напр., у *Viburnum lantana*); чаще же наблюдается оживленное деление клеток и разрастание возникающего новообразования.

Типичным образчиком подобных галлов могут служить обыкновенные орешки, так часто встречающиеся на листьях обыкновенного дуба. Галлы эти, образование которых вызывается насекомым *Dryophanta folii*, представляют округлые или шарообразные выросты зеленого цвета с красноватым оттенком, от 1 до 3 сант. в диаметре, прикрепленные к жилкам на нижней стороне дубового листа.

Галл снаружи имеет лишенный устьиц эпидермис с хлорофилльными зернами; под ним располагаются округлые или полигональные также хлорофиллоносные клетки, за которыми следует губчатая, весьма рыхлая

ткань, содержащая большое количество дубильных веществ. Внутри галла имеется полость, в которой помещается насекомое; насекомое просверливает себе выходное отверстие в стенке галла и выходит наружу осенью.

Образование галла начинается с разрастания ситовидной части сосудисто-волокнистого пучка, которое является последствием укула, производимого насекомым при кладке яйца. Насекомое делает глубокий укол в одну из крупных жилок листа. Разрастание ситовидной части пучка начинается эндогенно, подобно зачатку корня; новообразование затем разрывает коровую часть пучка и принимает форму выроста с полостью внутри, в которой помещается личинка насекомого, вылупившаяся из яйца.

Хотя до сих пор еще не удалось выделить вещества, которые выпускаются личинками галлообразующих насекомых, однако, вряд ли можно сомневаться, что причиной формативных эффектов в данном случае является химическое раздражение, к которому, быть может, присоединяется и механическое повреждение.

Разрастание галла обыкновенно начинается с момента вылупления личинки; но в некоторых случаях оно происходит уже под влиянием укула насекомого, выделяющего в образуемую рану раздражающее ткань вещество.

Сложно построенные галлы с разнообразно дифференцированной тканью обыкновенно образуются из эмбриональных тканей растения, при чем как внешняя форма, так и внутреннее строение галла остаются постоянными для данного вида растения и данного вида насекомого. Постоянство формы и строения настолько велико, что позволяет вполне безошибочно определять как насекомое, так и растение, на котором образовался галл.

Одно и то же насекомое на разных растениях вызывает различной формы галлы; так, напр., *Cecidomya artemisiae* вызывает образование галлов на *Artemisia campestris*, совершенно непохожих на галлы, которые получают на *Art. Scoparia*. Отсюда ясно, что морфогенный эффект определяется в одинаковой степени, как свойствами растения, так и качеством раздражения, исходящего от насекомого.

С биологической точки зрения образование галлов крайне интересно, так как в данном случае единственной стороной, извлекающей выгоду, является насекомое, растение же играет исключительно страдательную роль.

Наряду с отклонениями в развитии отдельных органов, причины которых можно свести к вмешательству внешних воздействий, существует еще весьма многочисленная серия уродств, возникающих под влиянием внутренних, пока нам неизвестных факторов.

Уродства этой категории чрезвычайно разнообразны и можно сказать, что не существует ни одного вида растения и ни одного органа, в развитии которых не наблюдалось бы уродливых отклонений этого порядка.

Отличительной особенностью многих уродств, вызываемых влиянием внутренних факторов, является их наследственность; ненормальное те-

чение процесса развития в данном случае можно, следовательно, отнести на счет изменения организации протоплазмы. Нужно заметить, однако, что экспериментальное изучение наследственности уродливых уклонений не настолько еще подвинулось вперед, чтобы уже теперь можно было провести резкую границу между наследственными и ненаследственными уродствами.

К числу безусловно наследственных уродств принадлежат некоторые формы пестролистности и махровости цветов.

Под пестролистностью разумеют обыкновенно недостаточное накопление хлорофилла в листовых органах, которое может распространяться на весь лист или же на определенные участки его. У некоторых растений, напр., у овса, ржи, ячменя, у сосны и ели при прорастании семян получают чисто альби-



Рис. 437. Проросший плод земляники (пролификация).



Рис. 438. Проросшая роза, у которой вместо тычинок и пестиков ветвь с листьями и цветами (пролификация).

носные экземпляры, совершенно лишенные каких бы то ни было пластидных пигментов. Альбинизм в данном случае является наследственным, но в природных условиях альбиносы не могут сохраняться, так как они неспособны к фотосинтезу.

Гораздо более распространены те формы пестролистности, когда отсутствие хлорофилла распространяется лишь на определенные участки листьев и зеленых стеблей. При этом пластиды могут быть совершенно бесцветными; такие пестролистные формы известны в садоводстве под названиями *argentea striata* и *argentea maculata*. В других случаях пластиды содержат главным образом желтые пигменты с небольшой примесью зеленых; в садоводстве формы с такой пестролистностью называются *auriga*

striata или *aurea maculata*, в зависимости от того, представляет ли ткань, лишенная нормальной зеленой окраски, полосы или пятна.

В последнее время появилось несколько экспериментальных исследований, данные которых подтверждают наследственность пестролистности. То же самое можно сказать относительно махровости цветов, когда вместо тычинок и пестиков в цветке развиваются листовидные органы, сходные с лепестками венчика.

Наследственными являются также пелории у некоторых растений (напр., у *Corydalis solida*), т. е. превращение зигоморфных цветов в правильные. Довольно распространенным уродством является фасциация стебля, при чем последний теряет лучистую симметрию и превращается в плоский орган; наследственность фасциации была доказана для целого ряда растений.

Мы ограничимся только этими немногими примерами наследственных уродств, разнообразие которых слишком велико, чтобы можно было дать даже сжатое описание их (рис. 437 и 438). Уродства этой категории ясно демонстрируют наличие внутренних формообразующих факторов, присутствующих организации протоплазмы и в своей деятельности независимых от внешних условий. Наследственные уродства вместе с тем сглаживают границу между нормальным и ненормальным течением процесса развития, который может принимать самые разнообразные направления не только под влиянием среды, но также и под влиянием внутренних факторов.

Литература.

1. О развитии растения.

- Баталин. О влиянии света на образование формы растения. СПб. 1872.
- Becker. Ueber die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei denselben Species. Münster. 1912.
- Berthold. Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. 1901.
- Bonnier, G. Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. (Rev. gén. Botan. 1894.)
- Boshart. Studien über Blattassymetrie etc. (Flora. CIII; 1911.)
- Bruhn, W. Beiträge zur experimentellen Morphologie, zur Biologie und Anatomie der Luftwurzeln. (Flora. CI. 1910.)
- Church, A. H. On the relation of Phylotaxis to mechanical laws. Oxford. 1901—1903.
- Combes, R. Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux etc. (Annales d. sc. nat. IX Sér. Botanique. XI; 1910.)
- Coulter, J. M. and Chamberlain, Ch. J. Morphology of Spermatophytes. New York and London. 1903.
- Detmer. Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses der Samen. Jena. 1880.
- Dombois, E. Einfluß der geringeren oder größeren Feuchtigkeit des Standorts der Pflanzen auf deren Behaarung. Saarbrücken. 1887.
- Diels, L. Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin. 1906.

- Ebeling, Max. Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. (Flora. 1885.)
- Elfving. Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze. Helsingfors. 1890.
- Fidgor. Die Erscheinung der Anisophyllie. Leipzig und Wien. 1909.
- Frank, A. B. Lehrbuch der Botanik. II. Allgemeine und specielle Morphologie. Leipzig. 1893.
- Fritsch, K. Die Keimpflanzen der Gesneriaceen. Jena. 1904.
- Géneau de Lamarlière, L. Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. (Rev. gén. botan. VII; 1895.)
- Gentner, G. Untersuchungen über Anisophyllie und Blattassymetrie. (Flora. XCIX; 1909.)
- Germain de Saint-Pierre, M. E. Histoire iconographique des anomalies de l'organisation dans le règne végétal etc. Paris. 1885.
- Glück, Hugo. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena. 1905. 1906.
- Goebel, K. Einleitung in die experimentelle Morphologie. Leipzig. 1908.
- Organographie der Pflanzen. Jena. 1898—1901. Allg. Organ. Erster Teil. 2 Aufl. Jena. 1913.
- Archegoniatenstudien. (Flora. X. 1906.)
- Hegelmaier, F. Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dicotyledoner Keime. Stuttgart. 1878.
- Hering, F. Ueber Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung des Wachstums. (Jahrbüch. für wiss. Botan. XXIX.)
- Holtermann. Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig. 1907.
- Hofmeister, W. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig. 1868.
- Howard. Untersuchungen über die Winterruheperiode der Pflanzen. 1906.
- Jacob. Untersuchungen über zweites oder wiederholtes Blühen. Gießen. 1889.
- Johannsen. Das Aetherverfahren beim Frühtreiben. 2 Aufl. Jena. 1906.
- Jost. Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. (Jahrbüch. für wiss. Botan. XXVII; 1895.)
- Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. (Botan. Ztg. 1899.)
- Klebs, G. Die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. (Sitzber. Heidelb. Akad. Wiss. 1911.)
- Ueber die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. (Biol. Centralblatt. 1912.)
- Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena. 1896.
- Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. (Biolog. Centralblatt. 1893.)
- Die Abhängigkeit der Blattform von *Campanula rotundifolia* von der Lichtintensität. (Flora; LXXXII; 1896.)
- Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena.
- Ueber künstliche Metamorphosen. (Abh. der Naturforsch.-Ges. zu Halle. XXV. 1906.)
- Ueber die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. (Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. 1911.)
- Kohl. Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig. 1886.

- Küster. Die Gallen der Pflanzen. Leipzig. 1911.
- Lakon. Die Beeinflußung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. (Zeitschr. f. Botan. 1912.)
- Leitgeb. Studien über die Entwicklung der Farne. (Sitzungsber. der Wiener Akad. LXXX; 1879.)
- Linber. Die periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens. (Mém. de l'Acad. des Sc. de St. Pétersbourg. VII Série. XI. u. XIII.)
- Löhr. Beobachtungen und Untersuchungen an sproßlosen Blattstecklingen. Bonn. 1908.
- Lotheilier. Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. (Rev. gén. botan. V. 1893.)
- Bubbock, J. A contribution to our knowledge of seedlings. London. 1892.
- Любименко, В. К вопросу о влиянии света на развитие плодов и семян у высших растений. (Зап. Импер. Никитск. Сада. 1910.)
- Любименко, В. и Новиков, М. Об образовании эфирного масла у базилика при различных напряженностях света. (Труды Бюро по прикладн. ботан. VI. 1914.)
- Лясковский. Прорастание тыквенных семян в химическом отношении. Москва. 1874.
- Masdugal, D. T. The influence of light and darkness upon growth and development. (Mem. of the New-York botan. Garden. II. 1903.)
- Maly, G. W. Untersuchungen über Verwachsungen und Spaltungen von Blumenblättern. 1896.
- Masters, M. T. Pflanzen-Teratologie. Leipzig. 1886.
- Мевский, Р. Строение махровых цветов. (Изв. Имп. О-ва Испыт. Природы. Москва. 1881.)
- Möbius, M. Welche Umstände befördern und welche hemmen das Blühen der Pflanzen. (Biolog. Centralblatt. 1892.)
- Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena. 1909.
- Mohl, H. Ueber Symmetrieverhältnisse der Pflanzen. (Vermischte Schriften. 1845.)
- Moquin, Tandon, A. Elements de teratologie végétale. Paris. 1841.
- Надсон, Г. А. О действии радия на дрожжевые грибки etc. (Вестник Рентгенологии и Радиологии. I. 1920.)
- Nägeli. Systematische Uebersicht der Erscheinungen im Pflanzenreich. Freiburg. 1853.
- Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München. 1884.
- Nägeli, K. y. Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen etc. Leipzig. 1858.
- Nemec. Studien über Regeneration. Leipzig. 1905.
- Oltmanns, Fr. Morphologie und Biologie der Algen. Jena. 1904.
- Penzig, O. Pflanzenteratologie systematisch geordnet. 2 Bde. Genua. 1890. 1894.
- Porsch, Otto. Versuche einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes etc. Jena. 1907.
- Potonié. Grundlinien der Pflanzenmorphologie. Jena. 1911.
- Prantl. Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunctes an Agiospermenwurzeln. (Arbeit d. botan. Instit. in Würzburg. I.)
- Рynaert, Ed. Les serres-vergers. 4 édit. Gand. 1888.

- Richter. Ueber Reaktion der Charen gegen äußere Einflüsse. (Flora. LXXVIII; 1894.)
- Sachs, J. Lehrbuch der Botanik. Neu bearbeitet von Goebel. Leipzig. 1882.
— Stoff und Form der Pflanzenorgane. (Ges. Abhandl. über Pflanzen-Physiol. 1892—93.)
- Schoenau, v. Zur Verzweigung der Laubmoose. München. 1910.
- Servettaz, C. Développement des mousses en milieux stérilisés. (Ann. Sc. nat. IX Sér. X. 1913.)
- Schwendener. Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig. 1878.
- Smith, A. M. (Annals of Royal Botan. Gardens Peradeniya. Vol. IV; 1909.)
- Stahl, E. Ueber den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. XVI; 1883.)
— Ueber den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. (Botan. Ztg. 1880.)
— Ueber den Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetumsporen. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. III. 1885.)
- Tischler. Ueber die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermenfrüchten. (Jahrb. für wiss. Botan. LII; 1912.)
- Tittmann. Physiologische Untersuchungen über Callusbildungen an Stecklingen. (Jahrbüch. für wiss. Botan. XXVII.)
- van Iterson. Matematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellung. Jena. 1907.
- Velenovsky, J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. I—III Teil. Prag. 1905—1910.
- Vöchting, H. Organbildung im Pflanzenreich. Bonn. 1878—84.
— Ueber Zygomorphie und deren Ursachen. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. XVI.)
- Volkens, G. Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin. 1912.
- Vries De, H. Die Mutationstheorie. I Bd. Leipzig. 1901.
- Wiesner, J. Formänderungen von Pflanzen bei Cultur im absolut feuchten Raume und im Dunkeln. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1891.)
— Ueber ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane. (Sitzber. der Wiener Akad. CII; Abth. I. 1893.)
— Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig. 1907.
- Willis, J. C. Studies in the Morphology and Ecology of the Podostemonaceae of Ceylon and India. (Ann. of the Roy. botan. Gard. Peradeniya. 1902.)
- Winkler, H. Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. (Jahrbüch. für wiss. Botanik. XXXVI; 1901, XXXVIII; 1903.)
- Wright, H. Foliar periodicity of endemic and indigenous trees in Ceylon. (Annals of the Roy. Botan. Gardens, Peradeniya. II; 1904.)
- Zeidler. Ueber den Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Lichtes auf die Ausbildung der Dornen von *Ulex europaeus*. (Flora. CII; 1911.)

ОТДЕЛ XIV.

Эволюция в растительном царстве.

ГЛАВА LII.

Общее понятие о виде, как основной единице для классификации растительных форм. Понятие о роде. Номенклатура растений. Естественные и искусственные классификации растений. Классификация Линнея. Новейшие естественные системы растений.

Множественность и разнообразие растительных форм бросается в глаза уже при самом поверхностном наблюдении любого ландшафта, и подробное изучение растительного покрова земли требует прежде всего установления классификации и номенклатуры для отдельных растений.

Однако, построение классификации не может быть выполнено без уяснения основного принципа и понятия об элементарной единице, которая не подлежит дальнейшему дроблению.

Подобная единица должна обладать известным постоянством и вместе достаточно ясными отличиями для отграничения ее в каждом отдельном случае.

Наблюдая пшеничное поле, березовый или сосновый лес, мы находим большое число растений чрезвычайно сходных друг с другом, сходных настолько, что мы не задумываясь относим каждое сосновое дерево к одной общей породе, отличной от породы, куда мы причисляем березовые деревья, или от породы растений пшеницы. В данном примере совершенно ясно, что мы имеем три разных породы; каждая из пород составлена из очень сходных друг с другом растений, которые мы опять-таки легко можем принять за индивидуумы.

Индивидуумы никогда не бывают и не могут быть совершенно тождественными друг другу; между ними всегда наблюдаются так называемые индивидуальные отличия, которые с внешней стороны могут быть весьма резкими. Достаточно, напр., сравнить сосновое дерево из корабельного бора, достигающее 12—15 сажень высоты, с сосной, выросшей на торфяном болоте, высота которой при одном и том же возрасте не превосходит 2 сажень, чтобы убедиться в резкости индивидуальных отличий.

Отличия эти могут быть до известной степени постоянными: на торфяном болоте всегда будут вырастать жидкие низкорослые сосны с неглубоко идущей корневой системой, между тем как на свежей песчаной

почве получатся мощные высокие деревья. Постоянство в данном случае является результатом определенной реакции со стороны растения на условия среды. Мы можем взять семена боровой сосны и высеять их на торфяном болоте, а семена болотной сосны на песчаной почве бора; в обоих случаях результат будет такой: из семян боровой сосны получится болотная, а из семян болотной—боровая сосна. Отсюда мы вправе заключить, что индивидуальные отличия не наследственны, а, следовательно, и не могут характеризовать породу, как биологическую единицу.

Совершенно такое же соотношение в величине и росте наблюдается и у березы. В тундрах севера, на границе лесной растительности, встречается карликовая береза, которую на первый взгляд можно принять за индивидуальную форму обыкновенной березы. Эта карликовая береза, однако, остается карликовой и в тех местах, где обыкновенная береза вырастает большим деревом; карликовый рост в данном случае является уже наследственной чертой, не изменяющейся под влиянием внешних условий, вследствие чего карликовую березу мы можем отнести к другой породе.

Таким образом, к одной и той же породе будут относиться все те растения, между которыми могут быть очень резкие индивидуальные отличия, но ни одного наследственного. Такие растения представляют собою простое собрание индивидуумов, объединенных одной и той же организацией протоплазмы, одной и той же идиоплазмой. Так как идиоплазма передается по наследству из поколения в поколение, то индивиды, обладающие тождественными наследственными свойствами, в своей совокупности и могут составить основную биологическую единицу, с которой у нас связывается представление, как о самостоятельной породе.

Подобное определение породы вполне совпадает с понятием о чистой линии, о котором была речь выше при рассмотрении наследственности. Мы знаем, что индивидуумы, принадлежащие к двум разным чистым линиям, могут отличаться друг от друга только в одном внешнем признаке, напр., только в окраске цветов. Будучи наследственным, уже один этот признак, указывает на различие в идиоплазме и тем самым дает основание для различения двух разных пород, как биологических единиц с своей особой идиоплазмой.

Выделение чистых линий возможно только при искусственном разведении и изучении растения в течение ряда лет. С практической точки зрения подобный метод непригоден для массового изучения растительных форм и потому чистая линия пока является идеальной биологической единицей, приложимой лишь в единичных случаях. Для описания растительных форм и их классификации систематика растений обыкновенно пользуется более крупными биологическими единицами, пренебрегая мелкими наследственными отличиями.

Действительно, чистые линии обыкновенно образуют группы, объединенные большим сходством в основных чертах строения соматической и репродуктивной частей растения.

Представим себе, например, что мы имеем пять чистых линий, отличающихся друг от друга только по окраске цветов. Все эти линии мы можем соединить в одну группу и принять эту группу за основную биологическую единицу с изменчивой окраской цветов. Подобная группа чистых линий будет соответствовать приблизительно тому, что называется в последнее время в систематике растений элементарным видом.

Представим себе теперь, что, при одной и той же окраске цветов, мы имеем ряд чистых линий того же растения, отличающихся друг от друга только по очертанию края листьев; эта группа линий может составить новый элементарный вид.

Третий элементарный вид может состояться из группы линий, отличающихся друг от друга только по опушению стебля и листьев. В конце концов мы можем получить таким образом группу элементарных видов, объединенных большинством одинаковых внешних признаков; некоторые же из этих признаков, как, например, окраска цветов, очертание краев листьев, опушение будут варьировать в известных пределах.

Подобная группа элементарных видов составит то, что в систематике растений принято называть со времен *Линнея* видом, и что до настоящего времени служит основной биологической единицей при изучении растительных форм.

Виды, однако, в свою очередь могут обнаружить значительное сходство между собой. Так, например, если мы будем сравнивать особи обыкновенной лесной малины с особями ежевики, то увидим, что основные черты строения цветов, плодов и листьев совершенно одинаковы. На ряду с этим сходством нам, конечно, бросятся в глаза и отличия во вкусе и цвете плодов, в опушении листьев и их форме, в размерах частей цветка.

Ближайшее сравнение обнаруживает, что малина и ежевика построены по одному и тому же общему плану, но выполнение этого плана шло различно, вследствие чего ни в одном признаке между малиной и ежевикой не наблюдается такого сходства, как между отдельными особями малины или отдельными особями ежевики. Это обстоятельство и дает основание различать в данном случае два самостоятельных вида.

Совершенно такого же характера сходство и отличия наблюдаются между карликовой березой тундр и налшей обыкновенной березой, вследствие чего и здесь различают два вида.

Виды, сходные друг с другом соединяются в более крупные группы, называемые родами. Так, например, малина, ежевика, костяника и морошка, будучи самостоятельными и хорошо отличающимися друг от друга видами, в то же время обнаруживают значительное сходство в основном плане строения цветка и плода; поэтому в систематике они соединяются в один и тот же род.

Для обозначения видов со времен *Линнея* (1707—1778) применяется бинарная номенклатура, т. е. виду дается двойное латинское название, из которых одно принадлежит роду, а другое данному виду. Так, например, малина, ежевика, костяника и морошка, как виды принадлежащие одному роду, имеют одно и то же родовое название *Rubus*,

при чем малина называется *Rubus Idaeus*, ежевика — *Rubus Caesius*, костяника *R. Saxatilis*, морошка — *R. Chamaemorus*.

Роды также могут обнаруживать известное сходство между собой. Так, например, по устройству цветка значительное сходство существует между родами: *Rubus*, *Fragaria*, к которому относятся земляника и клубника, и *Rosa*, куда относится обыкновенный шиповник.

Подобные сходные роды соединяются в более крупные группы, называемые семействами; например, роды *Rubus*, *Fragaria* и *Rosa* относятся к одному семейству розоцветных, называемому по латыни *Rosaceae*.

Затем по известным сходным признакам семейства соединяются в отряды, отряды в классы, а классы в отделы.

Основным принципом в классификации растительных форм служит, следовательно, сходство во внешних чертах строения или, как обычно говорят, признаках морфологического и анатомического характера, которые, будучи наследственными, служат указанием на сходство в организации идиоплазмы.

Работа систематики сводится к сравнению форм друг с другом и к установлению границ между ними.

Нельзя не сказать, что во многих случаях работа эта представляет значительные трудности, так как понятие о виде, как основной биологической единице, не может быть выражено в какой-либо неподвижной формуле математического или числового характера. Неудивительно поэтому, что при практическом применении этого понятия мы встречаемся то с расширенным, то с более суженным толкованием. В систематических описаниях растений обыкновенно дается словесный диагноз всех внешних признаков соматической и репродуктивной частей с возможной подробностью; а так как словесное описание не всегда передает все детали строения, то к диагнозу часто присоединяют рисунок.

При латинских названиях видов ставятся сокращенные фамилии авторов, которые дали видам названия; так, напр., *Rubus Idaeus L.* означает, что автором давшим этому виду название был *Линней (Linné)*; *Rhododendron caucasicum Pall.*, автором был *Паллас (Pallas)*. Указание имени автора важно не только для установления имени ученого, давшего виду название, но также и для определения границ вида, которые у разных авторов могут не совпадать. Так, напр., многие из линнеевских видов, т. е. видов, установленных *Линнеем*, в настоящее время другими систематиками разбиты каждый на целый ряд новых видов. Произошло это оттого, что *Линней* устанавливал слишком широкие границы и применял более широкое толкование понятию вид, чем современные систематики.

Наконец, имя автора при названии вида имеет важное значение и для выяснения синонимии, которая возникает вследствие того, что один и тот же вид различными учеными может быть описан под разными названиями.

По тем же причинам принято ставить сокращенные фамилии авторов при названиях родов и семейств.

Выше уже было упомянуто, что искусственное разведение растений для установления границ между видами может применяться и применяется только в единичных случаях; для массового описания форм систематики пользуются дикими растениями в свежем или засушенном виде. Чем большим количеством собранных в разных местах особей располагает систематик, тем больше шансов для точного установления границ вида и для отделения признаков наследственных от индивидуальных вариаций. Значительное количество материала позволяет также установить более мелкие подразделения в пределах вида, которые носят названия подвидов или разновидностей и форм.

Регистрация и описание растительных форм, населяющих земной шар в настоящее время, далеко еще не закончена; отдельные виды изучены далеко не в одинаковой степени. Поэтому понятно, что установление более мелких групп, чем линнеевские виды, происходит с большой постепенностью, по мере изучения растительности, населяющей различные страны. Для установления сходства и различия между видами систематика обычно пользуется внешней морфологической формой растения и его органов; реже она прибегает к признакам анатомическим и еще реже к признакам физиологическим. Происходит это оттого, что внешняя форма скорее и легче поддается изучению; бывают случаи, однако, когда внешняя форма не дает достаточно ясных черт для установления границы между видами; тогда прибегают к анатомическим или даже физиологическим признакам, как, напр., при классификации бактерий.

В задачи систематики входит, однако, не только установление отличий между видами по каким-нибудь наследственным признакам, но также полная характеристика каждого вида со всеми его свойствами морфологическими и физиологическими. Поэтому не будет преувеличением, если мы скажем, что в настоящее время систематика растений находится только в первом периоде своего развития, когда работа направлена главным образом на регистрацию и внешнее описание растительных форм.

В область систематики растений входит описание не только ныне живущих растений, но также растений, живших в прежние эпохи на земле. Этот отдел систематики известен под названием фитопаалеонтологии или палеоботаники. Описание растений здесь приходится делать по сохранившимся отпечаткам их, которые получают при медленном разложении растительных веществ без доступа воздуха и замене этих веществ минеральным. Отпечатки могут быть настолько совершенны, что по ним восстанавливается не только внешняя форма органов растения, но также и их внутреннее анатомическое строение.

Указанный выше принцип распределения растительных форм по группам на основании сходства в строении является естественным, т. е. вытекающим из самого факта наличия такого сходства. Построенные на таком принципе классификации или системы растительных форм носят название естественных. В настоящее время термину естественная система придается еще и иное значение; предполагается, что обнаруживаемое между разными формами растений сходство в строении является

результатом кровного родства, вследствие чего классификация должна быть построена таким образом, чтобы между формами были установлены реально существующие кровные связи.

Попытки создать естественную классификацию или систему делались, однако, гораздо раньше, чем в науке утвердилась мысль о кровном родстве между разными формами; попытки эти делались именно на основании неопровержимого факта сходства в чертах строения разных форм. Так, напр., уже *Линней* выделил 65 естественных семейств растений, при чем каждое семейство объединяло сходные между собою роды. Недостаточное количество материала не позволило этому великому систематику создать сколько-нибудь-цельную естественную систему. В целях облегчить изучение растительных форм, он предложил свою искусственную классификацию или систему, которая быстро нашла практическое применение среди ботаников и довольно долго сохранялась в ботанических сочинениях.

Для своей классификации *Линней* взял за основание число тычинок в цветке, способы срастания и прикрепления их, а также однодомность и двудомность. Все цветковые растения распределялись на 23 класса. Первые 10 классов назывались по числу тычинок в цветке от одной до 10: *Monandria*, *Diandria*, *Triandria*, *Tetrandria*, *Pentandria*, *Hexandria*, *Heptandria*, *Octandria*, *Enneandria*, *Decandria*.

- | | | |
|------------|---------------------|--|
| 11-й класс | <i>Dodecandria</i> | . от 11 до 19 тычинок. |
| 12-й " | <i>Icosandria</i> | . . 20 и более тычинок, прикрепленных к чашечке. |
| 13-й " | <i>Polyandria</i> | . . 20 и более тычинок, прикрепленных к цветоложу. |
| 14-й " | <i>Didynamia</i> | . . 4 тычинки, из которых 2 длиннее остальных двух. |
| 15-й " | <i>Tetradynamia</i> | . 6 тычинок, из которых 4 длиннее остальных двух. |
| 16-й " | <i>Monadelphina</i> | . тычинки соединены нитями в один пучок (однобратственные тычинки). |
| 17-й " | <i>Diadelphia</i> | . . тычинки соединены в два пучка (двубратственные тычинки). |
| 18-й " | <i>Polyadelphia</i> | . тычинки соединены в три и более пучка (многобратственные тычинки). |
| 19-й " | <i>Sengenesia</i> | . . тычинки срослись пыльниками. |
| 20-й " | <i>Gynandria</i> | . . тычинки срослись со столбиком. |
| 21-й " | <i>Monoecia</i> | . . однодомные растения. |
| 22-й " | <i>Dioecia</i> | . . двудомные растения. |
| 23-й " | <i>Polygamia</i> | . . растения с однополыми и обоеполыми цветами. |
| 24-й " | <i>Cryptogamia</i> | . к этому классу <i>Линней</i> отнес все бесцветковые растения. |

Нетрудно видеть, что классификация *Линнея* также построена на принципе сходства, как и естественные системы; существенным отличием

ее является то обстоятельство, что в основу группирования в классы положено не общее сходство организации, выражающееся в целом ряде признаков, а сходство в одном только признаке. Понятно, поэтому, что совершенно различные растения во всех отношениях в линеивской системе попадали в один класс только потому, что у них оказывалось одинаковым число тычинок. Но, как уже сказано, классификация *Линнея*, будучи искусственной в смысле соединения растений в классы, преследовала только практические цели удобной и быстрой группировки разных форм для их изучения.

По мере прогресса в области изучения растительных форм учащаются попытки дать стройную классификацию растений. Так, уже в 1789 г. *Жюссье* дал такую классификацию, разделив все растительное царство на 5 рядов, 25 классов и 100 семейств. Затем в 1813 г. *А. П. де-Кандолль* предложил свою систему, которая пользовалась большим распространением и сохранилась местами до настоящего времени. У *де-Кандолля* описано 194 семейства. В более новое время *Энглер*, *Ветшттейн* и *Галлиер* дали образчики новых естественных систем.

Нужно заметить, что систематика растений в своем историческом развитии шла от более высоко развитых цветковых к низшим растениям. Между тем, цветковые растения представляют в сущности довольно однородную группу в смысле основных черт организации. Поэтому деление цветковых растений на отряды, классы, семейства установилось довольно прочно уже в более ранний период.

Напротив, более подробное и тщательное изучение бесцветковых растений показало, что здесь имеется весьма большое разнообразие именно в основном плане построения и организации. В новейших системах поэтому все более и более уделяется внимания низшим растениям, и здесь мы находим весьма существенные изменения в классификации. Разнообразие строения низших бесцветковых растений весьма наглядно демонстрируется, например, в новейшей системе *Энглера* (1907) тем, что им отводится 11 отделов, тогда как все цветковые растения составляют всего один отдел. Существенные отличия внешнего характера между системами различных авторов возникают также оттого, что по мере перехода от таких тесных групп, как роды, к более крупным границы делаются все более расплывчатыми и более спорными при современном состоянии наших знаний.

Постепенное накопление сведений об организации растительных форм дает новый материал для их классификации и вносит необходимые поправки в прежние схемы. Систематика растений далеко еще не сказала своего последнего слова в построении естественной системы, и потому существующие системы мы должны рассматривать, как постепенный подход, как фундамент к стройному зданию будущей классификации растительных форм.

В этом отношении разработка понятия о виде в смысле его конкретного содержания без сомнения имеет очень важное значение. До тех пор, пока границы вида не будут определены с большой точностью или по

крайней мере с такой, которая исключит субъективные толкования, до тех пор естественная система не получит надлежащей прочности. В настоящее время понятие о виде еще остается в тех границах, которые были практически установлены *Линнеем*; однако, все чаще и чаще делаются попытки к раздроблению линнеевских видов и, повидимому, этому течению принадлежит будущность.

В нашем нижеследующем кратком обзоре растительных форм мы будем придерживаться той комбинированной системы, которая является комбинацией систем *Ветштейна* и *Энглера*. В этой системе растения, тело которых не обнаруживает дифференцировки на стебель и лист, и которые прежде были известны под общим названием *Thallophyta*, составляют 7 самостоятельных отделов. Те же растения, у которых наблюдается дифференцировка стебля и листа, и которые раньше назывались *Cormophyta*, образуют 4 отдела.

Термин *Thallophyta*, т. е. слоевцовые растения, нельзя не признать слишком устаревшими, чтобы его можно было употреблять в настоящее время, так как на самом деле нет ни одного положительного признака, который объединял бы разнородные формы, прежде соединявшиеся в группу *Thallophyta*.

Напротив, термин *Cormophyta*, т. е. листостебельные растения заслуживает сохранения, так как им объединяются формы, хотя и разнородные, но обладающие ясной дифференцировкой тела на стебель и лист.

Наш обзор будет построен на следующей схеме:

Низшие растения (*Thallophyta*).

Отдел	I	<i>Mycophyta</i> — <i>Слизевики</i>	
Отдел	II	<i>Schizophyta</i> — <i>Дробянки</i>	
	1-й класс	<i>Bacteria</i>	Бактерии
	2-й „	<i>Cyanophyceae</i>	Синезеленые водоросли
	3-й „	<i>Mycobacteria</i>	Миксобактерии
Отдел	III	<i>Chlorophyceae</i> — <i>Зеленые водоросли</i>	
	1-й класс	<i>Isocontae</i>	Равножгутиковые
	2-й „	<i>Akontae</i>	Безжгутиковые
	3-й „	<i>Stephanokontae</i>	Венценосные
	4-й „	<i>Heterokontae</i>	Разножгутиковые
	5-й „	<i>Monokontae</i>	Одножгутиковые
Отдел	IV	<i>Charophyta</i> — <i>Хары</i>	
Отдел	V	<i>Rhacophyta</i> — <i>Бурые водоросли</i>	
	1-й класс	<i>Peridineae</i>	Перидиней
	2-й „	<i>Diatomeae</i>	Диатомовые
	3-й „	<i>Rhacophyceae</i>	Бурые водоросли
Отдел	VI	<i>Rhodophyta</i> — <i>Красные водоросли</i>	

Отдел VII *Fungi* — Грибы

1-й класс	<i>Phycomycetes</i>	Грибы-водоросли
2-й "	<i>Ascomycetes</i>	Сумчатые грибы
3-й "	<i>Ustilagineae</i>	Головневые грибы
4-й "	<i>Basidiomycetes</i>	Базидиальные грибы
	<i>Lichenes</i>	Лишайники

Высшие растения (*Cormophyta*).

Отдел VIII *Bryophyta* — Мхи

1-й класс	<i>Hepaticae</i>	Печеночники
2-й "	<i>Musci</i>	Лиственные мхи

Отдел IX *Pteridophyta* — Папоротникообразные

1-й класс	<i>Filicinae</i>	Настоящие папоротники
2-й "	<i>Equisetinae</i>	Хвощи
3-й "	<i>Isoetinae</i>	
4-й "	<i>Lycopodiinae</i>	Плауновые

Отдел X *Gymnospermae* — Голосемянные

1-й класс	<i>Cycadofilices seu</i> <i>Pteridospermae</i>	Семянные папоротники
2-й "	<i>Cycadinae</i>	Саговники
3-й "	<i>Benettinae</i>	Бенеттиты
4-й "	<i>Cordaitinae</i>	Кордаитовые
5-й "	<i>Ginkgoinae</i>	Гинкговые
6-й "	<i>Coniferae</i>	Хвойные
7-й "	<i>Gnetinae</i>	Хвойниковые

Отдел XI *Angiospermae* — Покрытосемянные

1-й класс	<i>Monocotyledones</i>	Однодольные
2-й "	<i>Dicotyledones</i>	Двудольные
	Подкласс 1 <i>Archichlamydeae</i>	Первичнопокровные
	" 2 <i>Simpetalae</i>	Спайнолепестные

В представленной здесь схеме наименьшей цельной единицей является класс. Некоторые из классов оказываются настолько богатыми разными формами, что их удобно разделить на меньшие группы, называемые подклассами и отрядами.

Каждый отряд включает в себе группу семейств, а каждое семейство группу родов. В зависимости от богатства и разнообразия форм семейство может делиться на меньшие группы, называемые подсемействами. Точно также богатые видами роды делятся на секции или подроды.

Основной единицей служит вид в линнеевском смысле; но, как уже сказано выше, он может делиться на разновидности или элементарные виды и формы.

Разновидности или элементарные виды, принадлежащие к одному и тому же линеевскому виду, обыкновенно отличаются друг от друга целым рядом наследственных признаков. Формы же устанавливаются большей частью только по одному наследственному признаку, которым они отличаются друг от друга.

ГЛАВА LIII.

Описание растительных форм. Мухорphyta. Schizophyta. Chlorophyceae.

Отдел I. Мухорphyta. Слизевики.

Растения, относящиеся к этому отделу, настолько своеобразны в своей организации и так мало имеют свойственных типичному растительному организму черт, что их по всей справедливости следует поставить особняком от прочих растений.

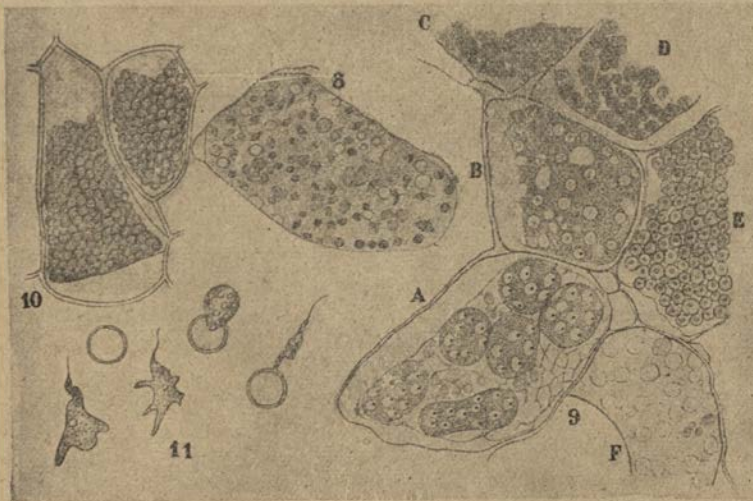


Рис. 439. *Plasmodiophora Brassicae*; 8—слитнй плазмодий, выполняющий клетку корня, видно деление ядер, 9—А—слияние миксамеб, 9—В, F—слитнй плазмодий, 9—С, D, E—образование спор, 10—споры в клетках корня, 11—проростание спор (выхождение миксомонад). (По Вороницу и Навашину).

Вегетативное тело слизевиков состоит из так называемого плазмодия, который представляет собою скопление голой протоплазмы с многочисленными ядрами внутри. Величина плазмодия у разных форм весьма различна. Он может быть микроскопических размеров и весь может помещаться в полости одной единственной клетки высшего растения, как это мы наблюдаем, напр., у паразитного слизевика *Plasmodiophora brassicae*, причиняющего обыкновенной капусте болезнь, известную под названием капустной килы. Но он может также достигать и очень крупных размеров, величиной с блюдо или маленькую тарелку, как, напр., у

слизевика *Fuligo septica* (земляное масло), живущего сапрофитом на гниющей коре и пнях и образующего на поверхности коры светложелтые массы неправильных и постоянно меняющихся очертаний (рис. 439, 440 и 441).

Пласмодий представляет с точки зрения организации в высшей степени своеобразное построение.

Пласмодий является результатом слияния одноядерных голых клеток, сходных с животными амёбами и называемых миксамёбами; таким образом, он представляет некоторую аналогию с колониальными организмами, тем более, что среди слизевиков наблюдаются две различные формы слияния миксамёб.



Рис. 440. Кила на корнях капусты, вызванная миксомицетом *Plasmodiophora Brassicae*.

У одних форм в плазмодии сохраняются границы между отдельными амёбами, тогда как у других происходит полное слияние протоплазмы. Соответственно этому основному отличию слизевиков делят на две большие группы: 1) *Sorophorea* со сборным плазмодием, в котором нет полного слияния протоплазмы отдельных амёб; 2) *Myxogasteres* со слитным слиянием протоплазмы отдельных амёб. Типичным представителем первой группы может служить *Polysphondylium violaceum*, встречающийся в южной Европе и живущий на навозе (рис. 442).

По истечении некоторого периода вегетативной жизни, сборный плазмодий этого слизевика переходит в стадию спорообразования. Не потерявшие окончательно самостоятельности миксамёбы начинают собираться в кучку в центре плазмодия и налегают друг на друга; в результате налегания получается колонка, стоящая вертикально. Колонка

эта строится из стерильных амёб, которые выделяют клетчатковую оболочку и придают таким образом колонке известную устойчивость. По колонке взбираются вверх следующие амёбы, которые собираются на верхушке в шарообразное тело, одеваются оболочками и превращаются в споры фиолетового цвета. Таким образом получается плодовое спороносное тело, ножка которого называется спорофором. На стадии споры организм переживает стадию покоя. Затем спора, попав в благоприятные условия, прорастает, при чем оболочка ее лопаётся, и содержащее выходит наружу в виде миксамёбы. Амёбы, происшедшие из разных спор, соединяются в сборный пласмодий, и цикл развития повторяется.

Вторая группа слизевиков, *Myxogasteres*, помимо слитности пласмодия отличается также тем, что из споры при прорастании ее выходит зооспора с одним жгутом. Движения зооспора совершает при помощи жгута и выпускаемых ею псевдоподий, вследствие чего подобные зооспоры получили название миксомонад. По истечении некоторого времени жгут вытягивается, и миксомонада превращается в типичную амёбу. Большое число амёб соединяется вместе и образует слитный пласмодий, в котором ядра амёб остаются свободными.

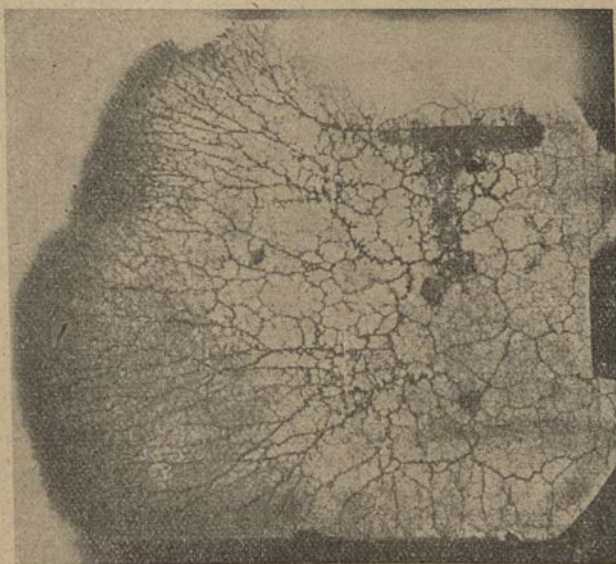


Рис. 441. Пласмодий *Fuligo varians*, ползающий на фильтровальной бумаге. Несколько уменьшен.

Пласмодий затем дает споры, при чем образуются у разных форм разные плодовые тела (рис. 443).

За исключением некоторых паразитных форм, слизевики являются типичными сапрофитами, живущими на гниющем дереве, коре, экскрементах животных, на перегное почвы и пр.

Отдельные амёбы и пласмодии обнаруживают весьма характерное движение, называемое амебоидным; в движениях обнаруживается известная целесообразность: пласмодий, например, уходит от слишком яркого света в тень, уходит от сухого места к влажному. Внутри пласмодия совершается весьма энергичное струйчатое движение протоплазмы. Оригинальной особенностью слизевиков является их способность питаться твердыми частицами пищи, при чем протоплазма амёбы или пласмодия об-

волакивает твердое тело со всех сторон и растворяет его, если оно вообще растворимо.

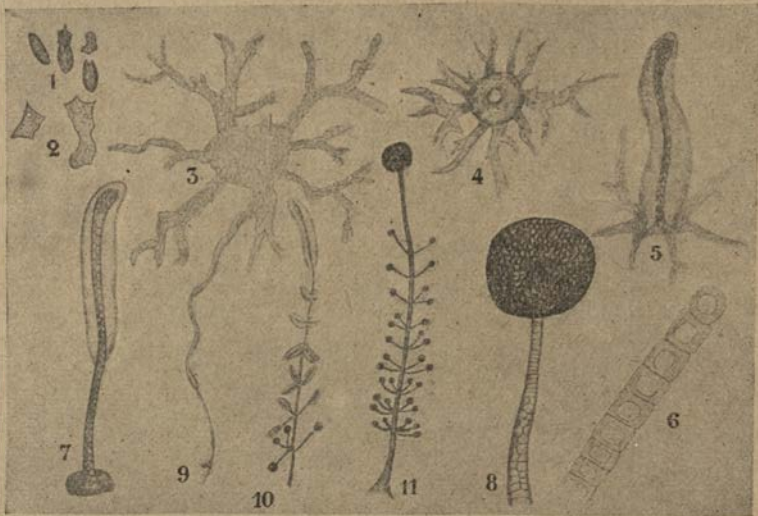


Рис. 442. *Polysphondylium violaceum* (по Брефельду); 1—спора и амеба, выходящая из споры, 2—амебы, правая делится, 3—сборный плазмодий, 4—начало образования спороношения, 5—более поздняя стадия, образование центрального тяжа бесплодных амёб, 6—центральный тяж, сильнее увеличенный, 7—плодущие амёбы взбираются по бесплодному тяжу, получается ножка спороношения, 8—амёбы собрались на верхушке ножки и превратились в споры, 9—11—образование разветвленных спороношений.

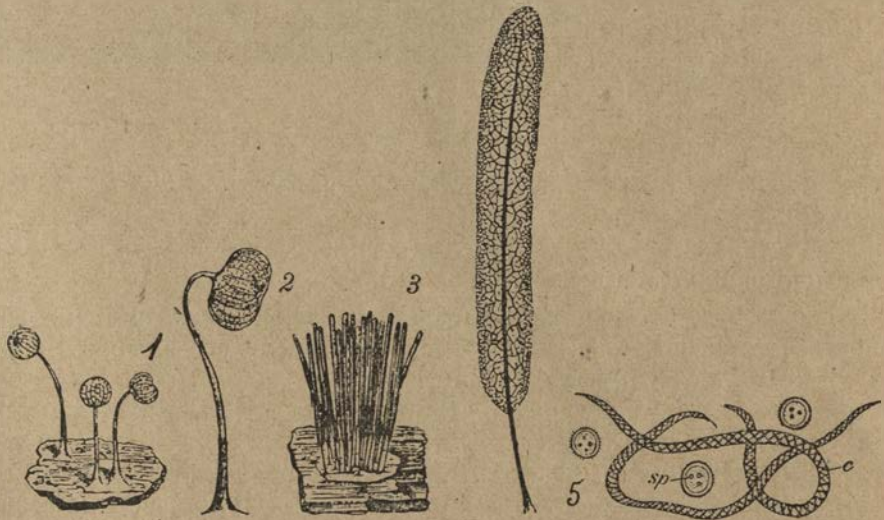


Рис. 443. Спорангии слизевиков; 1—*Dictydium sergnum*, увелич. в 10 раз, 2—тоже, увелич. в 30 раз, 3—*Stemonitis fusca* при слабом увелич., 4—тоже при увелич. в 70 раз, капиллиций, 5—капиллиций и споры *Trichia varia*.

Как видно из описания организации, слизевики весьма далеко стоят от типичных растений и, напротив, целым рядом черт обнаруживают сходство с животными.

Отдел II. *Schizophyta*. Дробянки.

Организмы, относящиеся к этому отделу, являются уже типичными растениями с довольно разнообразной организацией. Общими объединяющими их признаками служат отсутствие ясно дифференцированного ядра и отсутствие полового процесса. Размножение совершается исключительно путем вегетативного деления клеток.

Дробянки образуют два естественных класса: *Bacteria* — бактерии и *Cyanophyceae* — синезеленые водоросли. Звенком, соединяющим дробянок с слизевиками, является третий класс *Mycobacteria* — миксобактерии.

I-й класс. *Bacteria*. Бактерии.

По внешней форме бактерии можно распределить в следующие категории: 1) одноклеточные шаровидные кокки (рис. 444); 2) одноклеточные палочковидные бактерии, если палочки короткие, и бациллы,



Рис. 444. Круглые формы; 1—кокки, 2—диплококки, 3—стрептококки, 4—тетракокки, 5—сарцины, 6—стафилококки. Увелич. 1000.

если палочки длинные (рис. 445); 3) одноклеточные спирально изогнутые спираиллы или вибрионы, если клетки короткие, и спирохеты, если клетки длинные (рис. 446); 4) многоклеточные нитевидные формы (например, *Beggiatoa*, рис. 447) и 5) многоклеточные футлярные бактерии, имеющие вид многоклеточных нитей, заключенных в слизистые футляры или чехлы (например, *Cladotrix*, *Crenothrix*, *Leptothrix* и др., рис. 448, 449 и 450).

Бактериальные клетки, в противоположность клеткам типичных растений, имеют оболочку, построенную из белковых веществ. Наружные слои оболочки легко ослизняются, вследствие чего при быстром размножении одноклеточных форм получают скопления клеток, погруженных

в общую массу слизи. Такие скопления называются зооглеями и представляют первый шаг к переходу одноклеточного организма к колониальному. Содержимое бактериальной клетки состоит из протоплазмы, в которой нет ясно дифференцированного ядра, и одной или многих вакуолей с клеточным соком. В протоплазме наблюдаются различные включения в виде зернышек, капелек и т. п.



Рис. 445. Палочковидные формы; 1—3—бактерии, 4—диплобациллы, 4—5—бациллы, 5—стрептобациллы, 6—инволюционные формы. Увелич. 1000.

Вопрос о строении содержимого бактериальной клетки еще не решен окончательно; некоторые ученые, как, например, *Бючли*, считают, что все содержимое бактериальной клетки состоит из ядерной массы, при чем

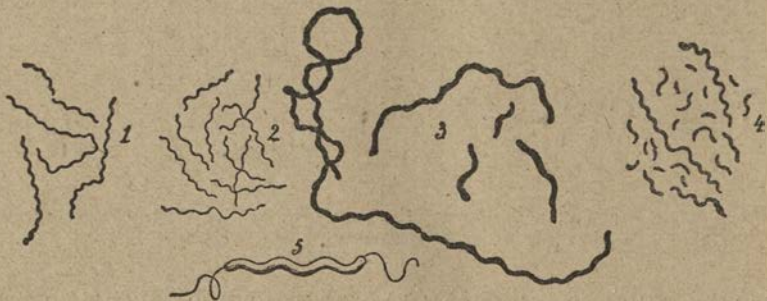


Рис. 446. Извитые формы; 1—*Spirochaete Obermeieri* (возбудитель возвратного тифа), 2—*Spirochaete dentium* (зубная спирохета), 3—*Spirochaete Denecke* (из гнилого сыра), 4—*Vibrio cholerae asiatica* (спирохэтный тип роста у некоторых клеток), 5—*Spirillum volutans*. Увелич. 1000.

протоплазма отсутствует или почти отсутствует. Другие, напротив, считают, что основная масса содержимого состоит из протоплазмы, в которой присутствует диффузное ядро, состоящее из отдельных очень мелких хроматиновых зернышек. Величина большинства бактерий и бактериальных клеток чрезвычайно мала и измеряется обычно микронами (микрон = $\frac{1}{1000}$ миллиметра).

Очень многие формы бактерий обладают самостоятельным движением, которое совершается при помощи жгутиков или ресничек. У одних форм имеется всего один жгутик, прикрепленный к одному концу клетки; у других наблюдается пучок жгутиков на одном из полюсов клетки и, наконец, у третьих многочисленные жгутики распределяются по всей поверхности тела. Диаметр жгутика обыкновенно не превышает $\frac{1}{20}$ диаметра клетки бактерии; но длина часто превышает длину бактери-



Рис. 447. *Beggiatoa mirabilis* при увеличении в 260 раз. (По Энглеру).

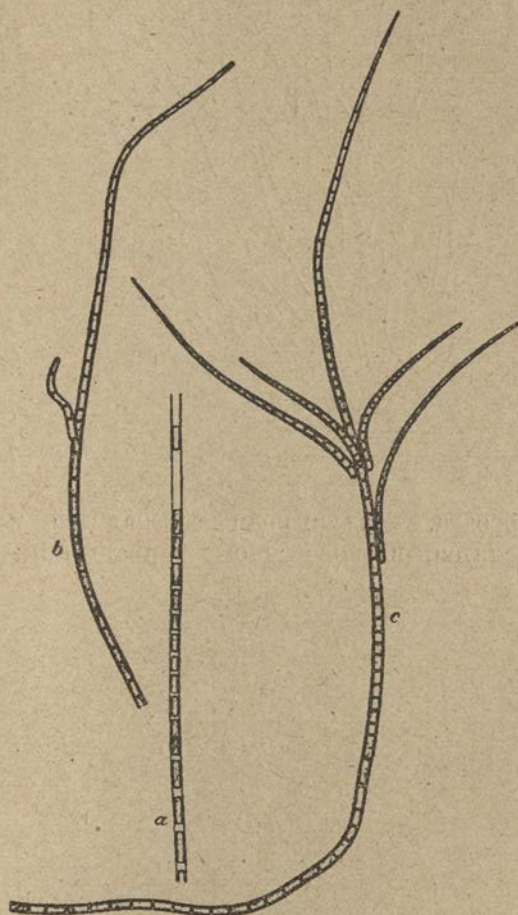


Рис. 448. *Clonothrix fusca*; *a*—участок нити с влагалищем и отдельными цилиндрическими клетками, *b*—ложное ветвление, *c*—нить с неправильными разветвлениями. Увелич. 580.

альной клетки и иногда весьма значительно (до 60 раз у одной нитрифицирующей бактерии с о-ва Явы).

Природа жгутиков еще не вполне выяснена; одни ученые считают их за выросты оболочки, другие за протоплазменные нити, выходящие из клетки через особые отверстия в оболочке (рис. 451 и 452).

Быстрота движения бактерий весьма различна; к наиболее быстро двигающимся принадлежит холерный вибрион (*Vibrio cholerae*); он пробегает в секунду до 30 микронов.

Некоторые бактерии (например, *Beggiatoa* и спирохеты) двигаются при посредстве ритмических сокращений тела и жгутов не имеют.

Цикл развития бактерий чрезвычайно прост: достигнув пределов индивидуального роста, одноклеточная бактерия делится, при чем в клетке возникает пере-



Рис. 449. *Cladotrix dichotoma*. Увелич. 40.

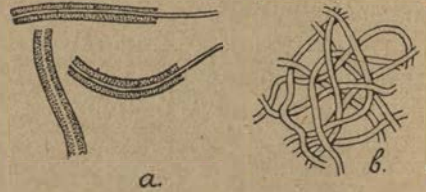


Рис. 450. *Leptothrix ochracea*; а—железобактерии с объемистыми влагалищами, из которых выходят содержащиеся в них клетки, оставляя их пустыми (пустое влагалище изображено слева); б— клубок неразветвленных нитей железобактерий. Увелич.: а—370; б—70.

городка, разделяющая ее на две клетки. Палочковидные клетки делятся в поперечном направлении; у некоторых форм образу-



Рис. 451. Бактерии со жгутиками; 1—*Planococcus citreus*, 2—*Pseudomonas fluorescens*, 3—*P. synchyanea*, 4—*Bacillus typhi*, 5—*Spirillum Comma*, 6—*Sp. rubrum*. Увеличено в 1000 раз.

ющаяся перегородка не вполне разделяет клетки, между ними остается соединяющий их тяж протоплазмы (напр., у *Cladotrix dichotoma*). Чем благоприятнее условия существования, тем быстрее происходит деление

клеток у бактерий; в нормальных условиях развития число бактерий удваивается приблизительно через 20—40 минут. Если бы деление шло в такой прогрессии в течение продолжительного времени, то потомство одной единственной клетки приняло бы колоссальные размеры. Так, напр., по вычислениям *Кона*, исходя из одного бацилла размерами в $1 \times 2 \mu$, через 5 дней получилось бы такое количество микробов, которое заполнило бы бассейны всех морей и океанов на земле.

Внешние условия, а равно и отравляющее действие продуктов обмена весьма быстро кладут предел размножению бактерий. Но энергия размножения бактерий во всяком случае колоссальна. На сахарных заводах нередко огромные резервуары с свекловичным соком уже через 10—12 часов превращаются в сплошную слизистую массу, вследствие необычайно быстрого размножения кокка *Leuconostoc mesenterioides*.

У многих бактерий вегетативный рост клетки и ее деление исчерпывают весь цикл развития; таковы, напр., почти все виды кокков. У бацилл же часто наблюдается спорообразование, которое сводится к тому, что содержимое клетки одевается новой более плотной и более прочной оболочкой, вследствие чего получается так называемая эндогенная спора.

По данным *Шаудина* перед споруляцией наблюдаются признаки деления, при чем намечается обособление двух клеток, которые вновь соединяются, давая начало двум спорам (рис. 392).

По мнению *Шаудина* это явление можно рассматривать, как намек на половой процесс.

Каждая клетка дает одну спору; поэтому спорообразование не ведет к умножению числа индивидуумов, а представляет лишь защитное приспособление против неблагоприятных внешних условий. Споры бактерий действительно, при их способности выносить нагревание до $120\text{--}140^\circ \text{C}$ (при сухом жаре) и необычайной устойчивости по отношению к химическим ядам, представляют собой наиболее прочные организованные образования.

Спорообразование не входит в цикл развития в качестве органической стадии; оно наступает обыкновенно при изменении внешних условий среды в сторону, неблагоприятную для нормального размножения бак-

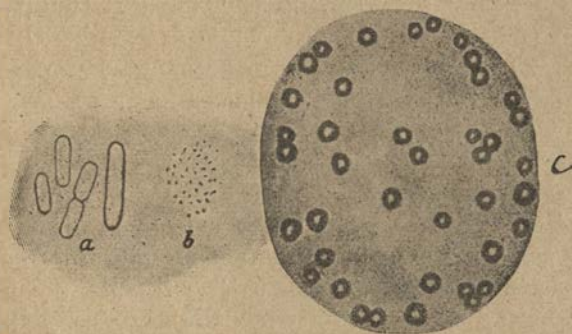


Рис. 452. Бактерии *Achromatium oxaliferum* (c), *Bacillus oxalaticus* (a) и *Bacterium influenzae* (b) при одном и том же увеличении в 1000 раз. (По Надсону и Омелянскому.)

терий, напр., при истощении питательных веществ, накоплении вредных продуктов выделения, неподходящей температуре и т. п.

В виде споры бактерия проходит стадию покоя; споры могут сохранять свою жизнеспособность в течение десятков лет; попав в благоприятные условия, спора прорастает, при чем она набухает, оболочка ее разрывается или растворяется в каком-либо месте, и через образовавшееся отверстие выходит проросток, одетый новой нежной оболочкой. Реже происходит полное ослизнение или растворение оболочки споры. Процесс прорастания обыкновенно заканчивается в 4—5 часов.

У многоклеточных нитчатых бактерий размножение совершается при посредстве отделяющихся от нити особых клеток, называемых гонидиями, которые могут быть подвижны (напр., у *Cladothrix dichotoma*) или неподвижны (напр., у *Crenothrix polyspora*).

Cladothrix dichotoma, обитающий в колодезной и водопроводной воде, благодаря обильному образованию гонидий, быстро размножается и нередко закупоривает водопроводные трубы. При наличии неблагоприятных условий среды развитие бактериальных клеток может пойти неправильным путем, вследствие чего получают уродливые так называемые инволюционные формы. Эти формы получают как при воздействии физических агентов, напр., температуры, так и под влиянием агентов химического характера. На ряду с изменениями внешней формы при этом наблюдаются изменения во внутреннем химизме обмена веществ у бактерий. Многие болезнетворные бактерии при этом теряют в значительной степени свою ядовитость (вирулентность), чем и пользуются в медицине для получения ослабленных вакцин. Бродильные бактерии теряют способность ображивать органические вещества.

Многие формы бактерий совершенно бесцветны; но не мало известно и цветных, при чем красящие вещества обыкновенно являются продуктами выделения живого содержимого и окрашивают клетки снаружи, а также среду. Пигменты бывают различной окраски: желтые, красные, синие, фиолетовые. Пигменты эти, повидимому, не играют никакой определенной физиологической роли и представляют продукты отброса (рис. 453).

Есть, однако, группа цветных бактерий, у которых пигменты накапливаются в самой протоплазме клетки: это так называемые пурпурные и зеленые бактерии. Пигменты этих бактерий по своим свойствам приближаются к пигментам пластид у зеленых растений.

Внешняя форма бактериальных клеток настолько однообразна и настолько может быть сходна у разных видов, что ею одной нельзя руководствоваться при установлении видов. Поэтому в бактериологии весьма часто прибегают к признакам физиологического характера для установления границ между видами.

При исследовании смеси бактерий нередко пользуются методом окрашивания клеток различными анилиновыми красками, при чем разные виды обыкновенно относятся разно к одной и той же краске, впитывая ее в более или менее сильной степени.

Чаще, однако, прибегают к методу чистых культур, о которых мы уже говорили выше. Искусственно выращенные на разных питательных средах бактерии образуют скопления очень характерной и специфической для разных видов формы и внутреннего строения. Подобные скопления, называемые иногда колониями, часто уже микроскопически позволяют определить вид бактерии.

Кроме того, для характеристики видов широко пользуются веществами обмена бактерий со средой, как накопление определенных соединений, выделение газов и т. п.

С физиологической точки зрения бактерии могут быть разделены на три группы: хемосинтезирующие, сапрофиты и паразиты.

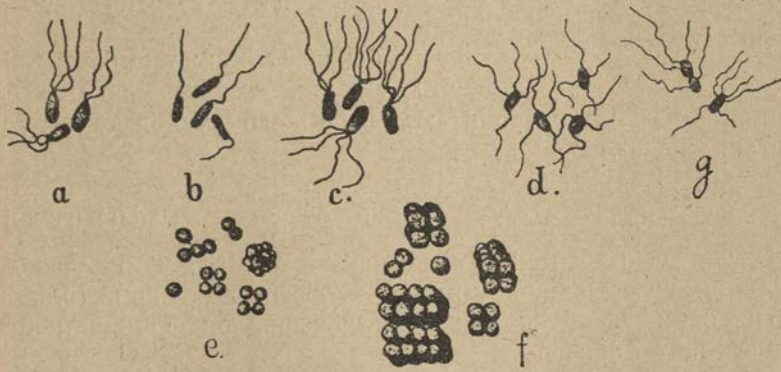


Рис. 453. Пигментные бактерии: *a*—*Bac. fluorescens liquefaciens*, *b*—*Bac. pyocyaneus*, *c*—*Bac. synchyaneus*, *d*—*Bac. prodigiosus*, *e*—*Staphylococcus*, *f*—*Sarcina lutea*, *g*—*Bac. violaceus*. Увелич. 1500.

Выше уже были охарактеризованы вкратце хемосинтезирующие бактерии и их биологическое значение. Громадную роль в общем круговороте органического вещества на земле играют сапрофитные бактерии, вызывающие последовательное разложение и минерализацию самых разнообразных органических веществ, входящих в состав мертвого запаса органической массы на земле. Наконец, не менее важную роль играют и паразитные формы, являющиеся возбудителями всевозможных болезней у растений, животных и человека.

В отношении кислорода бактерии проявляют весьма различные требования: одни, подобно громадному большинству растений, нуждаются в кислороде, это типичные аэробы; другие переносят присутствие кислорода в среде, но могут жить и без кислорода, это факультативные анаэробы; наконец, третьи умирают в присутствии кислорода, это строгие анаэробы (например, микробы маслянокислого брожения). Свет для большинства бактерий вреден; многие патогенные бактерии на ярком свету умирают (не даром итальянская пословица говорит: «куда не приходит солнце, туда приходит врач»), на чем и основаны некоторые способы стерилизации органических растворов. Напротив, пурпурные и

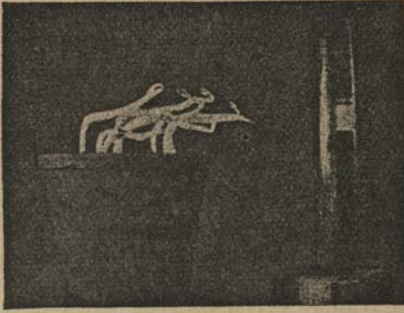


Рис. 454. Положительный фототропизм проростков гороха, вызванный светом культуры *Bacterium phosphoreum* в чашке Петри. Все проростки изогнуты в сторону бактериального света.

зеленые бактерии утилизируют световую энергию и для нормального своего развития нуждаются в свете. Наконец, существует ряд форм, которые сами испускают свет. Свечение гнилого мяса, рыбы, тухлых яиц обуславливается, как иногда и свечение моря, присутствием, так называемых, фотобактерий, т. е. светящихся бактерий. Эти бактерии, однако, чувствительны к падающему на них яркому свету и страдают от него (рис. 454).

Большое влияние на бактерий оказывает также реакция среды: огромное большинство из них предпочитают слабо щелочную среду и страдают от присутствия кислот.

2-й класс. *Cyanophyceae*. Синезеленые водоросли.

К этому классу относятся одноклеточные и многоклеточные колониальные растения, содержащие типичный хлорофилл и, кроме того, синий пигмент фикоциан. В сочетании с хлорофиллом фикоциан придает клеткам синезеленую окраску.

Гистологическое строение клетки синезеленых водорослей характеризуется отсутствием ясно дифференцированного ядра и хроматофор. Клетка имеет оболочку, под которой находится тонкий слой протоплазмы; за ним следует слой довольно значительной толщины, окрашенный хлорофиллом и фикоцианом и представляющий небособившиеся от остального содержимого клетки хроматофоры.

Этот хроматофор облекает со всех сторон бесцветное центральное тело, которое некоторые ученые принимают за ядро, не имеющее своей оболочки и не отделившееся от протоплазмы. В клетке синезеленых водорослей уже намечена дифференцировка живого содержимого на протоплазму, ядро и хроматофор, но дифференцировка осталась как бы незаконченной, вследствие чего отсутствуют границы между указанными частями (рис. 455).

Клеточные оболочки легко ослизняются, и потому клетки обыкновенно бывают облечены довольно толстым слоем слизи.

Колониальные формы обыкновенно имеют вид нитей, составленных из цилиндрических или шаровидных клеток. У некоторых форм в колонии имеются особые пограничные клетки или гетероцисты, отличающиеся от остальных клеток более крупной величиной, цветом и формой.

Гетероцисты обыкновенно окрашены в бледножелтый цвет, и оболочки у них значительно толще, чем у обыкновенных клеток.

Некоторые ученые считают гетероцисты спорангиями, утратившими свою функцию образования спор и превратившимися в хранилища запасных веществ. Нитевидные колониальные формы обнаруживают иногда ветвление, которое может быть ложным и настоящим. При ложном ветвлении ветвь не соединена органически с главной осью и не представляет собой непосредственного бокового выроста (рис. 456).

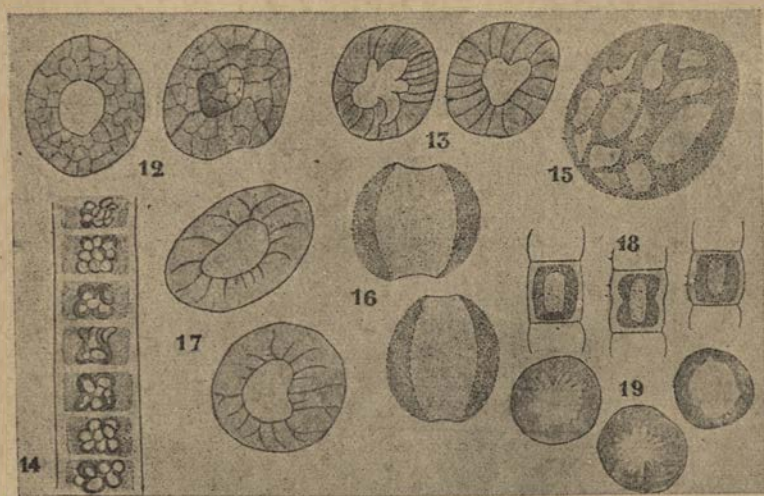


Рис. 455. Цитология синезеленых дробянок; 12, 13, 15, 17 и 19 — поперечные разрезы клеток, чтобы показать периферическую часть протоплазмы, окрашенную хлорофиллом и фикоцианином, и внутреннее бесцветное центральное тело; 14 — клубки анабаэриана, образующегося из гликогена. (Из Lotsy по A. Fischer'y).

Цикл развития у синезеленых водорослей довольно прост, так как половой процесс отсутствует. В пределах колонии отдельные клетки размножаются простым вегетативным делением, которое начинается с отложения внутреннего постенного кольца оболочки, постепенно разрастающегося в ширину и перерезающего содержимое клетки на две части. Образование перегородки может приостановиться на любой стадии и снова продолжаться после перерыва. При образовании поперечной перегородки хроматофор перерезывается пополам, после чего края его загибаются, и снова восстанавливается прежняя форма; но иногда деления клеток совершаются так быстро, что края не успевают загнуться, и тогда хроматофоры принимают вид колец.

По мере деления клеток длина нитей возрастает, и затем наступает распадение нити на отдельные многоклеточные куски, называемые гормогониями. Гормогонии обыкновенно бывают подвижными и после выхождения из слизистого чехла превращаются в новые нити путем деления клеток, их составляющих. У некоторых форм обнаруживают движение и нити (например, у *Oscillaria*) колонии.

Реже размножение происходит путем образования неподвижных спор (например, у *Chamaesiphon*) или зооспор (например, у *Merismopedia*); одна клетка в таком случае дает несколько спор и может быть приравнена к спорангию.

Органически ясно выраженной стадии покоя нет; однако, при наступлении неблагоприятных условий для развития многие формы образуют покоящиеся клетки желтого или бурого цвета, снабженные



Рис. 456. 1—*Chroococcus turgidus* (400). 2—*Gloeocapsa sanguinea* (400). 3—*Nostoc verrucosum* в естественную велич. 3a—Две нити его (500). 4—*Chamaesiphon confervicola* (440). 5—*Rivularia minutula* (200). 6—*Anabaena macrosperma* (100), справа колония, слева прорастающая артроспора. 7—*Plectonema* (126). 8—*Tolypothrix*. 9—*Lyngbya*, справа образование гормогоний. Во всех фигурах *h*—гетероцисты, *sp*—споры.

запасными питательными веществами и более устойчивые чем вегетативные. Эти клетки соответствуют спорам бактерий и имеют то же биологическое значение.

Физиологически синезеленые водоросли являются типичными фотосинтетиками; однако, они очень охотно питаются готовыми органическими веществами и часто встречаются в водоемах, загрязненных гниющими органическими веществами вместе с бактериями. Продуктом фотосинтеза у синезеленых водорослей является гликоген, который нередко откладывается в центральном теле в виде нерастворимого в воде анубенина.

Синезеленые водоросли обитают пресные и морские воды, часто встречаются также на суше, на скалах, на деревьях; многие формы живут в сожительстве с грибами, печеночными мхами и некоторыми высшими растениями (например, с *Cycas*, *Gunnera*).

3-й класс. *Mixobacteria*. Миксобактерии.

Это небольшая группа очень своеобразных микроскопических организмов, имеющих некоторые черты сходства с бактериями, а также с слизевиками.

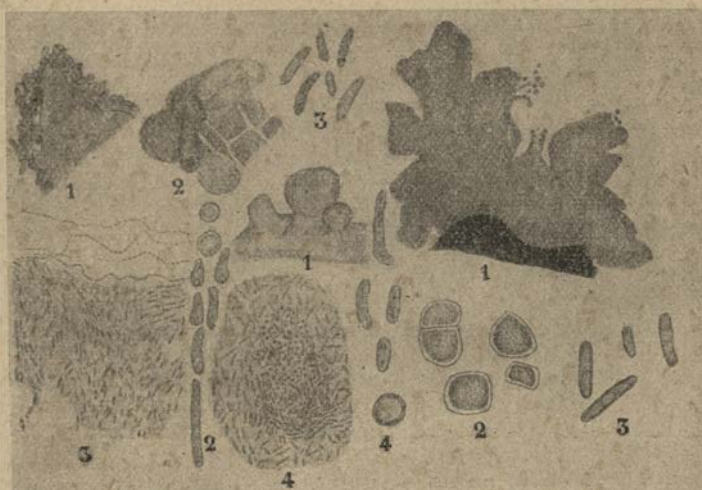


Рис. 457. *Mucococcus disciformis* (по Thaxter'у); 1—цисты на листе, 2—часть этих же цист, сильное увелич., 3—единичные особи. *Potyngium* (по Thaxter'у); 1—большое скопление маленьких цист, 2—пять цист, увелич., 3—отдельные особи. *Mucococcus guber* (по Vaug'у); 1—цисты, 2—споры вытягиваются в палочки, 3—край вегетативной колонии, 4—образование спор (налево в колонии, направо палочка, укорачивающаяся в спору).

Основной формой является палочка, т. е. удлинённая цилиндрическая клетка, одетая оболочкой. Несмотря на отсутствие жгутов, палочки могут двигаться, хотя их движение отлично от движения бактерий тем, что происходит прямое перемещение тела вперед без вращения его вокруг оси.

Палочки размножаются делением, подобно одноклеточным бактериям. Затем при недостатке влаги в среде наступает спорообразование; отдельные палочки округляются, и каждая даёт одну спору. При прорастании шаровидная спора прямо вытягивается в палочку, не сбрасывая оболочки (рис. 457).

Подобно слизевикам, миксобактерии могут инцистироваться, т. е. одеваться толстой оболочкой и впадать в состояние покоя. Палочки обыкновенно держатся вместе и образуют колонии, отчасти напоминающие плазмодии слизевиков. При наступлении неблагоприятных условий та-

кая колония может инцистироваться, при чем получается либо одна общая циста (например, у *Chondromyces muscorum*), либо много мелких (*Polyangium solediatum*). Иногда цисты сидят на палочках и представляют своеобразные формы как бы плодоношений. Миксобактерии являются сапрофитами, встречаются на экскрементах животных (рис. 458).



Рис. 458. Цисты микробактерий. (Из Lotsy по Thaxter'у).

Отдел III. *Chlorophyceae*. Зеленые водоросли.

Зеленые водоросли по своей организации тесно примыкают к той группе протистов, которые известны под названием жгутоносцев (*Flagellatae*) и которые стоят как раз на рубеже растительного и животного царства.

К отделу жгутоносцев относятся одноклеточные с хорошо дифференцированным ядром микроскопические организмы, голые или покрытые оболочкой. Они подвижны и органами движения у них служат жгуты или реснички, которых может быть один или несколько. В плазме клетки имеется одна или две пульсирующие, т. е. периодически сокращающиеся, вакуоли.

В строении клетки у многих форм можно различать передний и задний конец. Размножение происходит путем вегетативного деления, при чем клетка делится вдоль. Многие формы образуют цисты и на этой стадии впадают в состояние покоя. Некоторые формы заглатывают кусочки твердой пищи и по своему питанию сходны с животными; другие живут сапрофитами или паразитами; наконец, есть не мало форм, снабженных хроматофорами с хлорофиллом и способных к фотосинтезу.

Типичным представителем жгутоносцев, приближающихся к растениям может служить *Euglena viridis*, массами встречающаяся в прудах (рис. 459).

Отдел зеленых водорослей включает одноклеточные и многоклеточные растения весьма разнообразной организации с моноэнергидными и полиэнергидными клетками. Общей объединяющей чертой является наличие вполне дифференцированного фотосинтетического аппарата в виде зеленых пластид, содержащих типичный хлорофилл. Бесполое размножение происходит чаще всего при помощи зооспор, реже посредством неподвижных клеток.

Половое размножение хорошо выражено и проявляется в различных то примитивных, то более совершенных формах. Большинство зеленых водорослей являются типичными водными растениями; некоторые формы живут на влажной земле и коре деревьев.

I-й класс. *Isokontae*. Равножгутиковые зеленые водоросли.

Класс чрезвычайно разнородных одно- и многоклеточных водорослей, общей объединяющей чертой которых является одинаковая длина жгутов у подвижных клеток.



Рис. 459. *Euglena gracilis*; *n*—ядро, *ch*—хлорофилловые зерна, *v*—вакуоля с красным глазком, *g*—жгутик.

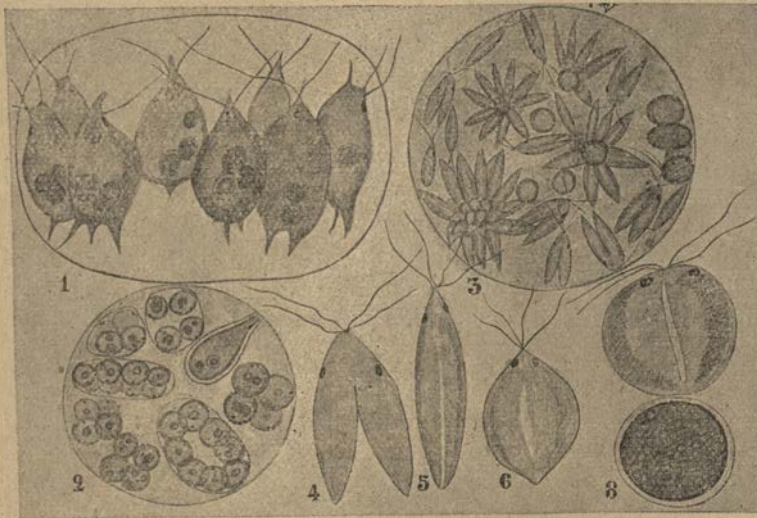


Рис. 460. *Stephanosphaera pluvialis* Cohn; 1—вегетативная колония, 2—колония, размножающаяся бесполом путем; одна особь не участвует в размножении, 3—образование гамет в колонии; некоторые гаметы уже сливаются, 4—8—слияние гамет и образование зиготы. (По Hieronymus).

Наиболее примитивными представителями этого класса могут служить виды уже знакомого нам рода *Chlamydomonas*, заключающего одноклеточные водоросли.



Рис. 461.
Caulerpa hurnoides.
(По Бушу).

Образом многоклеточных колониальных форм является опять-таки уже знакомый нам род *Volvox* и *Hydrodictyon*. В противоположность *Volvox* у *Hydrodictyon* клетки полиэнергидные; кроме того, у последней водоросли хроматофор не вполне ясно отграничен от протоплазмы клетки (рис. 460).

Особую группу под названием *Siphonales* (сифонниковые) составляют одноклеточные полиэнергидные водоросли, у которых клетка принимает очень крупные размеры и дифференцируется на отдельные части, служащие разным физиологическим функциям.

Простейшим представителем этой группы может служить уже знакомый нам *Protosiphon botryoides*, у него пластиды не вполне дифференцированы, но заменены окрашенными хлорофиллом участками протоплазмы.

Более сложное расчленение клетки мы находим у *Bryopsis* с хорошо развитыми веретеновидными или овальными хроматофорами.

Bryopsis размножается половым способом, при чем короткие веточки ассимилятора превращаются в гаметангии и дают либо крупные зеленые яйца, либо мелкие желтоватые сперматозоиды; у тех и других имеется по два жгута.

Наиболее сложного расчленения и наибольшей величины клетка достигает у представителей знакомого нам рода *Caulerpa*, живущих в морях (рис. 461 и 462).

К полиэнергидным сифонниковым относятся и виды знакомого нам рода *Vaucheria*. Длинный трубчатый ветвистый ассимилятор вошерии с многими ядрами и многочисленными мелкими зелеными пластидами укрепляется в земле при помощи бесцветных ризоидов.



Рис. 462. *Caulerpa prolifera*. (По Бушу).

Ассимилятор может распадаться на куски, и из каждого куска вырастает новая особь; этот способ вегетативного размножения у вошерии

одинаков с подобным же способом размножения у *Caulerpa*. С теоретической точки зрения он представляет интерес потому, что в данном случае отделяется не целая клетка, а часть клетки. Процесс восстановления особи из части клетки можно рассматривать также, как процесс непосредственной регенерации.

При подсыхании воды в среде, где живет водоросль, происходит инцистирование особей, при чем нить распадается на куски, и каждый кусок, образуя толстую оболочку, превращается в цисту. Попав в благоприятные условия, циста прорастает; содержимое ее обыкновенно делится на несколько голых неподвижных клеток, так называемых апланоспор, которые и превращаются затем в обычную нитевидную форму.

Бесполое размножение достигается также образованием зооспор. При этом конец нити вздувается, и в него переходит большое количество протоплазмы с многочисленными ядрами и пластидами; затем появляется перегородка, отделяющая образовавшийся таким образом зооспо-

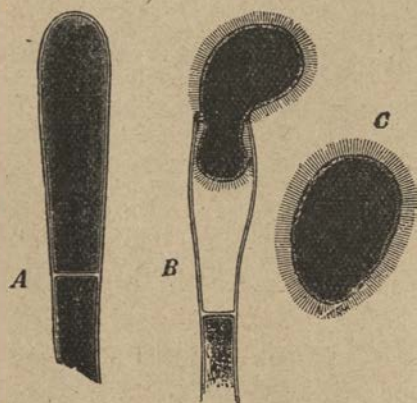


Рис. 463. Водоросль *Vaucheria repens*; А—отделившийся на конце нити зооспорангий, В—выходение зооспоры, С—зооспора.

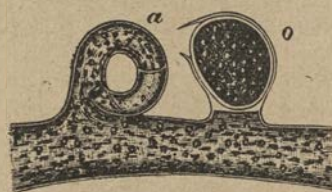


Рис. 464. *Vaucheria repens*; а—антеридий, о—оогоний.

рангий от остальной части нити. В зооспорангии происходит перегруппировка ядер и пластид, при чем пластиды перемещаются внутрь, а ядра переходят в наружный слой протоплазмы; содержимое затем отстает от оболочки и на его поверхности образуются реснички, по две над каждым ядром. Таким образом получается одна крупная зооспора с многими ядрами, которую можно рассматривать как сложную зооспору, состоящую из большого числа мелких (рис. 463).

После сформирования зооспоры оболочка зооспорангия растворяется в одном месте, и через образовавшееся отверстие зооспора выходит наружу; проплавав некоторое время, она затем сбрасывает жгутики, одевается оболочкой и превращается в нитевидную форму.

Половое размножение начинается с образования на нити антеридия и оогония, которые всегда располагаются рядом и представляют простые выросты нити, отделяющиеся от нее особой перегородкой (рис. 464).

Содержимое антеридия затем распадается на большое число одноядерных бесцветных сперматозоидов, снабженных двумя жгутами. В оогонии образуется всего одно крупное яйцо зеленого цвета с одним ядром;

остальные находившиеся в оогонии ядра либо растворяются, либо переходят в нить. После созревания гамет антеридии и оогонии получают отверстия вследствие частичного растворения оболочки, и сперматозоиды

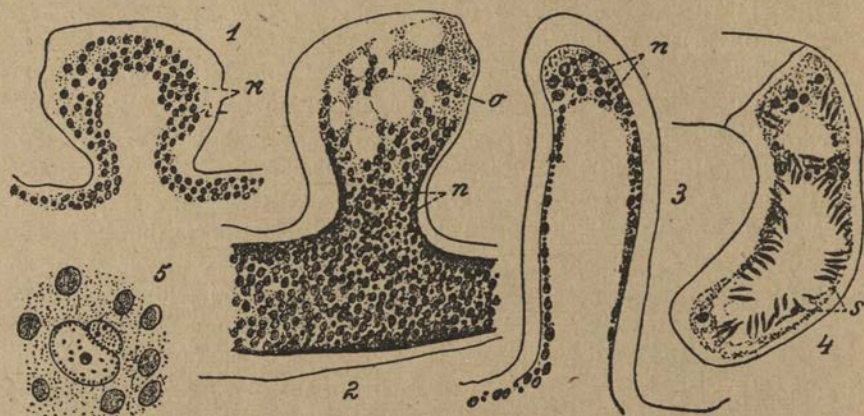


Рис. 465. 1—молодой оогоний *Vaucheria fluitans* с многочисленными ядрами *n*. 2—более старый оогоний того же вида; большинство ядер перекочевали обратно в нить, ядро яйцеклетки *o* в оогонии. 3—образование антеридия у *Vaucheria clavata*, *n*—ядра, 4—почти зрелый антеридий того же вида; образуются сперматозоиды *s*. 5—слияние мужского и женского ядер. Все сильно увелич. (По Oltmanns'y).

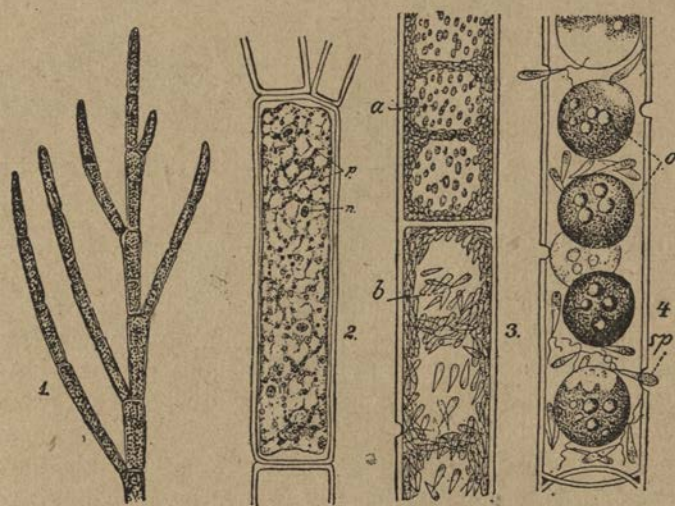


Рис. 466. 1 и 2 *Cladophora glomerata* (по Wettstein'y); 1—часть особи при увелич. в 100 раз, 2—одна клетка после удаления хлорофилла и окраски. *n*—ядро, *p*—пиреноиды, увелич. в 560 раз. 3 и 4 *Sphaeroplea annulina* (по Klebahn'y); 3—часть нити с вегетативной клеткой *a* и с клеткой, в которой образуются сперматозоиды *b*, 4—яйцеклетки *o*, окруженные сперматозоидами *sp*.

устремляются к яйцу. Один из сперматозоидов сливается с яйцом и последнее, одеваясь толстой оболочкой, превращается в зиготу, после этого оогоний вместе с заключенной в нем зиготой отделяется от нити и падает

на дно. В виде зиготы вошерия зимует; весной зигота прорастает и дает новую нить (рис. 465).

В цикле развития вошерии нет правильной смены полового и бесполого размножения; наступление того или другого обуславливается внешними условиями.

К полиэнергидным одноклетным сифонниковым тесно примыкают многоклетные полиэнергидные формы, типичными представителями которых могут служить виды рода *Cladophora* (рис. 466).

Это нитчатые ветвистые водоросли, достигающие довольно крупных размеров. Нити состоят из одного ряда клеток; ветвление происходит при посредстве боковых выростов, образующихся на верхушечной клетке и отделяющихся перегородкой от нее. Хроматофор либо один в клетке, решетчатый, с многими пиреноидами, либо хроматофоров много, каждый с одним пиреноидом. Размножение преимущественно зооспорами, снабженными 4 жгутами.

У некоторых видов наблюдается половое размножение при посредстве изогамет с двумя жгутами. Зигота прорастает, не проходя стадии покоя. У некоторых видов, благодаря сильному ветвлению, нити сплетаются в шар, величина которого может достигать величины человеческой головы (например, у *Cladophora Sauterei*). К этому же ряду относится красивая *Acetabularia* (рис. 467 и 468).



Рис. 467. *Acetabularia mediterranea* в естеств. величину.

Сифонниковые полиэнергидные водоросли представляют в значительной степени самостоятельную ветвь, по организации своей значительно удаленную от *Chlamydomonas* и *Volvox*.

Гораздо ближе к этим примитивным формам стоят равножгутовые зеленые водоросли с моноэнергидными клетками.

Из одноклеточных водорослей сюда относятся виды рода *Chlorella*, это микроскопические шаровидные клетки с чашевидным хроматофором. Размножение только бесполое путем последовательного деления материнской клетки на ряд клеток, которые одеваются оболочками и освобождаются из оболочки материнской клетки (рис. 469). *Chlorella* живет в воде, а также в теле пресноводных инфузорий и гидр. Сюда же относятся сравнительно крупные морские водоросли из рода *Ulva* с пластинчатым телом, построенным из двух слоев клеток. Пластинки *Ulva* прикрепляются ризоидами к морскому дну. Размножение зооспорами и половое гаметами (рис. 470 и 471).

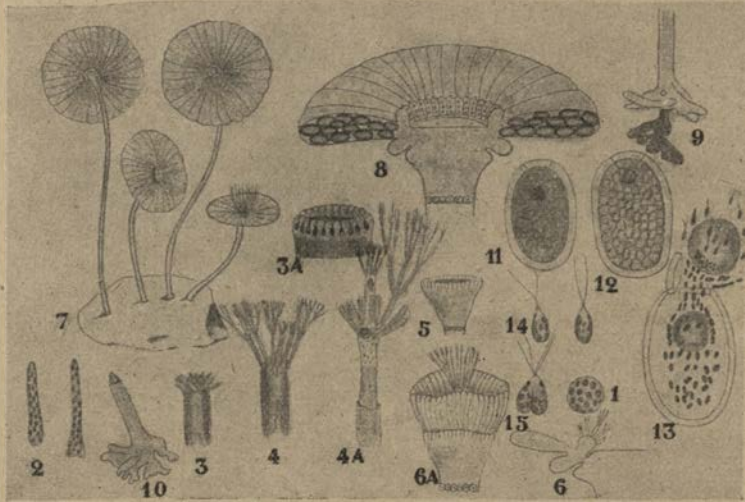


Рис. 468. *Acetabularia mediterranea*; 1—зигота, 2—росток, 3 и 4—образование бесплодных ветвей на ростке, 5A, 5, 6, 6A—образование гаметангиев, 7—облик особей с гаметангиями, 8—продольный разрез зонтика; видны цисты, 9—образование лопастного мешка, в который переходит плазма на зиму, 10—образование побега весной, 11—циста с крышечкой, 12 и 13—образование гамет внутри цисты, 14—гаметы, 15—копуляция гамет. (По Воронину, De-Bary, Strasburger'y, Wettstein'y).

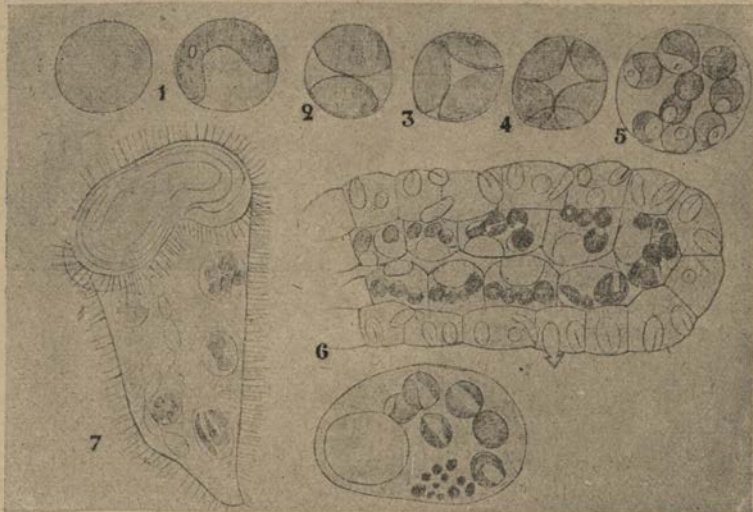


Рис. 469. *Chlorella vulgaris*; 1—клетка сверху и сбоку, 2—5—деление содержимого (бесполое размножение), 6—особи *Chlorella* в теле *Hydra*; внизу отдельная клетка энтодермы *Hydra* с особями *Chlorella* внутри; черные точки (в природе красные) — остатки клеток *Chlorella*, 7—особи *Chlorella* (и внизу *Scenedesmus*) в вакуолях *Stentor*'а. (По Beijerinck'y).

Примером многоклеточных нитчатых водорослей этой группы может служить *Ulothrix zonata*, растущий в быстро текучих пресных водах. Это простая нить, составленная из изодиаметрических клеток; хроматофор в



Рис. 470. *Ulothrix zonata*; 1—облик растения, 2—продольный разрез тела, 3—продольный разрез через место, где клетки вырастают в ризоиды. (По Thuret).

виде пояска, опоясывающего содержимое клетки, откуда и название *zonata*. Бесполое размножение совершается при помощи зооспор разной величины: макро- и микрозооспор. Зооспоры имеют одно ядро, один хроматофор, один красный глазок и 4 жгутика на переднем заостренном конце.

Половое размножение происходит при посредстве изогамет; гаметы отличаются от зооспор тем, что имеют 2 жгутика.

Конулируют только гаметы, происходящие от разных нитей. Полученная слиянием гамет зигота довольно долго плавает, сохраняя 4 жгутика; отличить ее от зооспор можно по присутствию 2 глазков и 2 хроматофор (рис. 472).

Гаметы могут прорасти и без конуляции. Органической стадии покоя нет; но при наступлении неблагоприятных условий отдельные клетки нитей покрываются более или менее толстыми оболочками и превращаются в покоящиеся акинеты или гипноцисты. Если неблагоприятные условия застигнут водоросль на стадии образования зооспор, то зооспоры покрываются толстыми оболочками и превращаются в гипноцисты, которые могут проходить стадию покоя.



Рис. 471. Прорастающее растение *Ulothrix lactuca*. Верхний конец — вершина, нижний — основание. Увелич. 220.

Иногда вместо зооспор в клетках развиваются неподвижные споры (апланоспоры).

Наиболее высоко развитыми представителями рассматриваемой группы являются виды *Draparnaldia* (рис. 473) и *Coleochaete*; это ветвистые нитчатки; виды *Coleochaete* образуют пластинки или подушки, прикрепляющиеся к водным крупным растениям, например, к листьям кувшинок (*Nymphaea*, *Nuphar*). Бесполое размножение зооспорами, образующимися

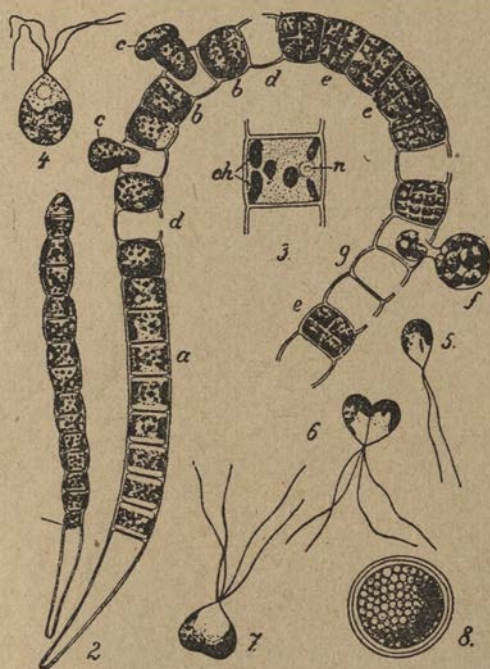


Рис. 472. *Ulothrix zonata*; 1—молодая нить, 2—более старая нить с зооспорами и гаметами, а—вегетативная клетка, b—начинающееся образование зооспор, с—выход зооспор, d, g—опорожненные клетки, e—образование гамет, f—выход гамет, 3—вегетативная клетка, n—ядро, ch—хлорофилловые зерна, 4—зооспора, 5—гамета, 6 и 7—копуляция гамет, 8—зигота.

особым способом копуляции гамет и лишённые подвижных клеток с жгутами.

Типичными представителями класса могут служить виды рода *Spirogyra*. Это многоклеточная неветвистая нитчатка с очень своеобразными хроматофорами в виде спиральных лент. Бесполого размножения нет; но клетки нити могут делиться вегетативно и каждая клетка может дать новую нить. Половое размножение происходит путем копуляции гамет, принадлежащих двум разным нитям. Клетки двух близко расположенных друг к другу нитей дают выросты, которые сталкиваются друг с дру-

по одной в клетке и снабженными 2 жгутами. При половом размножении образуются одноклеточные половые органы антеридии и оогонии. Оогоний имеет вытянутую шейку и брюшную расширенную часть, в которой помещается яйцо. Сперматозоиды у одних видов бесцветные, у других зеленые, с двумя жгутами.

Сперматозоид проходит через шейку оогония и сливается с яйцом; полученная зигота остается в оогонии, который облекается разрастающимися нитями водоросли, образующими особую оболочку вокруг него. Такой своеобразный плод с зиготой зимует, а весной зигота делится на несколько клеток; из которых каждая дает по одной зооспоре (рис. 474).

2-й класс. *Akontae*. Безжгутиковые или сцеплянки (*Conjugatae*).

К этому классу принадлежат моноэнергидные зеленые водоросли, характеризующиеся

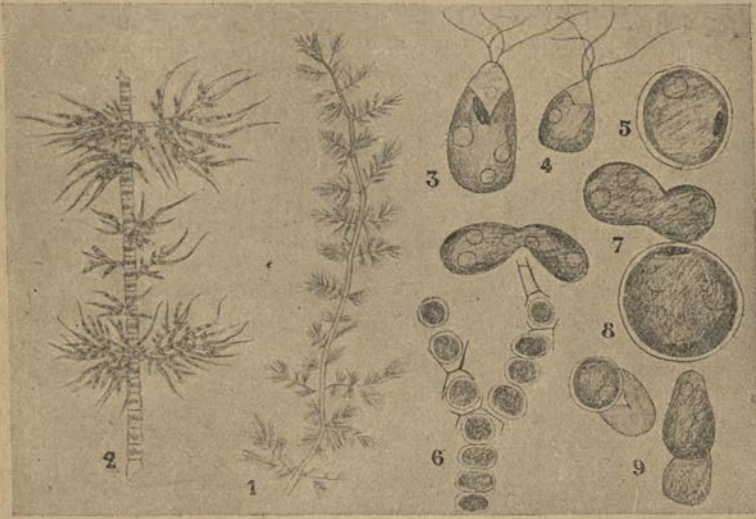


Рис. 473. *Dityrarnaldia*; 1—часть особи, 2—небольшой участок тела, сильнее увелич., 3—зооспора, 4—гамета, 5—успокоившаяся зооспора, 6—часть нити с покоящимися клетками, 7—копулирующие гаметы, 8—зигота, 9—прорастание покоящейся клетки. (По Oltmanns'у и Klebs'у).

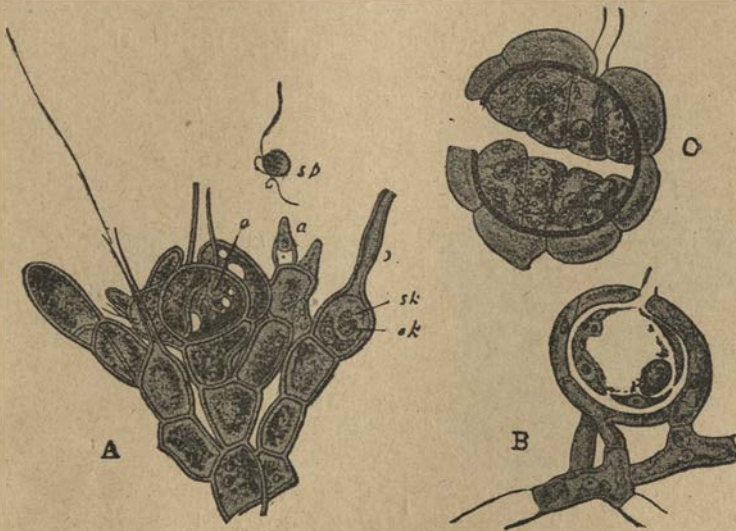


Рис. 474. *Coleochaste pulvinata*; А—часть вегетативного тела с оогониями *o, o* и антеридиями *a*, выпускающими сперматозонды *sp*. В оогонии *o* рядом с ядром яйца *ek* видно ядро *sk* проникшего через вскрывшуюся шейку оогония сперматозоида. В—оплодотворенный оогоний, обрастающий корой из вегетативных клеток. С—прорастающий „плод“; содержимое его разделилось на 8 частей, формирующихся в подвижные клетки (зооспоры). (По Pringsheim'у).

гом и образуют одну сплошную трубку, вследствие растворения оболочки в месте соприкосновения верхушек выростов. По образовавшемуся таким образом копуляционному каналу содержимое одной клетки пере-

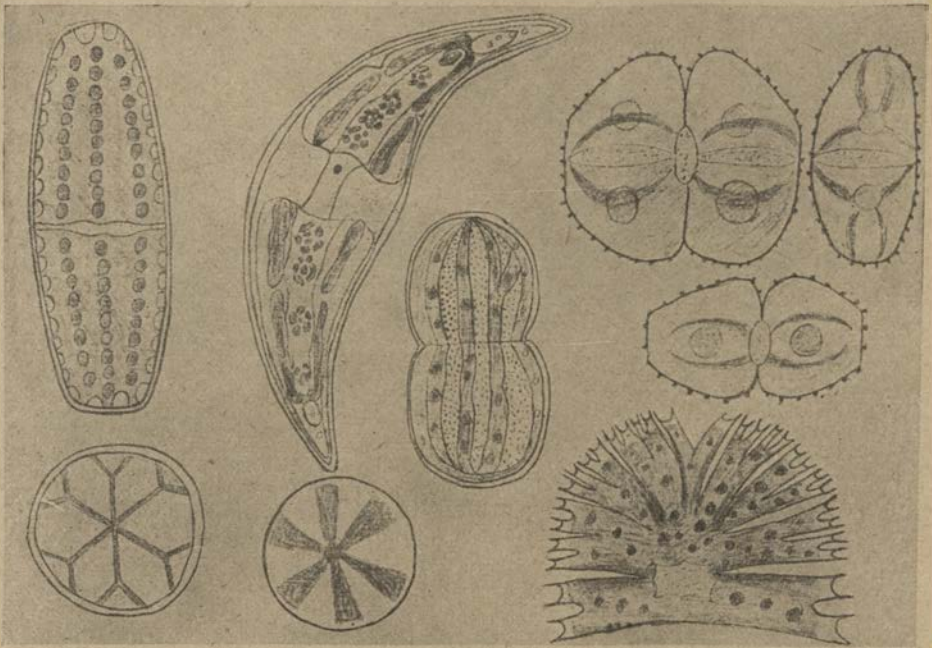


Рис. 475. Различные Desmidiaceae (По De-Bary, Nägeli и Palla, из Lotsy).

ходит в другую и сливается с содержимым последней; в результате получается зигота, которая проходит стадию покоя и затем прорастает. Га-

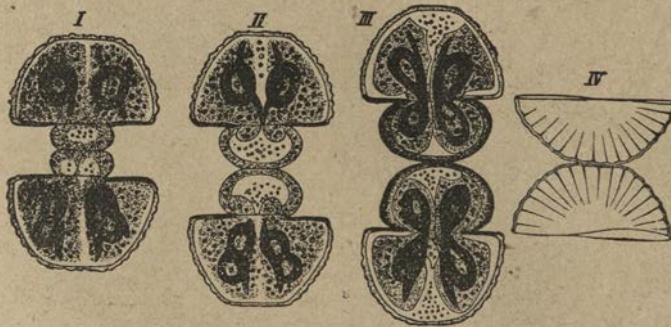


Рис. 476. *Cosmarium Botrytis*; I—III—стадии деления, IV—отброшенные части оболочек.

меты, передвигающиеся по копуляционному каналу, следует считать мужскими; у спирогиры обыкновенно одна из нитей дает мужские гаметы, а другая женские (рис. 478).

Особую группу синецелянок образуют десмидиевые водоросли (*Desmidiaceae*), представляющие собой микроскопически мелкие одноклетные организмы (есть и нитчатые формы), живущие главным образом в пресной воде торфяных болот. Внешняя форма их весьма своеобразна. Бесполое размножение происходит прямым делением клетки. При половом размножении клетки сближаются, между ними образуется копуляционный канал, как у спирогиры. Десмидиевым свойственно движение посредством выделения слизи на концах тела из пор в оболочке (рис. 475, 476, 477).

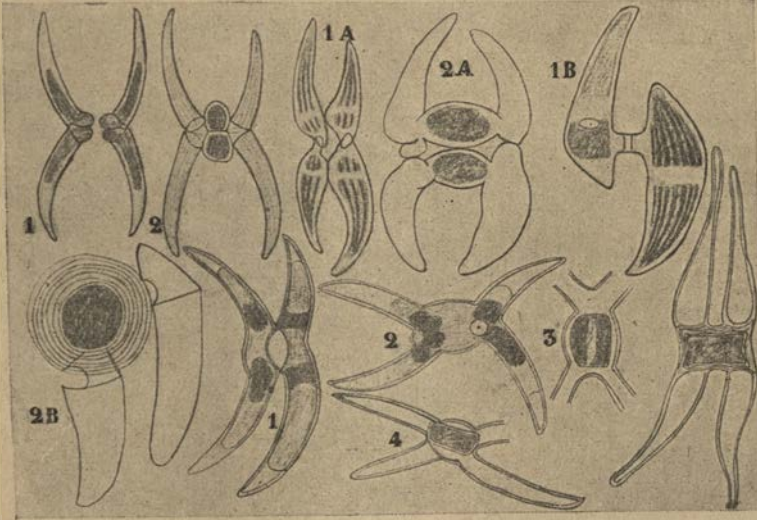


Рис. 477. Копуляция у разных видов *Closterium*. (По De-Bary, Ralfs и Morren, из Lotsy).

3-й класс. *Stephanokontae*. Венценосные.

Сюда относятся зеленые водоросли, подвижные клетки которых снабжены венцом ресничек на одном конце.

Представителем может служить род *Oedogonium*. Виды *Oedogonium* моноэнергидные, неветвистые многоклеточные нитчатки с многолопастным хроматофором в виде полого цилиндра. Очень своеобразно развитие оболочек у делящихся вегетативно клеток нити, вследствие интеркалярного роста молодой оболочки, связанного с местным ослизнением и разрывом старой. Бесполое размножение происходит зооспорами, при чем в одной клетке нити образуется одна зооспора зеленого цвета с венчиком ресничек вокруг бесцветного переднего конца.

Кроме бесполого, наблюдается также половое размножение, при чем образуются половые органы в виде антеридиев и огониев, которые могут быть на одной и той же нити или на разных. Антеридий дает два светозеленых или желтоватых сперматозоида, подобно зооспорам, с венчиком ресничек. В оогонии развивается одна яйцеклетка зеленая, круп-

ная с большим запасом питательных веществ. Яйцо имеет бесцветное воспринимающее пятно специально для проникновения сперматозоида (рис. 478).

У двудомных видов *Oedogonium* содержимое антеридиальной клетки выходит наружу в виде особой зооспоры с венцом ресничек; в отличие от настоящей зооспоры образование это носит название андроспоры. Андроспора подплывает к оогонию, укрепляется на нем, одевается оболочкой и превращается в микроскопическое растение, называемое мужчинкой. Мужчинка состоит из двух клеток, одной вегетативной и одной антеридиальной. Последняя дает два сперматозоида и открывается крышечкой для их освобождения (рис. 399).

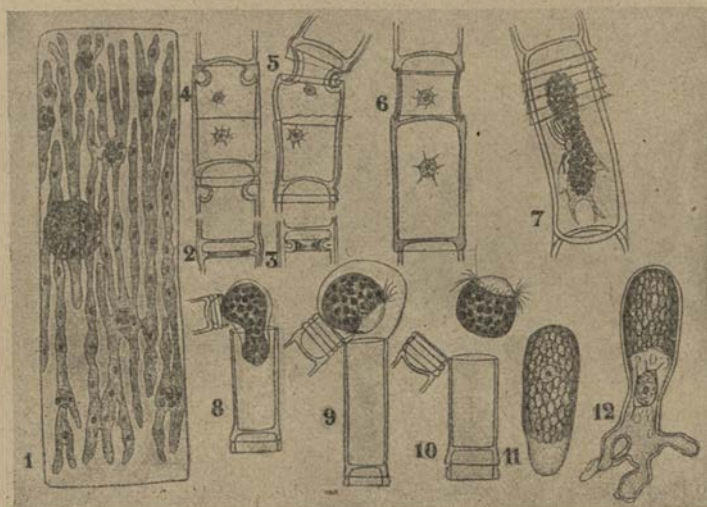


Рис. 478. 1—клетка *Oedogonium* (по Schmid 'y), 2—3—образование клетчаткового кольца, 4—6—образование нового участка оболочки (2—6 по Hirn 'y), 7—образование зооспоры (по Pringsheim 'y), 8—10—выходение зооспоры из зооспорангия (по Hirn 'y), 11—12—проросшие зооспоры.

Полученная слиянием сперматозоида с яйцом зигота одевается толстой оболочкой, и содержимое ее краснеет. Зигота зимует и весной прорастает, при чем содержимое ее делится на 4 зооспоры, которые вначале бывают красного цвета, а потом зеленеют.

4-й класс. *Heterokontae*. Разножгутиковые.

Представителем этого класса может служить пресноводная нитчатая водоросль *Conferva*. Это простая многоклеточная нить, составленная из одноядерных клеток с двумя хроматофорами в каждой. При вегетативном делении клеток рост оболочек вставочный, как у *Oedogonium*. Бесполое размножение зооспорами, образующимися по 1 или по 2 в клетке; у зооспор два жгута, один длинный, а другой короткий.

Вместо зооспор иногда образуются неподвижные апланоспоры (рис. 479).

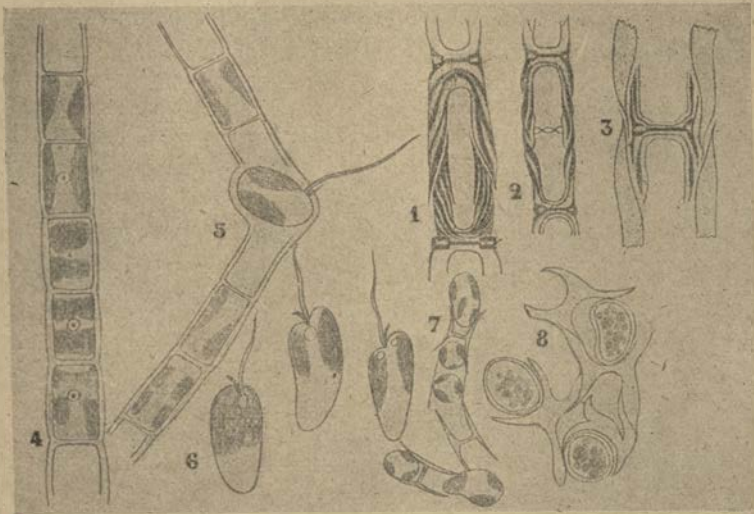


Рис. 479. 1—3—*Conferva bombycina*, деление клетки (по Gay), 4—*Conferva minor*, часть нити (по Klebs'у), 5—кусок нити того же вида; образование зооспоры (по Klebs'у), 6—зооспоры, 7—образование апланоспор (по Oltmanns'у), 8—образование покоящихся клеток у *Conferva bombycina* (По Gay).

5-й класс. *Monokontae*.
Одножгутиковые.

Представителем этого класса может служить уже знакомая нам одноклеточная водоросль *Botrydium granulosum*, растущая на сырой земле и достигающая до 2 мм. в диаметре. Клетка дифференцирована на зеленый пузырек, ассимилятор, и бесцветные ризоиды, при помощи которых водоросль укрепляется в земле.

Размножение бесполое при помощи одножгутиковых зооспор, но наступает, когда вода покрывает ассимилятор. Поплавав в воде, зооспора теряет жгут и превращается в плавучий шарик. Шарики

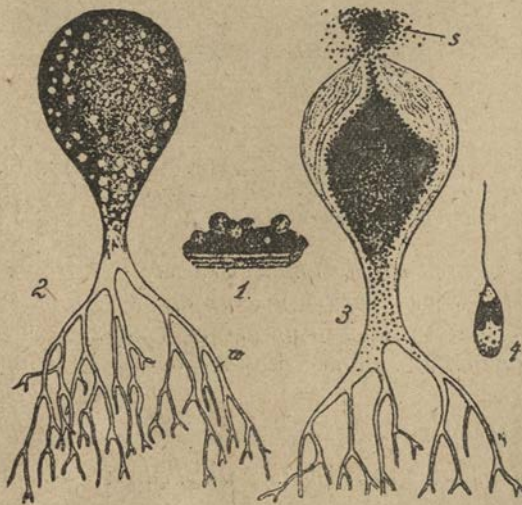


Рис. 480. *Botrydium granulosum*; 1—пузырьки в естественную величину. 2—отдельная водоросль, увелич. в 30 раз, *w*—ризоиды. 3—выхождение зооспор. 4—зооспора.

переносятся водой и, попав на землю, выпускают ризоиды, а верхняя часть разрастается пузыревидно и превращается в ассимилятор (рис. 480).

С физиологической точки зрения зеленые водоросли являются типичными фотосинтезирующими растениями. Хроматофоры у них весьма различны по форме, но всегда заключают пиреноиды. Лишь очень не-



Рис. 481. *Phyllosiphon Arisari*; А—лист *Arisarum vulgare* с пятнами, вызванными водорослью *Phyllosiphon*; В—ветвление водоросли в листовом черешке; С—часть водоросли со спорами; D—споры.

многие виды паразитируют, как, напр., *Phyllosiphon Arisari*, у которого хроматофоры очень слабо окрашены, а размножение совершается исключительно вегетативными спорами, напоминающими споры грибов. Под влиянием паразитизма здесь произошло упрощение организации (рис. 481).

ГЛАВА LIV.

Описание растительных форм. Charophyta. Phaeophyta. Rhodophyta. Fungi.

Отдел IV. Charophyta. Хары.

Отдел хар или лучиц включает довольно крупные многоклеточные моноэнергидные растения, тело которых состоит из основной оси и мутов-

часто расположенных ветвей. Хары живут на дне водоемов и прикрепляются к земле бесцветными ризоидами.

Основная ось, подобно стеблю высших растений, состоит из междоузлий и узлов. У видов *Nitella* каждое междоузлие представлено одной очень длинной клеткой, а у видов *Chara* такая клетка окружена одним слоем более узких клеток, образующих вместе покров, называемый корой (рис. 482).

Узлы состоят из ряда клеток. В старых клетках междоузлий происходит прямое дробление ядра. Протоплазма обнаруживает постоянное вращательное движение.



Рис. 482. *Chara fragilis* в естеств. величину с антеридиями и яйцепочками.



Рис. 483. *Chara*. Яйцепочка с оогонием, *k*—коронка, *s*—сперматозонды, проникающие в отверстия между клетками коронки, *u*—воспринимающее пятно яйцеклетки. (По Warming'у).

Размножение только половое. Половые органы, антеридии и яйцеклетки построены сложно.

Антеридий шаровидной формы и имеет стенку, построенную из сплюснутых щитовидных клеток, сомкнутых друг с другом так, что зазубрины одной клетки входят в выемки другой. К каждой клетке-щитку с внутренней стороны антеридия примыкает клетка удлиненная, называемая рукояткой; на рукоятке помещается округлая клетка, называемая голов-

кой (иногда их бывает несколько); на головке помещается 6 маленьких округлых клеточек, из которых каждая заканчивается 4 длинными бичевидными нитями, состоящими из 100—125 расположенных в один ряд клеточек. Эти последние клетки и являются материнскими клетками сперматозоидов, и каждая из них дает по одному сперматозоиду; сперматозоиды имеют извитую форму и на переднем более тонком конце несут по два жгута.

Яйцепочка складывается из крупной яйцеклетки и коры, которая состоит из 5 спирально извитых и прилегающих друг к другу клеток. От верхушек этих клеток отделяется по одной (у *Chara*) или по две (у *Nitella*) изодиаметрических клеток, вместе образующих коронку на вершине яйцепочки (рис. 483).

Когда разовьется яйцо, то между клетками коронки образуется отверстие или вся коронка спадает, и сперматозоиды получают возможность проникнуть к яйцу.

Полученная после оплодотворения яйца зигота при прорастании сначала дает простую многоклеточную нить, на которой образуется взрослое растение из особой боковой почки.

Антеридии и оогонии при созревании гамет краснеют. Наружные оболочки клеток хар пропитываются углекислой известью, что и является причиной их крайней ломкости.

Хары по своей организации стоят значительно выше зеленых водорослей и стоят особняком, представляя весьма оригинальную группу растений.

Отдел V. *Phaeophyta*. Бурые растения.

К этому отделу относятся довольно разнородные по своей организации растения, общим объединяющим признаком которых является бурая окраска пластид. Пластидные пигменты бурых растений еще не настолько хорошо изучены, чтобы можно было точно определить, отчего получаются бурая и золотистобурая окраска. Во всяком случае в пластидах присутствует хлорофилл и желтые пигменты, из которых один (фукоксантин) является типичным для бурых водорослей. Благодаря присутствию хлорофилла, бурые растения могут разлагать на свету углекислый газ совершенно также, как и зеленые.

1-й класс. *Peridinea*. Перидинеи.

Перидинеи очень оригинальная группа микроскопически мелких одноклеточных организмов, обладающих жгутами и способных к активному движению. За исключением очень немногих форм, вовсе лишенных оболочки (как, напр., *Gymnodinium*, рис. 484) или имеющих сплошную оболочку (напр., *Glenodinium*), у всех остальных оболочка из отдельных скорлупок и называется панцирем.

Скорлупки, составляющие панцирь, неодинаковы, и в нем можно отличать спинную и брюшную стороны, верхний и нижний полюс. Кроме того, имеется еще две вогнутых пластинки: поясная и продольная; в

ложбинках этих скорлупок лежат жгуты. Отдельные скорлупки соединены друг с другом плотно при помощи довольно сложно устроенного шва.

В оболочке имеются многочисленные поры, через которые выходит протоплазма и облекает снаружи всю оболочку; эта внешняя прото-

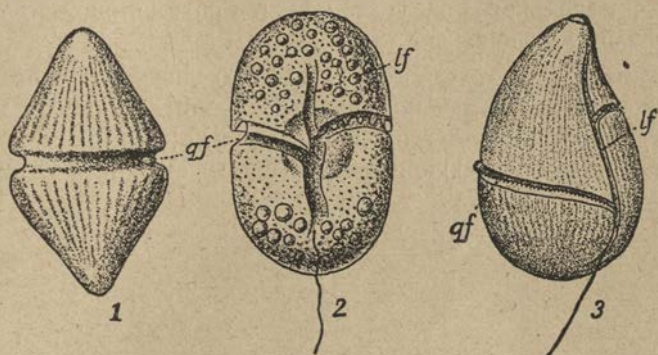


Рис. 484. 1—2—*Gymnodinium rhomboides*, 3—*G. spirale*, *qf*—поперечная ложбинка, *lf*—продольная ложбинка. (По Schütt'y).

плазма и отлагает на скорлупках разнообразные утолщения в виде ребрышек, сеточек, гребешков и т. п. В верхнем полюсе между скорлупками имеется довольно крупное отверстие, через которое также выходит прото-

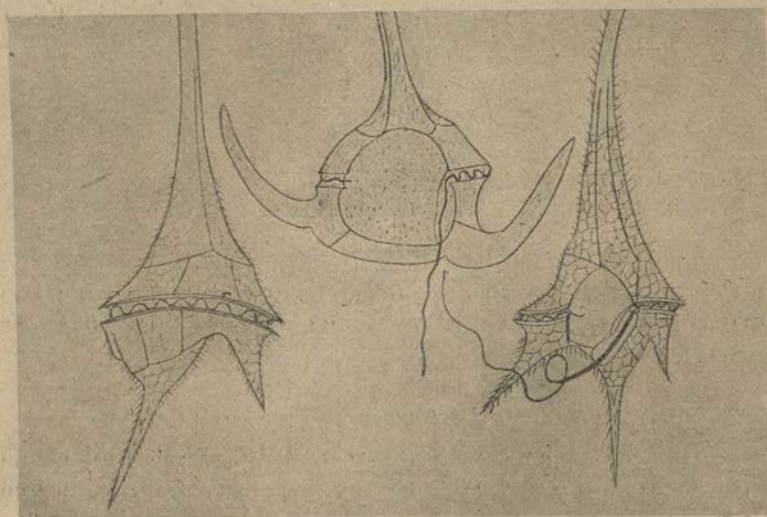


Рис. 485. *Ceratium macroceras* по Stein'y. *Ceratium tripus* по Schütt'y. (Из Lotsy).

плазма; этим концом при посредстве протоплазмы особь может прикрепиться к какому-либо подводному предмету. Содержимое клетки перидиней, кроме протоплазмы, включает одно крупное ядро и мелкие пластиды; они могут быть бесцветными или же окрашенными в бурый, желтый,

красноватый, редко в зеленый цвет. Кроме хлорофилла, пластиды перидинеи заключают, повидимому, также водорастворимые пигменты (рис. 485).

В протоплазме имеются также вакуоли с клеточным соком, одна большая и другая маленькая; вакуоли эти, в противоположность вакуолям некоторых зеленых водорослей, не пульсируют.

Размножение происходит путем прямого деления клетки, при чем каждая из дочерних особей получает по одной половине материнской оболочки, а другую половину откладывает сама; таким образом, у каждой особи одна половина оболочки по возрасту старше другой (рис. 486).

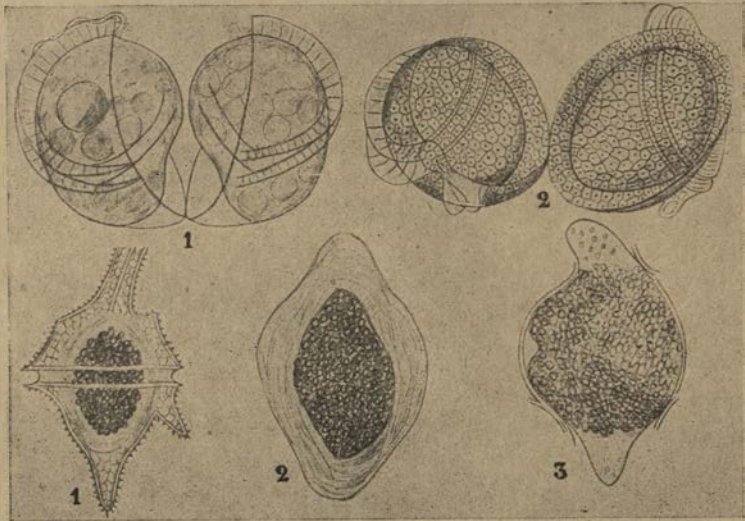


Рис. 486. Деление клетки у *Phalacrocoma* (по Schütt'y). Образование покоящихся клеток у *Ceratium* (по Schilling'y).

Бесполое размножение происходит также путем образования зооспор. У видов *Ceratium* наблюдалось половое размножение, которое сводится к слиянию содержимого двух сблизившихся особей, в результате которого получается зигота.

2-й класс. *Diatomeae*. Диатомовья.

К этому классу принадлежат очень оригинальные микроскопически мелкие одноклетные растения, оболочки которых настолько пропитаны кремнеземом, что приобретают структуру настоящих панцирей. После отмирания содержимого панцири сохраняются и при массовом накоплении образуют особую горную породу, называемую трепелом, горной мукой или инфузорной землей.

Кремнистая оболочка клетки диатомовых состоит из двух створок, из которых одна покрывает другую, как крышка покрывает коробку. Вследствие такого строения вид получается различный, будем ли мы смо-

треть на клетку сверху или снизу, со стороны створки, или сбоку, со стороны пояска, где створки надвинуты друг на друга (рис. 487).

Диатомовые водоросли являются вместе с перидиниями типичными представителями так называемого планктона, т. е. флоры пловучих организмов, держащихся в поверхностных слоях водоемов. У этих пловучих диатомей клетки построены большей частью по типу лучевой симметрии. Многие диатомей живут, однако, в илу на дне пресных и соленых водоемов. Донные диатомей обладают способностью к медленному движению и построены по типу двусторонней симметрии. Образцом таких донных диатомей может служить *Pinnularia*. Если рассматривать ее со стороны створки, то мы увидим, что створка несет по краям украшения в виде поперечных ребрышек; посредине створки так называемый шов, состоящий из трех узлов, срединного и двух полярных и соединяющих узлы щелей в оболочке (рис. 488).

У *Pinnularia* каждая створка имеет шов; у других донных диатомей шов имеется только на одной створке.

Срединный или центральный узел шва представляет собой утолщенное место оболочки, а полярные узлы снабжены отверстиями, через которые протоплазма клетки может выходить наружу.

Строение шва имеет непосредственное отношение к тому оригинальному способу передвижения, которым обладают диатомей. Передвижение у них достигается внешними токами протоплазмы, выходящими из полярных узлов и перемещающими клетку благодаря трению о внешние предметы. По наблюдениям *Отто Мюллера* у *Pinnularia* имеется 4 вращательных тока протоплазмы, сообщающихся между собою канальцем в области центрального узла каждой створки, вследствие чего каждая половинка створки имеет свой вращательный ток. Движение протоплазмы в каждом токе совершается таким образом, что она движется внутри клетки в одном направлении и, по выходе из полярного узла наружу, в направлении обратном. Эта перемена направления тока достигается при помощи особой винтообразной пластинки, находящейся в отверстии полярного узла.

Само собою разумеется, что для осуществления движения необходимо, чтобы направление наружных токов одной и той же створки было одинаковым. Помимо подвижных, существуют также неподвижные донные диатомей, у которых шов замкнут; эти формы прикрепляются к подводным предметам при помощи окружающей их слизи или особой сли-

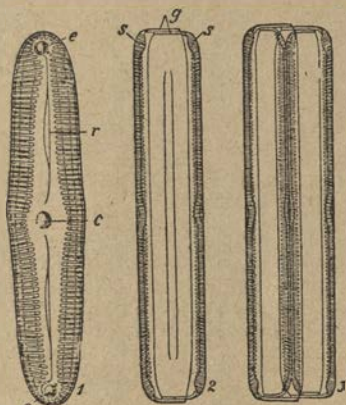


Рис. 487. *Pinnularia viridis*; 1 — вид со стороны створки, с — центральный узел, ee — полярные узлы, r — шов, 2 — вид со стороны пояска, ss — створки, g — поясок, 3 — деление, вид со стороны пояска. Сильно увелич., содержимое не изображено. (1 и 2 по Pfitzer'y, 3 по Wettstein'y).

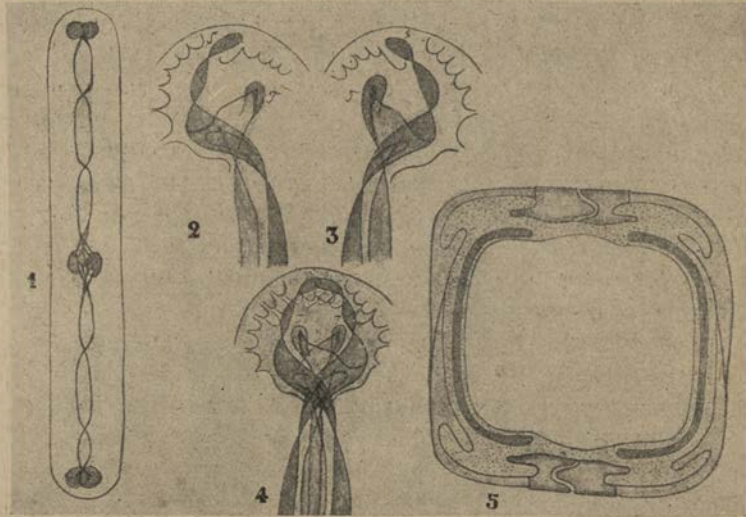


Рис. 488. *Pinnularia*. 1—швы верхней и нижней стороны; вследствие прозрачности створок видны оба шва, 2 и 3—полярные узлы верхней и нижней стороны друг подле друга, видны винтовые пластинки, 4—полярный узел в нормальном положении, 5—поперечный разрез клетки: видно нахождение одной створки на другую (с боков), оба шва (вверху и внизу) и оба хроматофора в плазме (по бокам). (По O. Müller'y, Lauterborn'y и Flögel'ю).

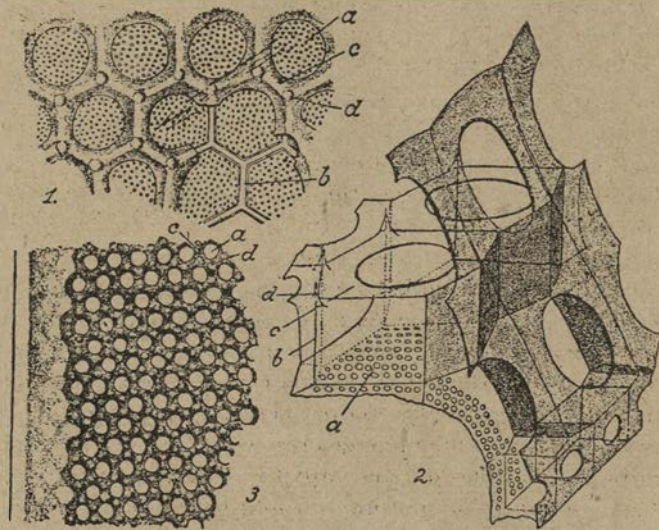


Рис. 489. Строение оболочки диатомовых; 1 и 2—*Triceratium Favus*, 1—кусочек стенки en face, *a*—основная пластинка, пронизанная многочисленными порами, *b*—перекладки, возвышающиеся над ней, *c*—горизонтальные расширения перекладок наверху, *d*—острые бугорки, сидящие над местами, где сталкиваются перекладки, 2—кусочек края скорлупы с частью крыла, проходящего вдоль края (крыло есть только по краю; оно разделено на участки, из которых каждый снабжен круглым отверстием), 3—кусочек створки *Pleurosigma angulatum*, буквы обозначают то же, что и в 1. Фиг. 1 и 2 увелич. в 1200 раз, фиг. 3 в 1000 раз. (1 и 2 по Pfitzer'ю, 3 по фотографии Zeiss'a).

зистой ножки. Некоторые из неподвижных форм образуют колонии (*Listophora*).

Структура наружных утолщений оболочки у диатомей нередко отличается большой правильностью и сложностью рисунка (рис. 489).

Помимо протоплазмы, живое содержимое клетки состоит из ядра округлой или почковидной формы и пластид. У одних форм пластиды мелкие и дисковидны, тогда как у других они имеют пластинчатую форму с разнообразными вырезами по краям. Пластидные пигменты диатомовых еще мало изучены; окраска пластид желтая и бурая.

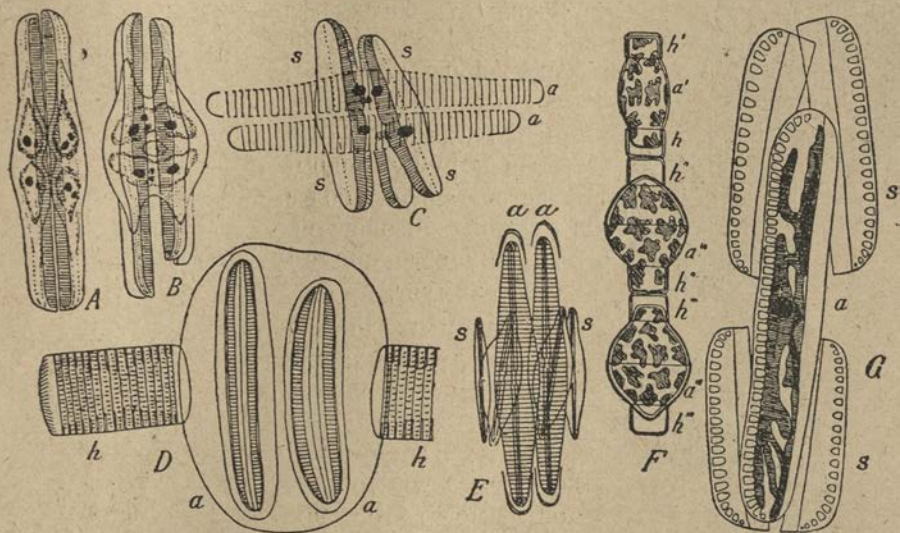


Рис. 490. Образование аукоспор у диатомовых; *A, B, C*—*Rhopalodia gibba* (по Klebahn'у): *A*—2 клетки располагаются рядом, в каждой содержимое делится на 2 части; *B*—обе части содержимого одной клетки соединяются с обеими частями другой и образуют в *C*—две аукоспоры *a, a*; *s, s*—пустые створки материнских клеток; *D*—*Rhabdonema arcuatum* (по Karsten'у): из одной клетки, створки которой разошлись (правая неполне нарисована), возникают две аукоспоры *a, a*; *E*—*Frustulia (Navicula) saxonica* (по Pfitzer'у): 2 клетки, пустые створки которых лежат при *s, s*, образуют без копуляции две аукоспоры *a, a*; *F*—*Melosira varians* (по Pfitzer'у): в цепочке из трех клеток образуется из каждой клетки по одной аукоспоре *a', a'', a'''*; принадлежащие друг другу створки обозначены *h', h'', h'''*; *G*—*Surirella saxonica* (по Karsten'у): у двух клеток содержимые сливаются в одну аукоспору, *s, s*—пустые створки.

Размножение совершается простым делением клетки, при чем каждая из дочерних клеток получает от материнской по одной створке, а недостающую выделяет сама. При этом вновь формируемая створка всегда меньше материнской; в результате такого порядка деления и развития створок происходит измельчание тех особей, которые получают меньшую створку от материнской клетки.

Но этому измельчанию существует известный предел, по достижении которого клетка возвращается к прежним размерам посредством образования аукоспоры.

В простейшем случае (*Melosira*) особь сбрасывает створки, разрастается и покрывается гладкой оболочкой, называемой перизонием, под защитой которой происходит формирование новых створок. В других случаях происходит слияние двух особей, которые дают одну аукозоспору; явление это рассматривается как примитивная форма полового процесса (рис. 490).



Рис. 491. *Ectocarpus ovatus*. Часть нити со спорангиями.

Органической стадии покоя нет; но у некоторых форм (*Navicula*) образуется осенью нечто вроде эндоспор бактерий; содержимое отстает от оболочки и, не выходя наружу, покрывается новой более толстой оболочкой. В таком состоянии особь зимует.

Диатомеи хорошо переносят высыхание, при чем их плазма собирается в углу клетки; в таком высохшем состоянии они могут переноситься ветром вместе с пылью на далекие расстояния.

Физиологически диатомеи являются фотосинтезирующими растениями, хотя среди них есть формы, лишённые пластид и питающиеся сапрофитно.



Рис. 492. *Ectocarpus sili-culosus*. Многоклеточный гаметангий во время выхождения гамет.

3-й класс. *Phaeorhysae*. Бурные водоросли.

Этот класс включает крупные многоклеточные водоросли с двужгутиковыми зооспорами и гаметами; жгуты прикрепляются сбоку тела и при движении один направлен вперед, а другой назад. Тело водоросли обыкновенно расчленено на корневидную часть, имеющую вид многолопастной пластинки, стеблевидную и листовидную, служащую ассимилятором. Лишь у простейших форм тело состоит из пластинки и вырастаю-

щих из нее ветвистых нитей, представляющих простые ряды клеток, как у *Cladophora*; так построено тело у *Ectocarpus*. У *Chorda Filum* (морская струна) от пластинки отходит тонкий и крепкий стерженек, играющий роль стебля; к стержню прикрепляется ассимилятор в виде очень длинного, длиною до нескольких метров, цилиндрического тяжа толщиной в гусиное перо (рис. 491, 492 и 493).

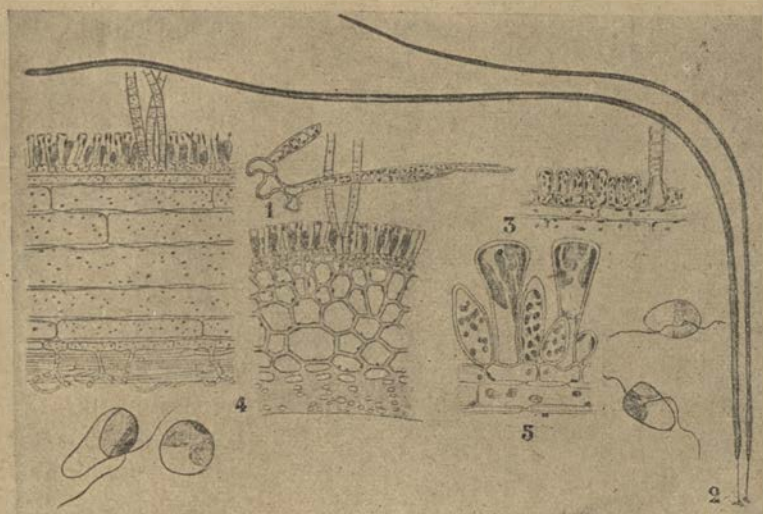


Рис. 493. *Chorda Filum*; 1—проросток, 2—облик растения, 3—продольный разрез через наружные слои тела молодого экземпляра, 4—продольный (налево) и поперечный (направо) разрезы через взрослый экземпляр, 5—одногнездные зооспорангии и зооспоры. (1, 3, 4, 5 по Reinke, 2 по Lotsy).

У видов *Laminaria* и *Agarum* ассимилятор имеет вид листа, цельного или расчлененного на отдельные лопасти (рис. 494). Наконец, у видов *Fucus* ассимилятор имеет вид сильно разветвленного куста с плоскими листовидными ветвями, несущими в своей ткани особые, наполненные воздухом вместилища, служащие плавательными пузырями и поддерживающими тело водоросли в определенном положении. У видов *Sargassum* эти пузыри сидят на особых ножках, и когда водоросль оторвется от своего места прикрепления, то она всплывает на поверхность воды. Подобные оторвавшиеся экземпляры образуют громадные скопления, известные под именем Саргассовых морей, которые занимают пространство в 60 тыс. кв. миль (в Атлантическом океане на широте Канарских и Азорских островов).

Ассимилятор может достигать огромной длины; так, напр., у *Macrocystis pyrifera*, водящегося в Южном океане, он достигает до 300 метр. в длину (рис. 495).

Наряду с расчленением тела у бурых водорослей наблюдается также и внутренняя дифференцировка на различные ткани, при чем в асси-

миллионах наблюдается развитие специального ассимилирующего слоя клеток, напоминающего столбчатую паренхиму листьев у высших растений.

Клетки моноэнергидны и заключают бурые пластиды, в которых содержится хлорофилл и желтобурый пигмент фукоксантин.

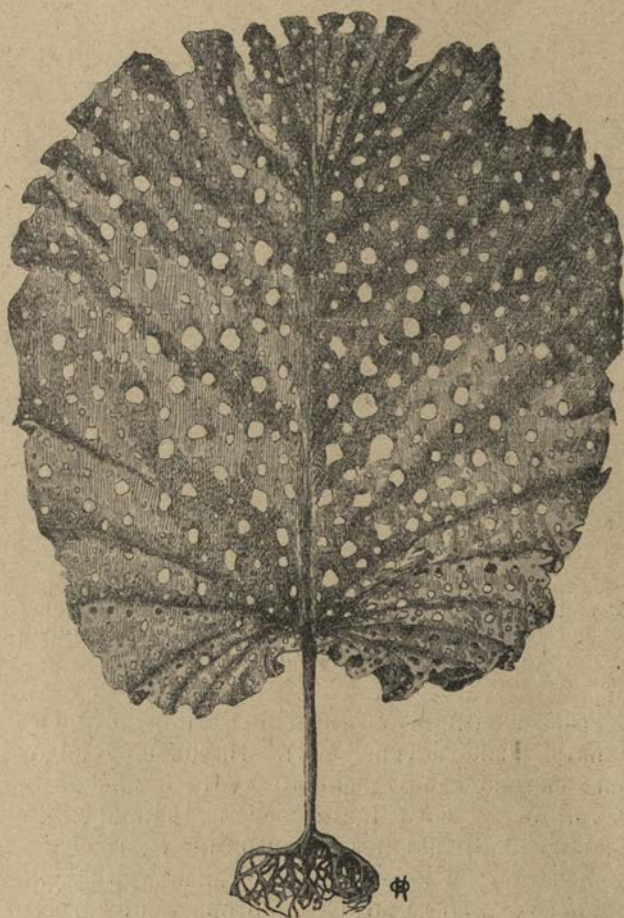


Рис. 494. *Agarum Turneri*. (По Бушу).

У некоторых форм, напр., у *Laminaria*, ежегодно происходит смена листообразного ассимилятора путем интеркалярного роста ткани у основания старого ассимилятора.

Бесполое размножение происходит зооспорами, развивающимися в одноклеточных зооспорангиях; сначала происходит многократное деление ядра, а затем обособление плазмы вокруг ядер, вследствие чего получается большое число голых клеток, превращающихся в зооспоры. Зооспора имеет одно ядро, одну или несколько пластид, бурокрасный глазок и два жгута, из которых один длиннее другого. Оболочка зооспорангия ослизняется и разрывается, и зооспоры освобождаются. После некоторого периода движения зооспора прикрепляется длин-

ным жгутом к субстрату, втягивает другой жгут и, покрываясь оболочкой, вырастает в новое растение. У некоторых форм, напр., у *Chorda Filum*, полового размножения нет. У большинства же бурых водорослей развиваются гаметы, которые морфологически могут быть одинаковы (напр., у *Ectocarpus*, рис. 280) или же дифференцируются на мужские и женские.

У высоко развитых форм, напр., у *Fucus*, *Sargassum*, развиваются половые органы в виде антеридиев и оогониев в особых углублениях на концах ветвей; эти углубления называются скифидиями или кон-

цептакулами. В одноклеточной антеридии у *Fucus* ядро делится на 64 ядра, около которых обособляется протоплазма, и дает 64 голых клетки, превращающихся в сперматозоиды. Каждый сперматозоид имеет одно ядро, глазок, 1—2 маленьких пластиды и два жгута неодинаковой длины.

Оогоний шаровидный, сидит на одноклеточной ножке; стенка его состоит из трех слоев: внешнего — экзохитона, промежуточного — мезохитона и внутреннего — эндохитона. Внутри оогония развивается 8 яиц, разделенных друг от друга тонкими перегородками. По созревании яиц экзохитон разрывается, и оогоний выходит наружу в воду; затем последовательно разрываются мезо- и эндохитон, и яйца совершенно освобождаются. Очень крупные по сравнению со сперматозоидами яйца лишены жгутов и пассивно плавают в воде; их окружают



Рис. 495. *Macrocyctis pyrifera*.

сперматозоиды и копулируют с ними. Полученная слиянием сперматозоида с яйцом зигота дает новое растение. Бурые водоросли являются типичными обитателями морей и океанов и образуют подводные заросли (рис. 281).

Отдел VI. *Rhodophyta*. Красные водоросли.

Относящаяся сюда довольно высоко организованная группа растений получила свое название вследствие присутствия в хромофорах наряду с хлорофиллом особого водорастворимого розового пигмента, называемого фикоэритрином. Это типичные фотосинтезирующие, почти исключительно морские, водоросли с многоклеточным и часто весьма расчлененным телом, прикрепляющимся к подводным предметам (рис. 496, 497 и 498).

Половое и бесполое размножение правильно чередуются. Бесполое размножение происходит лишенными жгутов голыми спорами, образующимися в большом числе в спорангиях, которые либо сидят на наружном

слое (так называемой коре) слоевища, либо находятся в нем, либо в особых углублениях этого слоя (напр., у *Corallina*).

У типичных багрянок споры соединены в кучки по 4 и называются тетра спорами (рис. 499).

При половом размножении происходит образование половых органов, антеридиев и оогониев; последние называются карпогониями.

У простейших форм, напр., у *Porphyra*, имеется три сорта особей: бесполое, мужские и женские.

Бесполое особи дают обыкновенные вегетативные споры, возникающие по 2, по 4 в клетке и по освобождении из спо-



Рис. 496. *Polysiphonia byssoides*. (По Бушу).

рангия амебодно двигающиеся (рис. 500).

Мужские особи образуют антеридии, а женские оогонии. Антеридии одноклетны; содержимое их распадается на неподвижные мужские клетки, называемые спермациями. В одном антеридии образуется до 64 спермациев; это голые клетки, лишённые жгутов и пассивно передвигающиеся с водой. Достигнув оогония, спермаций покрывается оболочкой; затем в месте соприкосновения растворяются оболочки спермация и оогония, и содержимое спермация переходит в оогоний и здесь сливается с яйцом (рис. 282).



Рис. 497. *Chondria Boryana*. (По Бушу).

Образовавшаяся после копуляции зигота при прорастании делится обыкновенно на 8 клеток; каждая из этих клеток дает голую карпо-

спору, амебоидно двигающуюся. Из карпоспору вырастает новое растение.

У типичных багрянок, например, у *Nematium*, одноклеточные антеридии собраны в кучки или головки; антеридий вначале содержит хроматофор, который разрушается, и клетка антеридиальная делается бесцветной. Затем внешний слой оболочки антеридиальной клетки лопается, и содержимое, покрытое внутренним слоем этой оболочки, выходит наружу в виде сперматия.

Оогоний, называемый карпогонием, у типичных багрянок имеет длинный придаток, называемый трихогиной, которая представляет собой длинный трубковидный вырост оогония. Ядро оогония делится на два, и одно из дочерних ядер передвигается к верхушке трихогины и здесь растворяется; второе ядро становится ядром яйца. Трихогины



Рис. 498. *Rhodymenia palmata*. (По Бушу).

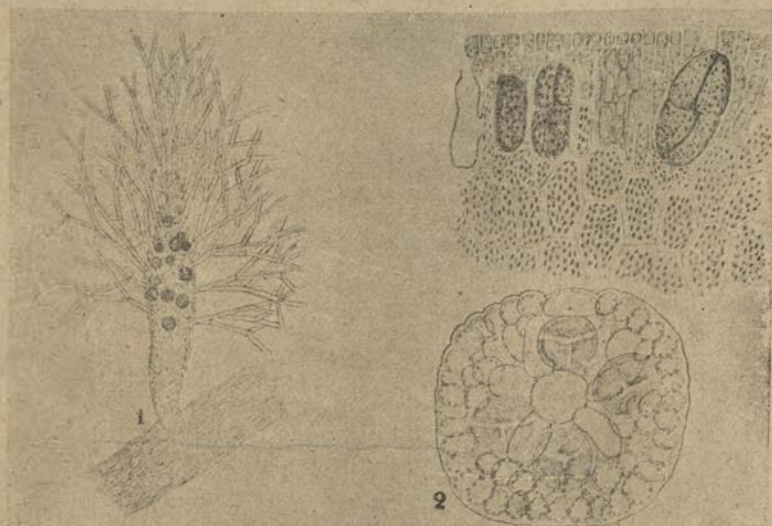


Рис. 499. 1—стихий *Chondria* с тетраспорангиями, 2—поперечный разрез стихидия, выше разрез части тела *Polyides* с тетраспорангиями в корковом слое.

высовываются из слоевища водоросли и к их верхушкам с утонченной оболочкой пристают приносимые водой спермации.

Ядро спермация делится на два, и оба они переходят в трихогину; одно из них растворяется, а второе сливается с ядром яйца.

Полученная зигота делится на две клетки, из которых одна служит ножкой, а вторая делится продольными перегородками на много клеток,

из которых развиваются спорогенные нити, нередко разветвленные и образующие кустики. Из клеток этих нитей содержимое выступает сначала в виде голых, а потом одевающихся оболочками карпоспор.

Пучки спорогенных нитей или гонимобластов либо располагаются на поверхности слоевища, либо бываюг погружены в его ткань; и в том и в другом случае они нередко окружаются бесплодными клетками слоевища, образующими особую оболочку, вследствие чего получают специфические, ясно отличающиеся от прочих части растения, называемые цистокарпиями. Строение цистокарпий у разных форм весьма разнообразно.

Характерной особенностью красных водорослей является наличие в оболочках клеток довольно крупных пор, через которые плазма разных клеток сообщается нитями и представляет как бы нечто целое.

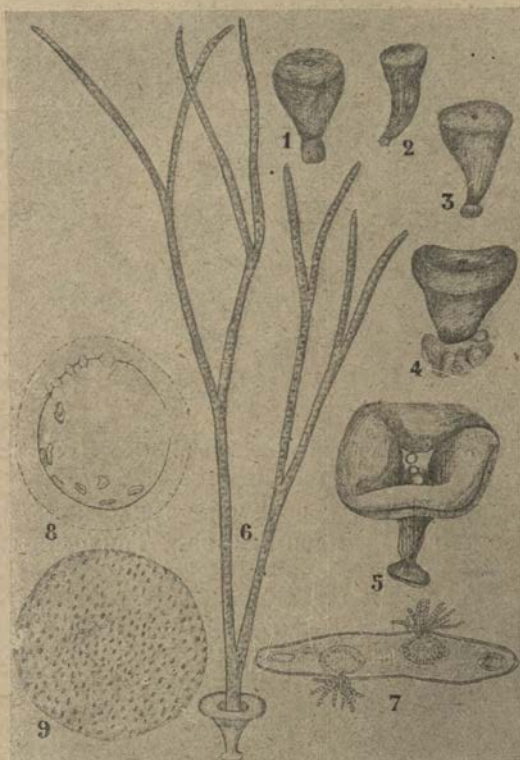


Рис. 500. *Himanthalia lorea*; 1—5—вегетативные растения, 6—плодоносящее растение, 7—поперечный разрез через плодоносную часть, видно 2 концептакула, 8—оогоний, из которого освободилось яйцо и в котором остались семь ядер, 9—яйцо. (По Oltmanns'у, Thuret и Nauck'у).

водорослей, багрянки лишены подвижных клеток с жгутиками, и уже эта черта ставит их совершенно особняком от других групп водорослей. Весьма своеобразно также построение женских половых органов, как и вообще вся внешняя сторона полового размножения. Эти оригинальные черты багрянок придают им характер весьма изолированной группы среди других представителей растительного царства.

Отдел VII. *Fungi*. Грибы.

Общим физиологическим признаком растений, относящихся к этому отделу, является их неспособность к синтезу органического вещества; это обстоятельство отражается на морфологии клетки, которая у грибов лишена пластид, а также и на морфологии всего тела.

Грибы питаются готовыми органическими веществами, которые они извлекают либо из мертвых органических остатков, либо из живых растений и животных. Поэтому биологически грибы делятся на две группы: грибы сапрофиты и грибы паразиты.

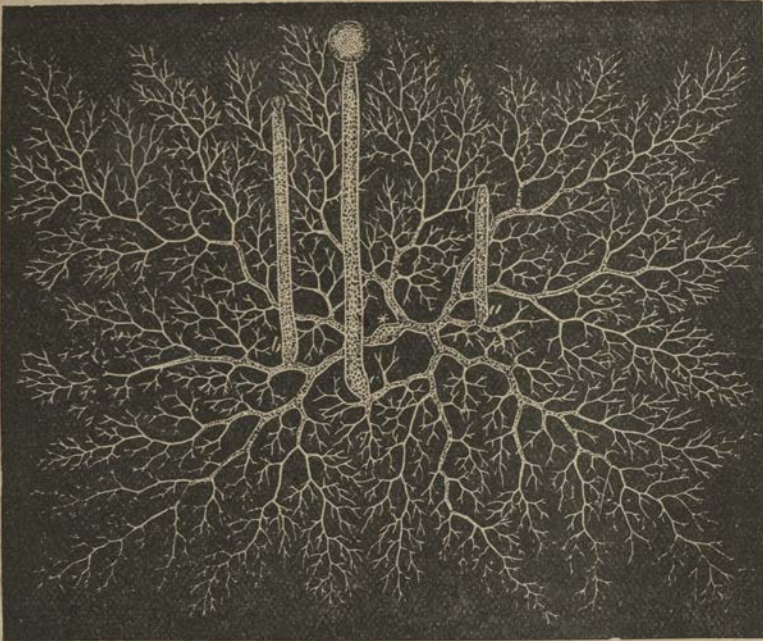


Рис. 501. *Mucor Mucedo*, головчатая плесень, мицелий, развившийся из одной споры, лежавшей в месте, обозначенном *, *a*, *b*, *c* — спорангиеносцы на разных стадиях развития.

Наряду с одноклетными, к отделу грибов относятся многоклетные довольно высоко организованные растения; однако, в соматической части тела мы не находим дифференцированных частей, подобных ассимилятограм водорослей.

В соответствии с характером питания, соматическая часть тела гриба представлена ветвистыми тонкими нитями или гифами, совокупность которых называется грибноцей или мицелием. Мицелий напоминает корневую систему высших растений и по своему строению вполне приспособлен к поглощению питательных веществ из того органического субстрата, в котором он разрастается. Тонкость гиф мицелия и их обильное ветвление без сомнения необычайно увеличивают поглотительную по-

верхность и способствуют быстрому извлечению необходимых питательных веществ из субстрата. У некоторых форм мицелий состоит из одной полиэнергидной клетки; у большинства же мицелий многоклеточный, состоящий из моноэнергидных клеток (рис. 501).

Оболочки у грибов, за исключением класса фикомицетов, состоят из азотистого вещества, близкого, если не вполне тождественного, с хитином насекомых.



Рис. 502. *Monoblepharis insignis*, развитие половых органов; о — оогонии, а — антеридии, s — сперматозоиды.

За исключением низших форм, у которых наблюдается типичный половой процесс, огромное большинство грибов размножается вегетативными спорами. Стадия покоя обычно проходит на стадии споры; но у некоторых форм гифы мицелия сплетаются весьма плотно, образуя ложную ткань, вследствие чего возникают различной формы тела, называемые склероциями. В виде склероциев мицелий впадает в покоящееся состояние.

1 класс. *Phycomycetes*. Фикомицеты, грибы-водоросли.

Мицелий одноклетный полиэнергидный; имеется половой процесс.

Низшие формы, принадлежащие к группе хитридиевых (*Chitridiaceae*), имеют слабо развитый мицелий и паразитируют. Более высоко организованные формы, составляющие группу *Siphonomycetes*, имеют хорошо развитый мицелий.

У видов рода *Monoblepharis*, живущих сапрофитами на мертвых древесных ветвях, лежащих в воде, образуются половые органы в виде оогониев и антеридиев. При развитии оогония конец споры вздувается и отделяется перегородкой от остальной ее части; живое содержимое превращается в яйцо. Антеридий возникает на той же гифе, под оогонием; содержимое его распадается на несколько сперматозоидов, каждый с одним жгутом. Сперматозоиды, кроме обычного способа передвижения при помощи жгута, могут также ползать амебондно. После слияния сперматозоида с яйцом получается зигота с толстой угловатой оболочкой (рис. 502).

У некоторых видов существует также бесполое размножение при помощи одножгутиковых зооспор.

У большинства форм при половом размножении происходит копуляция гаметангиев, как у спирогиры. Относящиеся сюда формы очень многочисленны и делятся на две группы: зигомицеты (*Zygomycetes*) и оомицеты

(*Oomycetes*); эти грибы, известные в общежитии под именем плесени, весьма распространены и очень многочисленны.

Типичными представителями зигомикетов могут служить виды рода *Mucor*, легко развивающиеся на хлебе, фруктах и пр. во влажной атмосфере. Одноклетный, полиэнергидный, чрезвычайно сильно разветвленный мицелий образует сероватый налет на питающей среде. Некоторые веточки мицелия растут вертикально вверх; конец веточки вздувается и превращается в спорангий, в котором развиваются бесполовые споры. Спорангий отделяется перегородкой от остальной части нити, при чем верхушка нити вдавливается внутрь спорангия и образует колонку. Споры одноклетны и покрыты оболочкой.

Если мицелии двух особей *Mucor* сталкиваются при своем разрастании на субстрате, то возникает половой процесс; при этом находящиеся близко друг от друга гифы дают отростки, которые сталкиваются и образуют общий канал, соединяющий две гифы. Концы отростков отделяются перегородками и превращаются в гаметангии. После растворения оболочек, отделяющих гаметангии друг от друга, содержимое гаметангиев соединяется в одно целое, получается зигота, которая покрывается двумя оболочками, внутренней тонкой и внешней толстой и бугорчатой, темного цвета. При прорастании внешняя оболочка зиготы лопается, а содержимое, покрытое внутренней оболочкой вытягивается в гифу, из которой затем развивается мицелий (рис. 503).

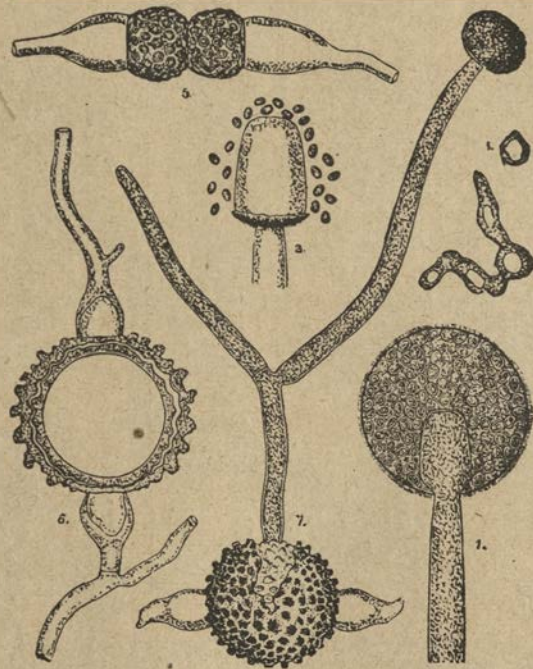


Рис. 503. *Mucor Mucedo*; 1—спорангий, 2—колонка спорангия, 3, 4—прорастающие споры, 5, 6—образование зигоспоры, 7—прорастающая зигоспора со спорангием.

Исследование показало, что несмотря на внешнее тождество мицелия и гаметангиев, у *Mucor racemosus* существует разделение полов, и копуляция происходит только в том случае, когда встречаются особи разного пола.

Живущие на навозе сапрофиты из рода *Pilobolus* интересны тем, что у них бесполовые споры выбрасываются из спорангия с значительной силой; осмотическое давление внутри спорангия ко времени созревания спор на-

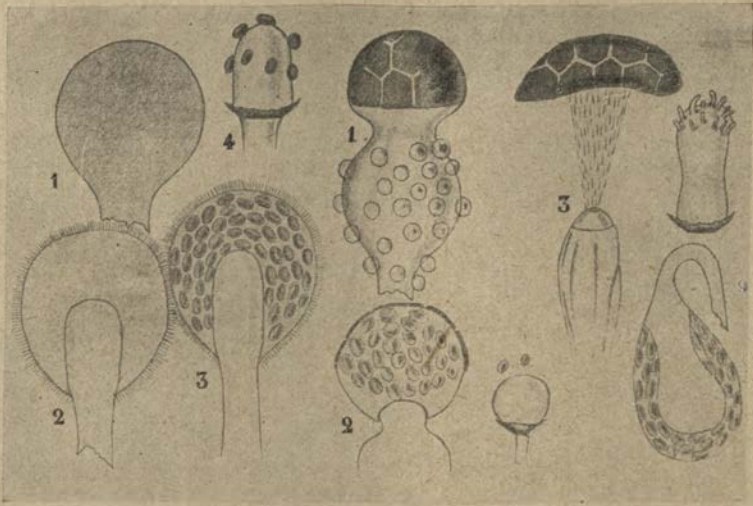


Рис. 504. Формы спорангиев и колонок у разных Mucorineae; Слево: 1—4—*Mucor Mucedo* (по Brefeld'у). В середине: 1—3—*Pilobolus cristallinus* (по Lotsy), 2 правее — *Mucor alternans*. Направо: вверху *M. spinosus* с шиповатой колонкой (по Zopf'у), внизу *Pirella circinnans* с колонкой в виде колотушки (по Bainier).



Рис. 505. *Empusa Muscae*: А—мертвая муха, окруженная порошком конидий, В—конидиеносцы с конидиями, С—выброшенная конидия.

столько повышается, что оболочка разрывается, и споры разбрасываются. Споры двуядерные (рис. 504).

Представителем паразитных зигомицетов может служить *Empusa muscae*, поражающая комнатных мух. У нее бесполое спорообразование не в спорангиях, а непосредственно на концах гиф, называемых конидиеносцами. Верхушка конидиеносца вздувается и превращается в спору, которая называется конидией. Конидия, попав на кожу мухи, прорастает и дает гифу, проникающую в жировое тело и отделяющую одну за другой по-

вые конидии, которые попадают в кровь мухи. Через 2—3 дня всё тело мухи оказывается наполненным клетками гриба, и насекомое умирает от истощения. *Empusa* поражает мух, главным образом, во вторую половину лета, когда на стенах и оконных стеклах можно видеть приставшие трупы насекомого, окруженные как бы белым сиянием; это сияние при ближайшем рассмотрении оказывается белым порошком, состоящим из конидий гриба. Из трупа мухи вырастают конидиеносцы, верхушки которых после созревания конидий лопаются, и конидии вылетают,



Рис. 506. *Albugo candida*; А—зараженное грибом соцветие пастушьей сумки, В—конидии, С и D—прорастание конидии, E—зооспоры, F—приставшие зооспоры, G—копуляция оогония *og* с антеридием *an*, H—зигота, J—прорастание зиготы, *i*—зооспоры из зиготы.

подобно пробке из бутылки шампанского. Если по близости будет пролетать муха, то выброшенная конидия может в нее попасть; если выстрел пропал даром, и конидия упадет на какое-либо твердое тело, то она дает новый короткий конидиеносец, который выстреливает новый конидий. Подобные выстрелы от одной и той же конидии могут повторяться несколько раз, пока живое содержимое гриба не истощится (рис. 505).

Empusa muscae лишена полового размножения, но другие виды *Empusa* образуют половые органы типичные для зигомицетов.

Следующая группа оомицетов отличается внешней дифференцировкой мужских и женских половых органов, антеридиев и оогониев, хотя процесс копуляции совершается также, как у зигомицетов. Антеридий прилегает к оогонию и дает ростковую трубку, через которую его содержимое переходит в оогоний и сливается с содержимым последнего (рис. 506).

Наряду с половым размножением у оомицетов наблюдается также бесполое размножение конидиями и зооспорами.

Представителями оомицетов могут служить виды *Peronospora* и *Phytophthora*, паразитирующие на различных растениях, виды *Saprolegnia* и

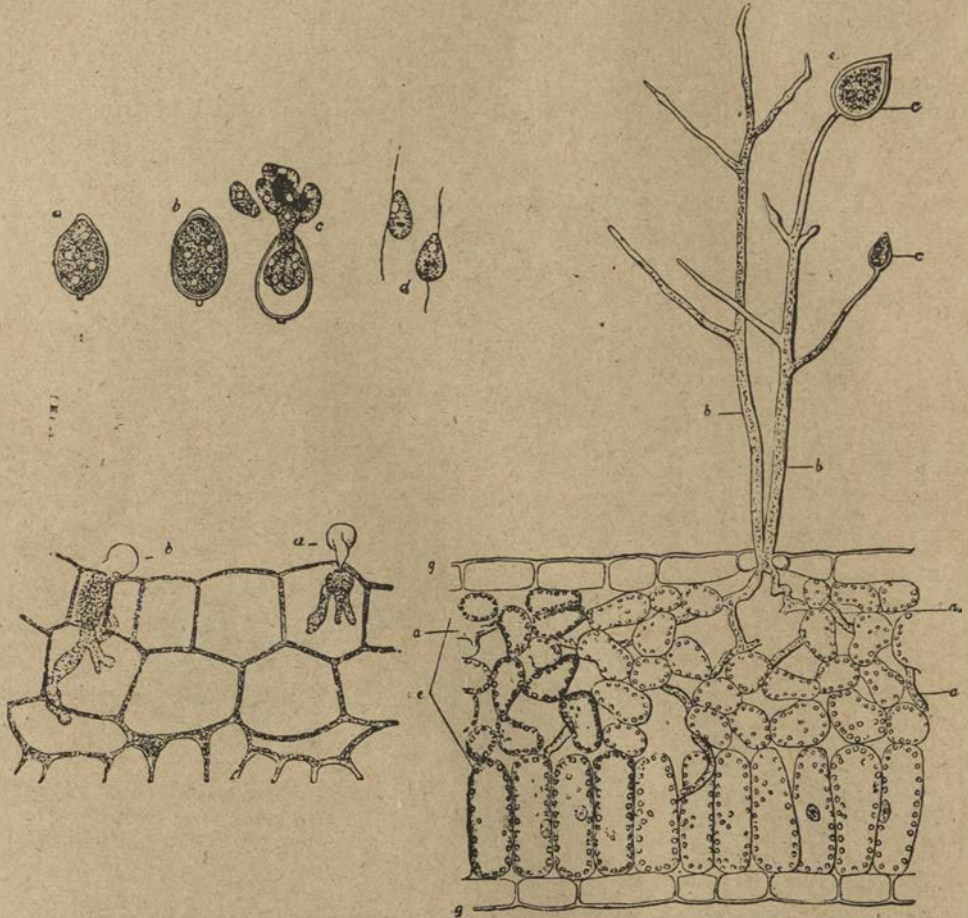


Рис. 507. *Phytophthora infestans*. Сильно увеличено, поперечный разрез через часть картофельного листа (нижней стороной обращен вверх), *a*—мицелий, *b, b*—две ветви, выходящие через устьица и образующие конидии, *c*—конидии, *e*—губчатая паренхима листа, *g, g*—кожица. Вверху налево: *a, b, c*—отпавшие конидии, в *c*—зооспоры выходят из оболочки конидии, *d*—две свободно плавающие зооспоры. Внизу налево: поперечный разрез через кусок картофельного клубня; две прорастающие конидии (*a, b*) прободают кожицу, и гифы проникают в клетки. (По Warming'у).

Achlya, живущие на трупах насекомых, попавших в воду (рис. 507, 508 и 509).

2 класс. *Ascomycetes*. Сумчатые грибы.

У представителей этого класса зооспор нет; мицелий всегда многоклетный. Общим объединяющим признаком является образование спор в особых мешковидных спорангиях, называемых сумками. Число спор

в сумках определенное, при чем споры возникают путем свободного образования; ядро сумки делится повторно на 4 или 8 ядер, вокруг которых затем обособляется протоплазма, и возникают оболочки; часть протоплазмы сумки при этом остается свободной в виде постенного слоя, на счет которого образуются внешние утолщения и узоры оболочек, покрывающих споры.

Сумки обыкновенно образуют на мицелии слой, называемый гимением, при чем между сумками располагаются бесплодные гифы, так называемые парафизы.



Рис. 508. *Saprolegnia mixta*. Выхождеие зооспор из спорангия.



Рис. 509. *Achlya*; 1—молодое растение на коже мухи, 2—начало образования зооспор, 3и 4—выхождеие бипланетных зооспор. (По De-Bary).

Мицелий обыкновенно образует различной формы и окраски плодовые тела, построенные из плотно переплетенных гиф и служащиеместилищами для гимения.

Различают два главных типа плодовых тел: вполне замкнутые перитеции и открытые — апотеции.

У некоторых форм перитеции остаются замкнутыми все время, и созревшие споры освобождаются только после стгнивания оболочки перитеция; у других перитеций после созревания раскрывается маленькой дырочкой или неправильным разрывом. Апотеции бывают иногда открыты с самого начала; иногда же они бывают замкнутыми и позже открываются продольной трещиной.

Аскоспоры, т. е. споры, развивающиеся в сумках, следует рассматривать как бесполое внутреродные споры; наряду с аскоспорами мно-

гие сумчатые грибы образуют также внеродные бесполое споры-конидии. Существует не мало форм сумчатых грибов, утративших половое размножение; но у многих оно обнаружено и представляет ряд весьма оригинальных черт.

В простейшем случае (напр., у *Erysiphe*) две ветки мицелия соприкасаются и от них отчлениаются одноядерные клетки—антеридий и оогоний. В месте соприкосновения их оболочки разрушаются, и ядро антеридия переходит в оогоний и здесь сливается с ядром последнего. Оогоний с заключенной в нем зиготой обрастает бесплодными гифами; зигота дает простую нить клеток, называемую аскогенной гифой; одна из клеток этой гифы имеет два ядра; она превращается в сумку, при чем ядра сливаются в одно.



Рис. 510. Процесс оплодотворения у *Pyrenopeziza omphalodes*; 1—три оогония с трихогинами *t*, *a*—антеридии, 2—оогоний после оплодотворения, с многочисленными ядрами, дает аскогенные гифы, 3—кусок из молодого плодового тела, аскогенные гифы образуют сумки *as*, 4—8—образование сумки, в фиг. 6 и 7—зачаток сумки еще двуядерный, в фиг. 8—оба ядра слились в одно. Сильно увелич. (По Nagel'у).

У других форм, напр., у *Pyrenopeziza* антеридий и оогоний резко различаются друг от друга уже по внешней форме, при чем оогоний снабжен отростком — трихогиной, как у багрянок (рис. 510). Иногда, напр. у *Laboulbeniales*, содержимое антеридия распадается на голые сперматии, которые пристают к трихогине оогония. Во всех случаях зигота дает аскогенную нить, двуядерная клетка которой превращается в сумку, и ядра затем сливаются в одно.

Сумчатые грибы очень многочисленны и их делят на отряды по форме плодовых тел.

Представителями сумчатых грибов с нераскрывающимися перитециями могут служить паразиты из рода *Erysiphe*, вызывающие на листьях многих растений болезнь, известную под именем мучной росы, а так-



Рис. 511. *Erysiphe communis*. Маленький кусок листа, на котором растет гриб, сильно увелич; *a*—перитеций, *c*—конидии, отшнуровывающиеся от конидиеносца, *b* и *d*—принадлежат не этому грибу, а зерновку *Cicinnobolus Cesatii*, паразитирующему на грибе *Erysiphe communis*. (По Tulasne).

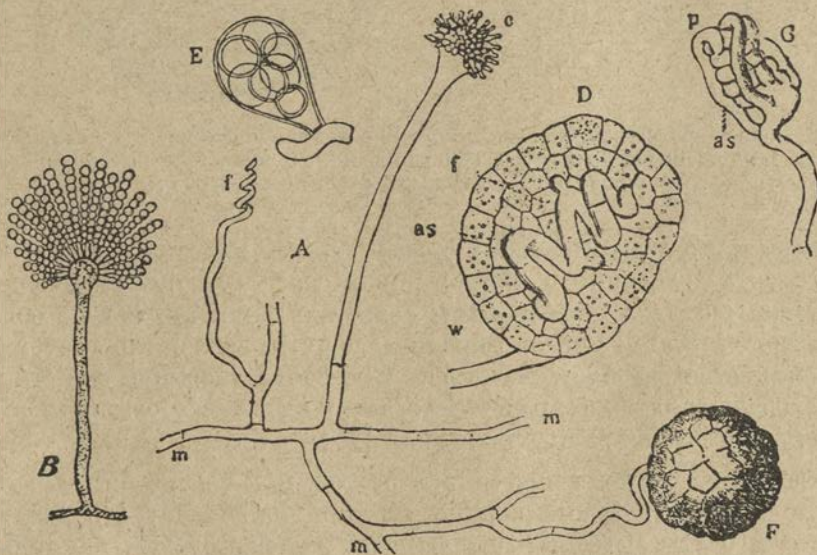


Рис. 512. *Aspergillus herbariorum*; *A*—часть мицелия с конидиеносцем, но конидии осыпались, *f*—аскогон, *B*—конидиеносец с конидиями, *C*—аскогон обрастает другими гифами, *D*—молодой перитеций, в середине начинается образование сумок, *F*—зрелый перитеций.

же сапрофиты, относящиеся к родам *Aspergillus* и *Penicillium*. Виды последних двух родов являются весьма распространенными плесенями, поселяющимися на различных органических средах; они чрезвычайно быстро размножаются конидиями, которые возникают на кистевидных или зонтикообразных конидиеносцах (рис. 511, 512 и 513).

Типичным представителем сумчатых грибов с перитециями, раскрывающимися маленьким отверстием на верхушке, может служить спорынья (*Claviceps purpurea*), паразитирующая на ржи.

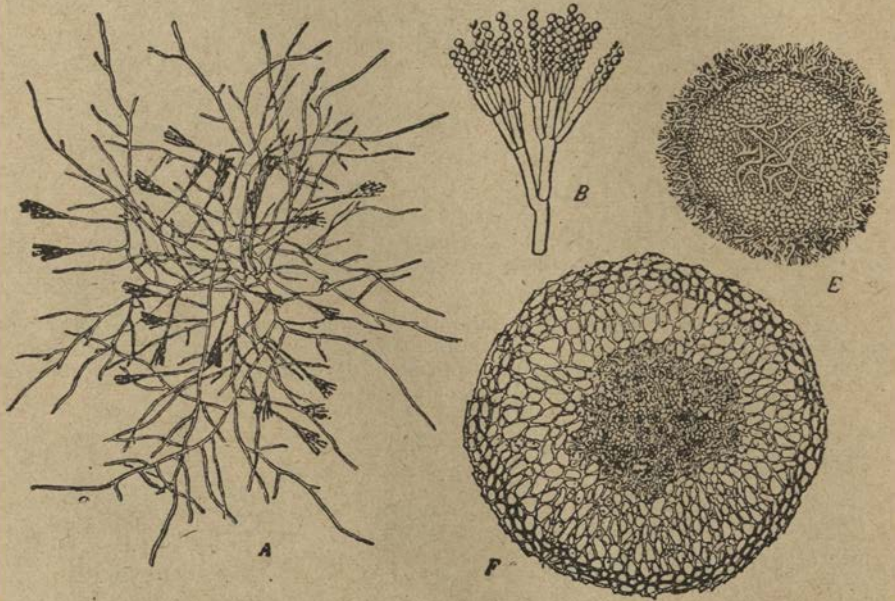


Рис. 513. *Penicillium crustaceum*, А—мицелий с конидиеносцами (ест. вел.), В—верхняя часть конидиеносца (увелич. в 300 раз), С—молодое плодовое тело, D—зрелое плодовое тело с сумками (увелич. в 150 раз).

Споры гриба дают мицелий в стенке завязи; мицелий образует конидии и выделяет сладкий сок, который привлекает насекомых и разносится ими, а вместе с соком разносятся и конидии. Таким путем гриб обильно размножается. Затем мицелий проникает внутрь завязи и образует склероций из плотно переплетенных гиф. Склероции спорыньи известны под именем рожков; они снаружи темносинего цвета, продолговаты, значительно крупнее зерна ржи и торчат из колоса.

Склероции зимуют, а прорастают весной, при чем из них вырастают округлые тела на длинных ножках мясокрасного цвета; это так называемые стромы. Стромы обнаруживают положительный фототропизм и растут по направлению к источнику света. В ткань головчатой части стромы погружены грушевидные перитеции с сумками, в которых развивается по 8 спор (рис. 514 и 515).

Представителями грибов с плодовыми телами в виде блюдцевидных или бокальчатых апотециев являются виды *Peziza*, живущие на гниющей древесине и богатой гумусом почве и относящиеся к группе дискомицетов или блюдцевиков. Некоторые дискомицеты имеют склероции, на которых развиваются апотеции (рис. 516).



Рис. 514. *Claviceps purpurea*; А—часть колоса, пораженного спорыньей (с—склероций), В—здоровая завязь ржи во время цветения, С—завязь, пораженная спорыньей; вся нижняя часть вытеснена мицелием, образующим конидии, f—остаток завязи, D—образование склероция (c), s—ткань гриба, образующая конидии, p—остаток завязи, E—часть продольного разреза через молодой склероций, F—образование конидий.

Особую группу (*Helvellineae*) составляют съедобные строчки (*Morchella*) и сморчки (*Gyromitra*), у которых плодовые тела крупных размеров и по строению напоминают плодовые тела высших шляпных грибов, при чем гимений располагается на внешней стороне шляпки.

Любопытную с биологической точки зрения группу составляют трюфели (*Tuberineae*); их крупное плодовое тело овальной или шаровидной формы развивается под землей; гименальный слой развивается в особых ходах и каналах, пронизывающих плодовое тело (рис. 517).

Обе только что указанные группы не имеют конидиальной стадии.

Совершенно лишены плодовых тел грибы из группы *Exo ascineae*, у них сумки развиваются прямо на мицелие. Сюда относятся паразиты, живущие на высших растениях (рис. 518).

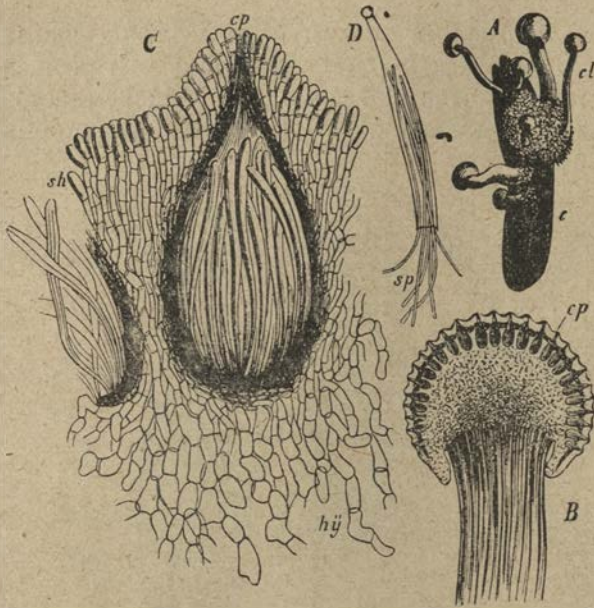


Рис. 515. *Claviceps purpurea*; А—склеротий с плодородцами, В—головка плодоносца в разрезе, *ср*—перитеций, С—перитеций с асками, D—ascus с выходящими из него спорами.

Наконец, к сумчатым же грибам, в качестве особой группы, относятся дрожжи (*Saccharomycetes*), лишенные мицелия и плодовых тел. Это одноклетные растения с весьма характерным способом бесполого размножения в форме почкования, которое сводится к тому, что материнская клетка дает вырост, отделяющийся от нее и превращающийся в самостоятельную клетку. Почкование можно рассматривать как видоиз-



Рис. 516. Различные дискомицеты в естественную величину; 1—*Morchella esculenta*, 2—*Sclerotinia Sclerotiorum*, 3—*Helvella infula*, 4—*Spatularia clavata*; 5—*Leotia gelatinosa*, 6—*Peziza macropus*, 7—*P. vesiculosa*, 8—*Dosyscypha Willkommii*.

менение процесса образования конидий, которых совершенно лишены дрожжевые грибы.

При недостатке питательного материала и обильном доступе кислорода в дрожжевых клетках образуются внутреродные споры, обыкновенно в числе 2, 4 или 8. У некоторых видов дрожжей перед образованием спор происходит копуляция содержимого двух клеток; чаще, однако, половой акт отсутствует, и обыкновенная вегетативная клетка прямо превращается в сумку. Известно до 40 видов дрожжевых грибов, живущих сапрофитами и вызывающих спиртовое брожение сахаристых жидкостей (рис. 519).

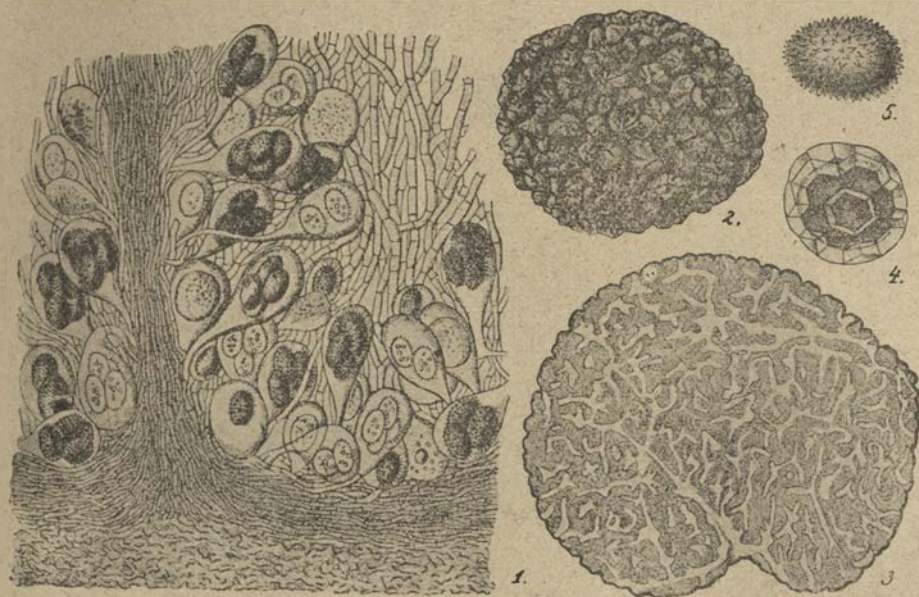


Рис. 517. Tubercaceae; 1—*Tuber rufum*, кусок из внутренней части плодового тела, сильно увелич., 2—*T. aestivum*, целое плодовое тело, ест. велич., 3—*T. brumale*, разрез плодового тела, ест. велич., 4—споры *T. Magnatum*, увелич. в 450 раз, 5—споры *T. brumale*, увелич. в 450 раз. (1, 3, 4, 5 по Tulasne, 2 по Wettstein'у).

3 класс. *Ustilagineae*. Головневые грибы.

Небольшая группа паразитных грибов с многоклеточным хорошо развитым мицелием; зооспор и полового размножения нет. Бесполое размножение происходит при помощи конидий и хламидоспор.

Виды рода *Ustilago* могут служить типичными представителями головневых грибов. Мицелий гриба гнездится в ткани растения, на котором он паразитирует, разрастаясь, главным образом, по межклетникам и выпуская особые сосальцы (гаустории) внутрь клеток. Затем гифы мицелия делятся перегородками на короткие клетки, которые вздуваются и принимают округлую форму; содержимое их выделяет новые слои оболочки, между тем как старые наружные ослизняются, вследствие чего клетки раздвигаются и превращаются в хламидоспоры. Это споры бурого или фиоле-

тового цвета с двойной оболочкой, внутренней тонкой и бесцветной и внешней толстой, нередко снабженной наружными скульптурными украшениями в виде зубчиков и щетинок.

Хламидоспоры в массе черного цвета и образуют скопления на пораженных частях высшего растения. На стадии хламидоспор, которые могут сохранять всхожесть до 10 лет, гриб впадает в состояние покоя и в таком виде зимует.



Рис. 518. Ectoascineae; 1—*Ectoascus Pruni* на черемухе (*Prunus Padus*), *a*—нормальные, *b*—изуродованные паразитом плоды, ест. велич., 2—*E. Alni incanae*, уродующий кроющие чешуи соцветий, ест. велич., 3—5—*E. alnitorquus*, поверхность ольхового листа с гифами *h*, проходящими между кутикулой и кожицей, 4—зачаток сумок *as* на наружной стороне клеток кожицы, 5—зрелые сумки, увелич. в 100 раз. (3—5 по Sadebeck'y, 1 и 2 по Wettstein'y).

Весной, при прорастании хламидоспора дает ростковую гифу, так называемый промицелий, на котором развиваются конидии, из которых вырастает настоящий мицелий. При достаточном запасе пищи конидии могут размножаться почкованием (рис. 520 и 521).

4 класс. *Basidiomycetes*. Базидиальные грибы.

Сюда относятся грибы с многоклеточным, моноэнергидным и сильно развитым мицелием. Размножение исключительно бесполое — конидиями и базидиоспорами. Эти последние споры образуются на особых одноклеточных или четырехклеточных отростках гиф, называемых базидиями.

Типичные базидии одноклетны; они на верхушке имеют четыре отростка, называемых стеригмами; на верхушке каждой стеригмы образуется по одной споре. Многоклетные базидии, называемые прото-базидиями, развивают стеригмы и споры по одной на каждую клетку; каждая протобазидия дает, однако, всего 4 споры (рис. 522 и 523).

Подобно сумке, базидия имеет вначале два ядра, которые сливаются в одно; это ядро затем делится повторно два раза и полученные 4 ядра переходят по стеригмам в споры; последние отделяются перегородками от стеригм и опадают, а базидия остается безъядерной.

Попав в благоприятные условия, базидиоспоры прорастают и дают новый мицелий гриба.

Базидиальные грибы делятся на две большие группы: *Protobasidiomycetes* с протобазидиями и *Autobasidiomycetes* с настоящими базидиями.

К *Protobasidiomycetes*, первично-базидиальным грибам, относится большой отряд паразитных форм, называемых ржавчинниками (*Uredinales*), типичным представителем которых является хлебная ржавчина (*Puccinia graminis*). Морфология и история развития этого гриба уже описаны выше. У ржавчинников плодовые тела совершенно отсутствуют.

Другой отряд, *Auriculariales*, имеет плодовые тела. У представителя этого отряда *Auricula Judaе* (иудино ухо), паразитирующего на ветках бузины, плодовое тело напоминает ушную раковину и имеет студенистую консистенцию (рис. 525). Гимений, состоящий из базидий и парафиз (бесплодных гиф), выстилает вогнутую поверхность плодового тела. Неправильной формы и студенистой консистенции плодовые тела имеют также грибы из отряда *Tremellales* (дрожжалки), куда относятся сапрофиты, живущие на коре деревьев.

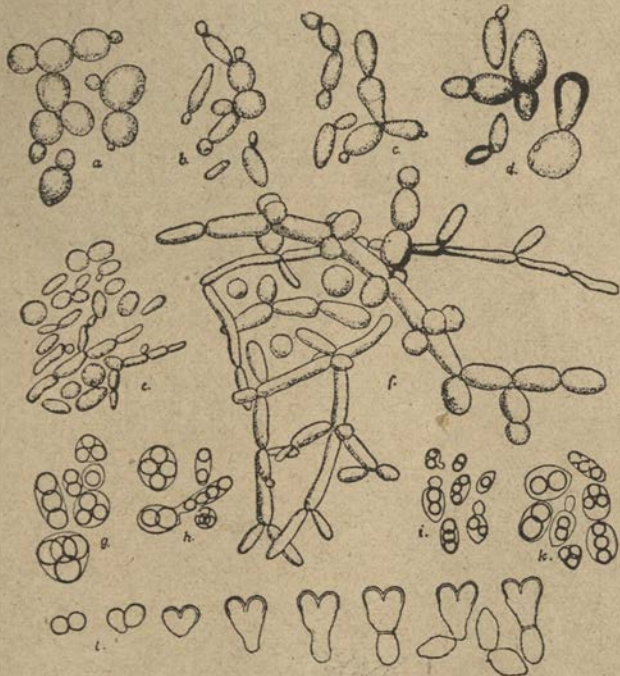


Рис. 519. Дрожжи. *a*—*Saccharomyces cerevisiae* I; *b*—*S. validus*; *c*—*S. ellipsoideus* I; *d*—*S. turbidans*; *e* и *f*—цепочки *S. ellipsoideus* I (*e* при 34—20° или при 6—7° и *f* при 15—30°); *g*—*k*—споровые клетки: *g*—*S. cerevisiae* I, *h*—*S. Pastorianus* I, *i* и *k*—*S. ellipsoideus* I и *S. turbidans*; *l*—прорастание двух свободных спор *S. Ludwigii*. Увелич. 1000.

Настоящие базидиальные грибы распадаются на три отряда: *Hymenomyces*, *Gastromyces* и *Exobasidiales*.

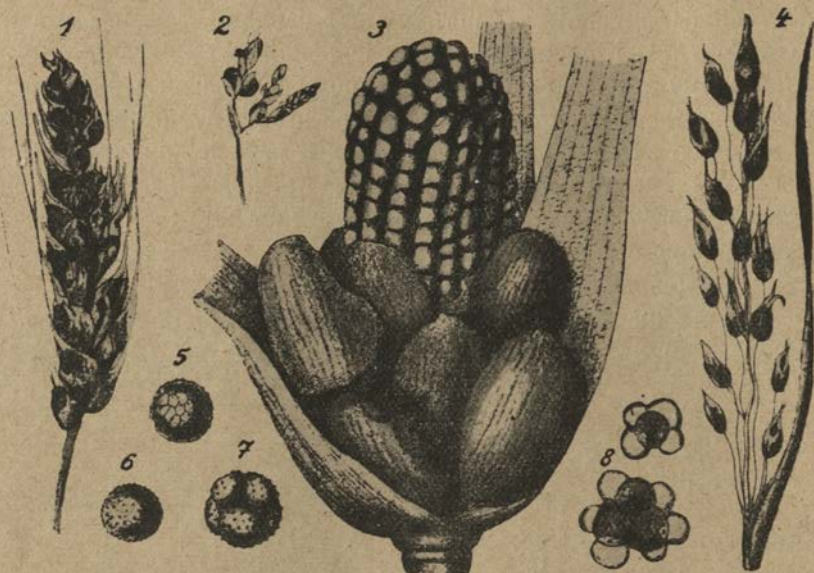


Рис. 520. Ustilagineae; 1—*Ustilago Tritici* на пшенице, ест. велич., 2—*Cintractia Caricis* на осоке, ест. велич., 3—*Ustilago Maydis* на кукурузе, ест. велич., 4—*Ustilago Avenae*, 5 и 6—споры видов *Ustilago*, 7—споры *Sorosporium*, 8—споры *Urocystis*, сильно увелич. (По Wettstein'у).



Рис. 521. Ustilagineae. Головные грибы. Слево прорастание двух хламидоспор *Ustilago Avenae* овсяной головки; левая прорастает в воде, правая в питательной жидкости. Направо прорастание хламидоспор *Tilletia Tritici*, пшеничной головки. Хламидоспора *sp* и *a* дает росток (промицелий) *p*, развивающий пучок палочковидных конидий *s*, связанных попарно в виде буквы *H*.

Гименомицеты (*Hymenomyces*) имеют плодовые тела весьма разнообразной формы и различной сложности строения, но гимений располагается всегда на поверхности плодового тела. В состав гимения входят,

кроме базидий, также парафизы, которые нередко имеют вздутую форму и тогда называются цистидами. Отряд гименомицетов очень богат формами; к нему относится более 10 тысяч видов. Мицелий большей частью белый, состоящий из многих шнуров разной толщины, часто мно-



Рис. 522. 1 и 2—телейтоспора и промицелий с базидиоспорами ржавчинников (1—*Endophyllum Euphorbiae sylvaticae*, 2—*Coleosporium Sonchi*), 3—базидия *Auriculariales*, 4—базидия *Tremellales*, 5—базидия *Autobasidiomycetes*, *t*—телейтоспора, *b*—базидия, *pr*—промицелий. (По Wettstein'у).

голетний, разрастающийся в земле или на гниющей древесине, редко паразитный. Иногда мицелий переходит в покоящееся состояние и образует склероций.

У видов рода *Clavaria* (булавастики) плодовое тело мясистой или хрящевидной консистенции и имеет вид кораллоподобного кустика, иногда яркой мясокрасной окраски (рис. 526).

У трутовиков (*Polyporaceae*), паразитирующих на деревьях, плодовые тела иногда достигают громадных размеров, до 1 метра в диаметре; они имеют вид большей частью округлых пластин или копыт, боком приросших к стволу дерева. Консистенция их нередко деревянистая, и у многих форм они существуют много лет, ежегодно нарастая. Гимений состоит из базидий и цистид и покрывает либо всю поверхность плодового тела, либо часть ее, выстилая внутреннюю поверхность трубочек или ячеек. Виды рода *Polyporus* могут служить образцами трутовиков (рис. 527, 528 и 529).

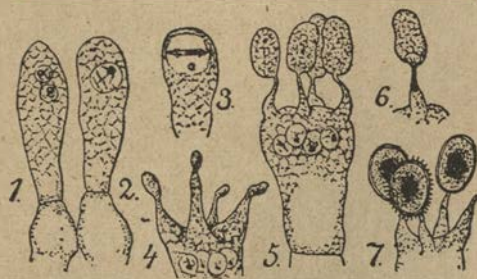


Рис. 523. Образование базидиоспор; 1—молодая базидия с двумя ядрами, 2—ядра слились в одно, 3—первое деление ядра, 4—верхний конец базидии с 4 ядрами и 4 стеригмами, образующими базидиоспоры, 5—базидия с 4 молодыми спорами, ядра еще в базидии, 6—переход ядра из базидии через стеригму в спору, 7—верхний конец базидии с 3 спорами, содержащими по 1 ядру, одна спора отпала. (По De-Bary и Ruhland'у).

У *Boletaceae* плодовое тело мягкое, недолговечное, состоящее из пенька и шляпки; гимений выстилает внутреннюю поверхность трубочек, при

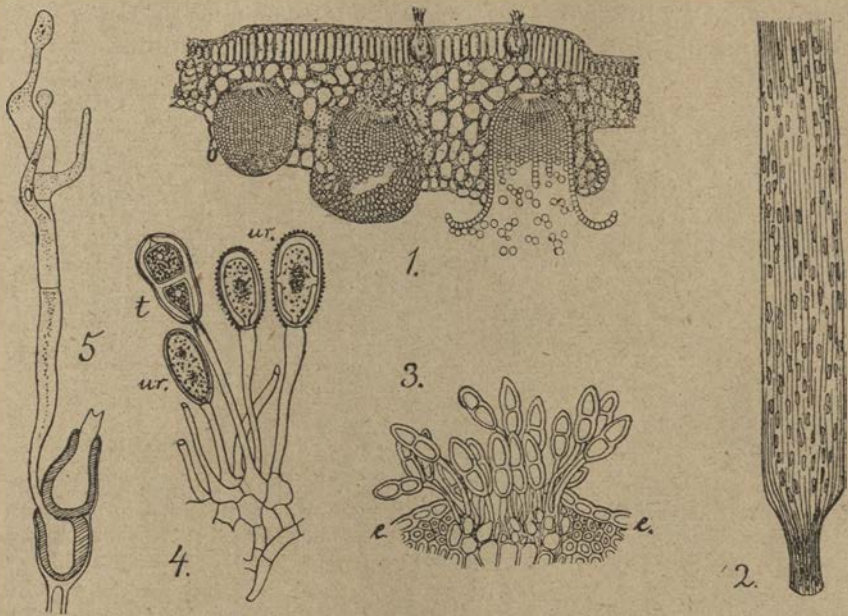


Рис. 524. *Ruccinia graminis* (хлебная ржавчина): 1—поперечный разрез листа барбариса с эцидиями на нижней стороне и спермогониями (пикнидиями) на верхней, 2—лист ржи с нижней стороны с *Ruccinia graminis*, 3—телейтоспоры, *e*—разорванная кожа листа ржи, перерезанного поперек, 4—уредоспоры *ur* и одна телейтоспора *t*, 5—телейтоспора дала промицелий со споридиями (базидиоспорами). (1 по Dodel-Port, 3—5 по De-Bary, 2 по Engler'у и Prantl'ю).

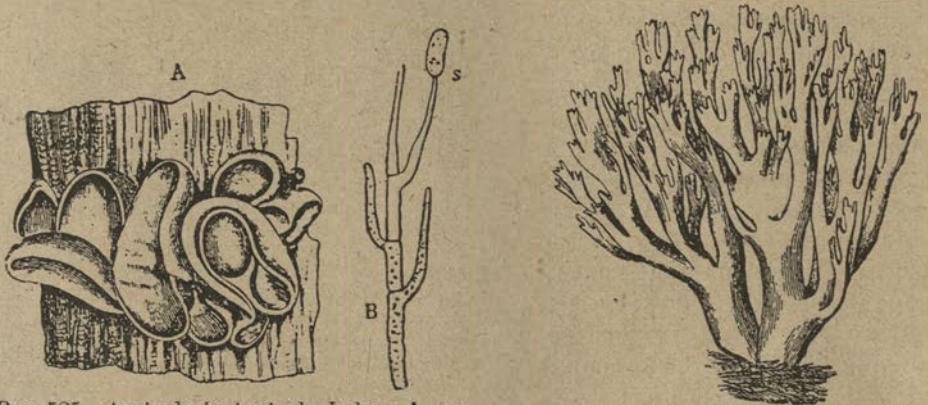


Рис. 525. *Auricularia Auricula Judae*; *A*—несколько плодовых тел в натур. велич., *B*—базидия, *s*—базидиоспора, увелич. в 300 раз.



Рис. 526. *Clavaria coralloides* (ест. вел.). (По Бушу).

чем совокупность этих трубочек, так называемый гименофор, занимает нижнюю сторону шляпки и легко отделяется от нее. Мицелий сапро-

Фитный разрастается в земле. Сюда относятся съедобные грибы, напр., *Boletus bulbosus*, белый гриб, *Boletus scaber*, подберезовик, *B. lutens*, масленник и др. Очень ядовит *B. satanus* со шляпкой, достигающей до 20 сант. в диаметре.

Пластинчатые или шляпные грибы, составляющие группу *Agaricaceae*, имеют плодовые тела в виде пенька и шляпки, округлой или конусовидной и обыкновенно довольно правильно построенной. Нижняя сторона шляпки несет расходящиеся лучеобразно от пенька пластинки, на которых развивается гимений; так как пластинки располагаются очень тесно



Рис. 527. *Fomes nigricans* на березе. (По Бушу).



Рис. 528. *Polyporus squamosus* на вязе. (С фотографии).

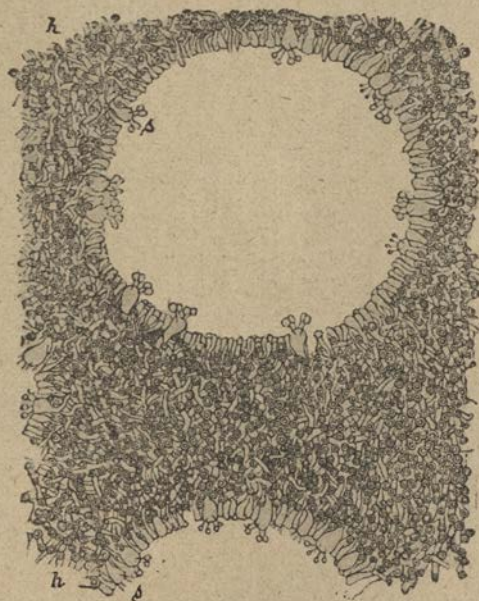


Рис. 529. *Fomes igniarius*. Разрез гименофора; *h h*—ткань между трубками, представляющая собой беспорядочное сплетение гиф, из которых многие перерезаны поперек, *s*—гимений, выстилающий внутреннюю поверхность трубок, видны базидии с базидиоспорами. (По Warming'у).

друг к другу, то в результате получается сильное увеличение гимениальной поверхности. Молодое плодовое тело имеет покров, который при дальнейшем развитии пенька и шляпки разрывается, и остатки его в виде лоскутков остаются обыкновенно на пеньке. У опенка

(*Armillaria mellea*, рис. 530) и шампиньона (*Agaricus campestris*) есть еще частное покрывало, закрывающее нижнюю гимениальную часть шляпки и разрывающееся при созревании спор. К шляпным грибам принадлежат многие съедобные грибы, как рыжик (*Lactaria deliciosa*), груздь (*L. subdulcis*), волнушка (*L. torminosa*), сыроежки (*Russula integra*, *R. alutacea*) и др., а также ядовитые, как мухомор (*Amanita muscaria*).



Рис. 530. *Armillaria mellea* (опенок). Направо плодовые тела на разных ступенях развития (1/2 нат. вел.), налево склероций его (*Rhizomorpha subcorticalis*), ест. велич.

Огромное большинство шляпных грибов сапрофиты и их мицелий живет в земле; некоторые паразитируют на высших растениях, как, напр., опенок, мицелий которого образует ветвистый склероций под корой деревьев в виде черных, похожих на корни, тяжей.

К шляпным грибам относится и *Rozites gongylophora*, встречающийся в Южной Америке и культивируемый муравьями в своих гнездах.

Группе пиреномицетов из сумчатых соответствует отряд нутревиков (*Gastromycetes*) из базидиальных грибов. Плодовые тела у них замкнутые; плодовое тело состоит из оболочки, перидия и внутренней части, называемой глебой. Глеба пронизана камерами и ходами, в которых развивается гимений, выстилая стенки камер или наполняя их полости.

При созревании спор глеба либо совершенно разрушается, либо от нее остается сетка плотных нитей, так называемый капиллиций. У некоторых форм внутренняя часть плодового тела состоит из двух отделов: спороносной глебы и бесплодного *receptaculum*. Нутревики являются ти-



Рис. 531. Gastromycetes: 1—*Geaster fimbriatus*, *p*—внешний, *p*₁—внутренний перидий, нат. велич., 2—*Gautiera morchellaeformis*, разрез плодового тела, нат. велич., 3—*Suathus striatus*, плодовое тело, увелич. в 3 раза, 4—продольный разрез через плодовое тело, увелич. в 10 раз, 5—тоже, кусок перидия, 6—*Crucibulum vulgare*, гимений, сильно увелич., 7—*Lycoperdon gemmatum*, плодовое тело, нат. велич., 8—кусочек гимения *L. excipuliforme*, сильно увелич., 9—*Bovista nigrescens*, нат. велич. (1 по Kerner'у, 2 по Vittadini, 4 и 5 по Tulasne, остальное по Wettstein'у).

пичными сапрофитами, и мицелий их живет либо в гумусе почвы, либо в гниющей древесине.

Представителями нутревиков могут служить виды *Bovista* и *Lycoperdon*, известные под названием дождевиков, с округлым плодовым телом; глеба у них распадается на бурую или черную порошковидную массу («чортов табак»), состоящую из спор и нитей коницилия. У видов *Geaster* (земляная звезда) двуслойный перидий раскрывается та-

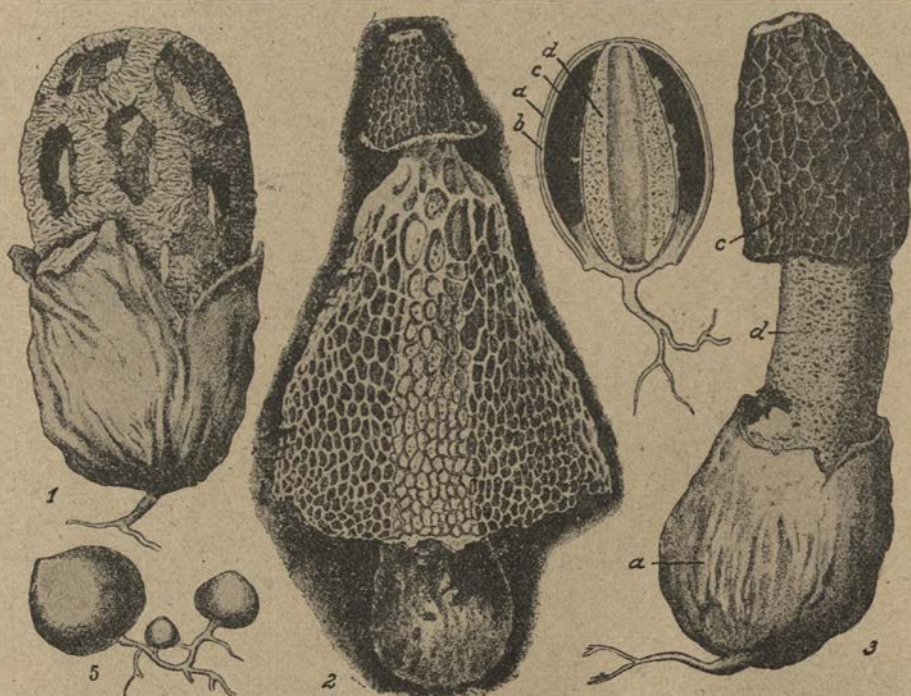


Рис. 532. 1—*Clathrus cancellatus*, нат. велич., 2—*Dictyophora phalloidea*, нат. велич., 3—зрелое плодовое тело *Phallus impudicus*, нат. велич., 4—молодое плодовое тело в разрезе, *a* и *b*—перидий, *c*—глеба, *d*—*receptaculum*, натур. велич., 5—зачатки плодовых тел *Phallus impudicus*, нат. велич. (По Wettstein'у).

ким образом, что внешний слой образует звезду с загнутыми лучами, а внутренний получает одно или несколько отверстий (рис. 531).

У *Sphaerobolus* перидий раскрывается зубцами, и глеба с силой выбрасывается внутренним слоем перидия.

Очень оригинальны по форме плодовые тела у *Nidularia*, *Cyathus*, *Crucibulum*, напоминающие птичьи гнезда с яйцами или корзинки с лепешками. Длинным *receptaculum* снабжено плодовое тело у видов *Phallus*; у тропического *Dictyophora phalloides receptaculum* имеет придаток в виде сетчатой юбочки под глебой. Вонючий *Clathrus cancellatus* имеет огненно-красный решетчатый *receptaculum*.

У *Sphaerobolus*, *Phallus*, *Dictyophora* и *Clathrus* базидии дают не по 4, а по 6 и 8 спор и лишены стеригм (рис. 532). Совершенно лишены плодовых тел грибы из отряда *Exobasidiales*; это паразиты, у которых гимений развивается прямо на мицелии; примером их может служить *Exobasidium Vaccinii*, поражающий бруснику (рис. 533).

В заключение следует упомянуть, что есть не мало грибов, систематическое положение которых еще не установлено, так как неизвестен их полный цикл развития. Такие грибы называются *Fungi imperfecti*.



Рис. 533. *Exobasidium Vaccinii* на бруснике (*Vaccinium Vitis Idaea*). 1 и 2 — натур. вел., 3 — гимений, увелич. в 620 раз.

ГЛАВА LV.

Лишайники (Lichenes). Мхи (Bryophyta). Папоротникообразные (Pteridophyta).

Lichenes. Лишайники.

Лишайники не представляют самостоятельного отдела растений, так как в состав их тела входят грибы и водоросли, не вполне утратившие своей самостоятельности и своих нормальных морфологических черт. Микроскопическое исследование тела лишайника показывает, что основную ткань в нем составляют тесно переплетенные гифы гриба, среди которых вкраплены одиночные клетки или колонии клеток водоросли, называемые гонидиями (рис. 534).



Рис. 534. *Leptogium scotinum*. Поперечный разрез через таллом. Между гифами гриба заключены водоросли.

За немногими исключениями, грибная ткань лишайников принадлежит различным сумчатым грибам, а гонидии — одноклеточным зеленым (*Pleurococcus*, *Chroococcus*, *Trentepohlia*) или синезеленым водорослям (*Chroococcus*, *Nostoc*, *Rivularia*, *Sytonema*).

Гонидии или равномерно распределяются между гифами гриба (гомеомерные лишайники), или же образуют особый слой (гетеромерные лишайники), вследствие чего и все тело лишайника приобретает известную внутреннюю дифференцировку. На поперечном срезе тела гетеромерного лишайника наблюдаются:



Рис. 535. Поперечный разрез *Stictina fuliginosa* (увелич. в 500 раз); *e, e*—ризиды на нижней стороне, *b*—слой гонидий, *c*—сердцевинный слой, *a*—верхний коровой слой, *d*—нижний коровой слой.

1) верхний коровой слой гиф, плотно соединенных друг с другом; 2) гонидиальный слой; 3) сердцевинный слой из рыхло переплетенных гиф; 4) нижний коровой слой из плотно соединенных гиф; от этого слоя идут пучки гиф, играющие роль ризоидов (рис. 535).

Гифы гриба находятся и в гонидиальном слое и плотно прижимаются к гонидиям и нередко пускают отростки внутрь гонидий.

Бесполое размножение у лишайников может происходить, во-первых, при механическом обособлении частей слоевища, которые при благоприятных условиях разрастаются; во-вторых, путем образования соредий, очень мелких крупинок или клубочков, состоящих из одной или нескольких клеток водоросли, опутанных гифами гриба. Соредии образуются в гонидиальном слое и, после разрыва корового слоя, выходят наружу в виде мелкого белого порошка, легко разносимого ветром (рис. 536).

Кроме соредий, грибной компонент лишайника производит плодовые тела с сумками, характерные для сумчатых грибов вообще. Если гриб



Рис. 536. *A-C*—соредии *Usnea barbata* (бородатого лишая), *D* и *E*—прорастающие соредии того же лишайника, *a*—соредий *Xanthoria parietina*, *b*—его прорастание, *c*—молодой лишайник, развившийся из соредия. (По Schwendenerу).

принадлежит к дискомицетам, то плодоношения имеют вид апотециев, если к пиреномицетам, то плодовые тела строятся по типу перитециев. В плодовых телах развивается типичный гимениальный слой с сумками и парафизами. Аскоспоры очень разнообразны по форме и могут быть одноклетными или многоклетными (рис. 537 и 538).

У некоторых лишайниковых грибов перед образованием сумчатых плодовых тел происходит половой акт (например, у *Collema*).

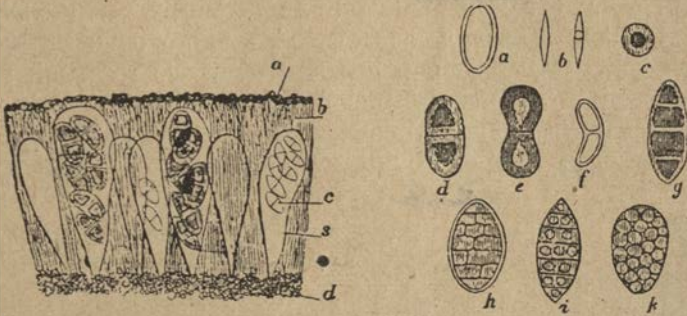


Рис. 537. Слева: часть гимения сумчатого лишайника, *d*—тонкий слой, на котором сидят сумки, *a*—наружный слой, *b*—парафизы, *s*—сумка, *c*—споры. Справа: аскоспоры различных сумчатых лишайников.

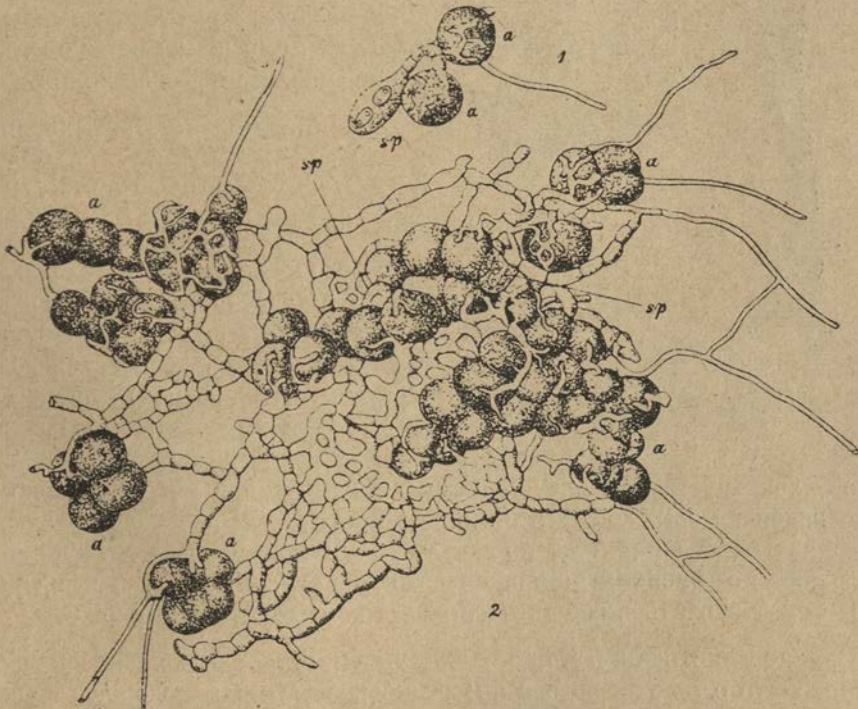


Рис. 538. *Xanthoria parietina*. 1—прорастающая аскоспора *sp* охватывает клетки, *a*—водоросли *Cystococcus*, 2—Начало образования таллома. Дальнейшее образование водорослей гифами гриба.

Что касается водорослей, то они размножаются в теле лишайника только простым вегетативным делением.

Внешняя форма тела лишайников довольно разнообразна. Различают: 1) *нитчатые лишайники*, у которых преобладающим эле-

ментом являются гонидии, при чем тело имеет вид студенистых нитей, вследствие ослизнения оболочек гонидий; примером может служить *Ephebe pubescens*. 2) Студенистые лишайники, имеющие форму комочков, например, *Collema*; вследствие сильного ослизнения оболочек *Nostoc*, входящего в состав лишайника в качестве гонидий, гифы гриба как бы погружены в студенистую массу этой водоросли. 3) Корковые лишайники в виде сухих корочек, плотно приросших к скалам или стволам деревьев, как, например, виды *Lecanora* и др. 4) Листоватые лишайники, например, виды *Sticta*, *Peltigera* и др. в виде пластинок, слабо прикрепленных к земле или коре дерева при помощи ризоидов, состоящих из пучков гиф. 5) Кустистые лишайники, тело которых имеет вид более или менее сильно разветвленных кустиков, которые прикрепляются к субстрату, т. е. к земле или коре дерева лишь небольшой своей частью.

Cladonia



Sticta

Usnea

Примерами кустистых лишайников могут служить виды *Usnea*, *Cladonia*, *Stereocaulon*, *Cetraria* и др. (рис. 539 и 540).

Водоросли и грибы, входящие в состав лишайников, сохраняют свои морфологические черты, но вместе с тем сохраняются и все морфологические черты самого лишайника, как составного организма. Различие в форме и построении тела лишайников обуславливается, главным образом, входящими в их состав грибами, число видов которых очень велико. Напротив, число видов водорослей, играющих роль гонидий, не превосходит 10; поэтому виды лишайников определяют по грибному компоненту, тогда как один и тот же вид водоросли может входить в состав очень многих видов лишайников.

Рис. 539. *Cladonia coccifera*, чалево увелич. (По Бушу).

Обыкновенно один и тот же вид лишайника заключает в качестве гонидий всего один вид водоросли; редко разные виды водорослей соединяются с одним и тем же видом гриба.

Лишайники долгое время считались самостоятельной группой растений; только во второй половине XIX в. *Де-Бари* (1866) и *Швенденер* (1869) высказали мысль о двойственной породе лишайников; *Фаминцину* и *Баранецкому* (1867) удалось выделить гонидий и культивировать их отдельно, при чем зеленые водоросли дают зооспоры, подобно свободно живущим одноклеточным водорослям.

Позднейшие исследования подтвердили данные *Фаминцина* и *Баранецкого*, и в настоящее время группа лишайников не имеет самостоятельного значения, как особый класс растений.

С физиологической точки зрения лишайники являются типичными фотосинтезирующими организмам, однако, прирост органического вещества у них весьма слаб и потому рост совершается крайне медленно.

Лишайники являются повидимому наиболее медленно растущими растениями.

Reinke (1873) и De-

Bary (1884) построили теорию о сожительстве гриба и водоросли в теле лишайника, по которой это сожительство приносит обоюдные выгоды (теория так называемого мутуалистического симбиоза), при чем гриб добывает из субстрата воду и минеральные вещества, а водоросль служит фотосинтезирующим аппаратом. Но уже медленность роста лишайников противоречит этой теории. Поэтому позднейшие исследователи высказывают мысль, что по существу между грибом и водорослью происходит борьба, которая ведет к установлению некоторого подвижного равновесия. Нужно заметить, что грибные компоненты лишайников, повидимому, не могут жить самостоятельно и питаться сапрофитно, хотя *А. Меллеру* удалось прорастить гонидии листового лишайника *Xanthoria parietina* на искусственной питательной среде и получить мицелии, которые в свою очередь дали конидии.

Напротив, водоросли, входящие в состав лишайников, как это доказано многими опытами и наблюдениями, могут расти самостоятельно.



Рис. 540. *Usnea barbata*. (По Буну).

Таким образом, весьма вероятно, что сожительство начинается с паразитизма гриба на водоросли, но последняя оказывает сильное сопротивление паразиту, и в результате устанавливается подвижное равновесие между сожителями организмами, при чем в отдельных случаях наблюдается преобладание либо гриба, либо водоросли.

С этой точки зрения весьма интересен базидиальный лишайник *Cora pavonina*, в состав которого входит базидиальный гриб из гименомицетов (*Telephora*). Этот гриб может жить и без водоросли. Но при сожитель-



Рис. 541. *Cora pavonia*. 1 — форма *Cora*. 2 — форма *Dictyonema*. Ест. велич. (По Wettstein'у.)

стве с водорослью получается лишайник, который имеет разную форму в зависимости от того, преобладает ли гриб или водоросль, а также от того, какая из водорослей находится в сожительстве.

Если гонидии принадлежат синезеленой дробянке *Chroococcus*, то получается лишайник в виде твердых, округлых пластинок с лопастями; гимениальный слой, состоящий из базидий, располагается на нижней стороне пластинок.

Если гонидии принадлежат синезеленой *Scytonema*, то, в случае преобладания гриба, получаются плодовые тела в виде рыхлых округлых пластинок с гимениальным слоем на нижней стороне; в случае же преобладания водоросли, лишайник принимает форму тонких белых нитей (рис. 541).

Водоросли, входящие в состав лишайников, без сомнения, испытывают известное угнетение со стороны гриба, и это выражается между прочим в том, что формы способные образовать зооспоры никогда не образуют их в теле лишайника.

Физиологически лишайники являются фотосинтезирующими организмами, весьма мало требовательными к субстрату, на котором они развиваются.

В этот отдел входят сравнительно мелкие многоклетчатые зеленые растения, тело которых построено из настоящих тканей и у высших форм ясно расчленено на стебель и листья. Клетки моноэнергидные и по своему гистологическому строению вполне сходные с клетками высших растений. Хлорофиллоносные клетки заключают дисковидные хлорофилльные зерна без приреноидов, характерные для всех высших растений; однако, у мха *Anthoceros* в хлорофилльных зернах еще имеются приреноиды, как у водорослей. Корней у мхов нет; они заменяются одноклеточными или многоклеточными ризоидами. Отсутствуют также и сосуды и ситовидные трубки, вследствие чего анатомическое строение мхов носит примитивный характер.

В цикле развития наблюдается правильное чередование бесполого и полового поколений. Бесполое поколение морфологически построено примитивно и сведено к спорогонию, состоящему из коробочки, стебелька и ножки. Эта примитивность строения стоит в связи с питанием бесполого поколения, которое вполне или в значительной степени живет на счет веществ, получаемых от полового поколения.

Половое поколение в своем развитии проходит три стадии. Это стадия гаплоидной споры, развивающейся в спорогонии и освобождающейся после созревания. На стадии споры мох может впадать в покоящееся состояние.

При благоприятных условиях спора прорастает и дает протонему в виде пластинки или разветвленной зеленой нити с дисковидными хлорофорами и косыми поперечными перегородками, по которым протонему мха легко можно отличить от нитчатой водоросли. Благодаря присутствию хлорофилла, протонема может самостоятельно питаться. У некоторых форм, например, у видов *Vixbaumia*, на протонеме развиваются половые органы в виде антеридиев и архегониев; обычно, однако, из протонемы развивается более сложно расчлененное тело в виде дихотомически ветвящейся зеленой пластинки или стебля с листьями, на котором и образуются половые органы (рис. 542).

Это усложнение протонемы можно рассматривать как приспособление к сухопутному образу жизни.

В архегонии образуется одно яйцо. Сперматозоиды спирально закручены и утолщены к одному концу, а на другом конце имеют два тонких жгута, при помощи которых они быстро двигаются в воде.

Антеридии имеют эллипсоидальную форму, однослойную оболочку и заключают множество клеток кубической формы, плотно соединенных друг с другом. В каждой такой клетке образуется по одному сперматозоиду.

При смачивании водой зрелого антеридия оболочка его лопается, и вся внутренняя ткань, состоящая из материнских клеток сперматозоидов, выталкивается наружу через отверстие на верхушке антеридия.

Затем оболочки материнских клеток сперматозоидов, раньше начавшие ослизняться, окончательно растворяются, и сперматозоиды освобождаются.

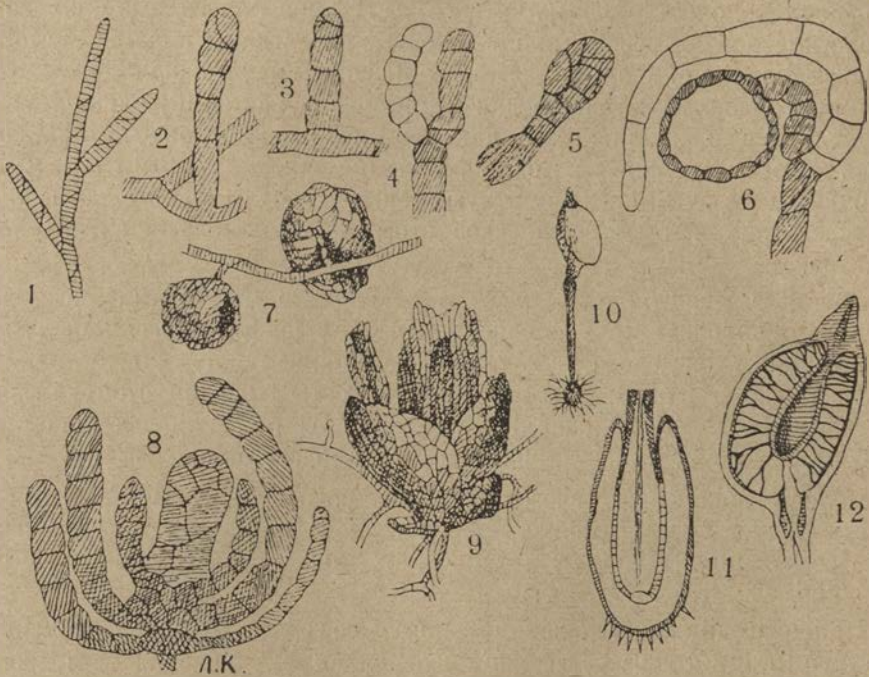


Рис. 542. *Vixbaumia arhylla*; 1 — бесплодная протонема, 2 — мужская ветка ее, 3—6 — дальнейшие стадии развития, 7—антеридии с покровами на протонеме, 8—продольный разрез через взрослое женское растение с одним архегонием, 9—тоже, внешний вид, 10—12—три молодые спорогонии. (1—9 срисованы из Goebel'я, 10—12—срисованы из Haberlandt'a).

Архегонии имеют вид бутылочек; вздутая часть, называемая брюшком, окружена оболочкой из одного или нескольких слоев клеток; суженная часть, шейка, всегда имеет однослойную оболочку. Внутри шейки имеется несколько канальцевых клеток, а внутри брюшка одна центральная клетка, которая потом делится на две: нижнюю яйцеклетку и верхнюю брюшиную канальцевую клетку, очень маленькую.

После ослизнения оболочек канальцевых клеток шейка открывается на верхушке, и из нее выступает слизь, содержащая у печеночных мхов белковые вещества, а у листовенных тростниковый сахар, которые и служат приманкой для сперматозоидов.

Сперматозоиды по каналу проникают до яйцеклетки и один из них сливается с ядром ее. Получившаяся зигота одевается оболочкой и затем повторным делением дает спорогоний (рис. 289 и 290).

Ножка спорогония остается погруженной в ткань мохового растения и служит для всасывания органической пищи и воды; даже при самом глубоком погружении она никогда не срастается с тканью полового по-

коления. Ножки переходят в стебелек (*seta*), состоящий из нескольких наружных слоев механических клеток и внутреннего тяжа из вытянутых тонкостенных клеток; последние служат проводящими элементами.

Стебелек оканчивается вздутой коробочкой, которая состоит из многослойной стенки, спорового мешка и центральной колонки.

Споровый мешок имеет свою собственную стенку и обыкновенно бывает подвешен на особых нитевидных выростах, идущих от внутренней стороны стенки коробочки. Внутри спорового мешка находится спорогенная ткань, называемая археспорием. Путем повторного деления, клетки археспория дают материнские клетки спор; из каждой такой клетки повторным делением образуются 4 споры (рис. 543).

Колонка состоит из бесплодной ткани и либо проходит через всю коробочку, либо не достигает верхушки последней (напр., у *Sphagnum* и *Andreaea*).

Коробочка несет на верхушке колпачек, который представляет собою разросшийся остаток стенки архегония и следовательно принадлежит половому поколению.

По созревании спор коробочки раскрываются створками, зубчиками или крышечкой. Споры шаровидные, эллипсоидальные или округлотетраэдрические с двумя оболочками: наружной (экзоспорией) и внутренней (эндоспорией).

У многих форм споры содержат хлорофилльные зерна.

Мхи делятся на два класса: *Hepaticae* — печеночные мхи или печеночники и *Musci frondosi* или *Musci* — листостебельные мхи.

1-й класс. *Hepaticae*. Печеночники.

Сюда относятся мхи с слабо развитой протономей, имеющей форму пластинки и дающей только одну особь. У низших форм гаметофит (половое поколение) не расчленен на стебель и листья, а представляет дихотомически ветвящееся пластинчатое тело; у высших форм имеются

стебель и листья, располагающиеся двумя или тремя рядами. При трехрядном листорасположении один ряд листьев (брюшные листья) отличается по форме от остальных двух рядов, вследствие чего тело приобре-

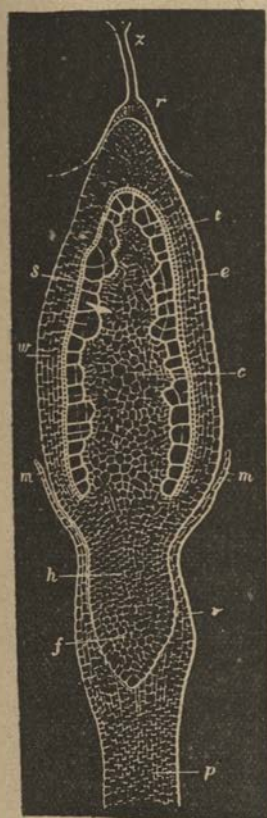


Рис. 543. *Andreaea Rothii*; продольный разрез незрелого спорогония, *p* — ложная ножка, *f* — настоящая ножка, *v* — влагалище, *h* — стебелек, *c* — колонка, *w* — стенка спорогония, *e* — ножка, *S* — споровый мешок, *t* — делящиеся клетки археспория, *г* — колпачек с шейкой архегония *Z.* (По Kühn'у).

тает дорзивентральность. Все листья построены из одного слоя клеток. Прилегая к стеблю, брюшные листья образуют вместилища, в которых удерживается вода.

Иногда и спинные листья на нижней стороне образуют полости, служащие резервуарами для воды.



Рис. 544. *Marchantia polymorpha*; 1—поперечный разрез через верхнюю часть тела с устьицем и ассимиляционной тканью, 2—тело с тремя молодыми мужскими зонтиками, одним взрослым и двумя выводковыми корзиночками. 3—продольный разрез мужского зонтика, 4—тело с молодыми и более старыми женскими зонтиками, 5—женский зонтик снизу, 6—архегоний с перивантием, заключающий молодой спорогоний, 7—зрелая и открытая коробочка, высевающая споры и пружинки, 8—три споры и одна пружинка. (По Кну).

Спорогоний у печеночников лишен хлорофилла и паразитирует на половом поколении. Коробочка открывается зубчиками или створками. В споровом мешке, кроме материнских клеток спор, развиваются еще особые пружинки, которые представляют собой пустые веретеновидные клетки со спиральными утолщениями стенки, очень гигроскопичные и служащие для разбрасывания спор.

Примером печеночников может служить маршанция (*Marchantia polymorpha*), часто встречающаяся во влажных тенистых лесах. Тело ее имеет вид темнозеленой, дихотомически ветвящейся на широкие лопасти пластинки. Анатомически пластинка состоит из однослойного верхнего и нижнего эпидермиса, бесцветной крупноклеточной паренхимы и хлорофиллоносных клеток, соединенных рядами в короткие нити.

Верхний эпидермис имеет устьица в виде круглых межклетников, окруженных специальными клетками, которые расположены в четыре этажа (рис. 544).

Нижний эпидермис дает одноклетные ризоиды и особые красноватые или зеленоватые чешуйки, которые считаются редуцированными листьями.

Маршанция может размножаться бесполом путем при посредстве маленьких бисеквитообразных зеленых выводковых почек, которые образуются по нескольку штук в особых корзиночках на верхней стороне слоевища.

Выводковые почки разносятся ветром и дождем, и каждая из них дает начало новому растению (рис. 545).

Антеридии и архегонии развиваются на особых выростах, похожих на зонтики или шляпные грибы.

На зонтиках с неглубокими вырезами формируются антеридии, располагающиеся на верхней поверхности зонтика. На зонтиках с глубокими вырезами и тонкими лопастями, на нижней стороне развиваются архегонии, которые окружены листовидными образованиями, составляющими перигоний. Между архегониями имеются бесплодные нити, парафизы.

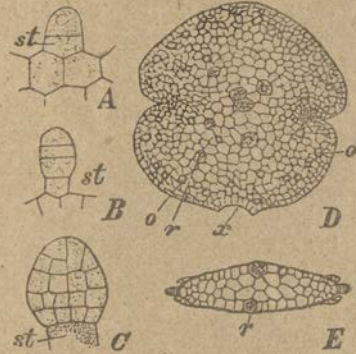


Рис. 545. *Marchantia polymorpha*; A—C (увел. 275) — последовательные стадии развития выводковой почки; *st*—клетка-ножка. D—вполне развитая почка при взгляде на ее поверхность, E—она же в поперечном разрезе, *x*—место ее отделения от ножки, *o*—маслянистые клетки, *r*—бесцветные клетки с зернистым содержимым, от которых впоследствии образуются ризоиды. D—E—увел. 65. (По Кви).

2-й класс. *Musci*. Листостебельные мхи.

Сюда относятся мхи, у которых тело гаметофита имеет ясное расчленение на стебель и листья. Протонема хорошо развита, у низших форм (*Sphagnum*) листовидная, у высших обыкновенно в виде разветвленной нити. Верхушка протонемы прямо образует побег с листьями и стеблем, или же побеги развиваются из коротких боковых веточек протонемы, называемых выводковыми почками. На нижнем конце стебля развиваются многоклеточные ризоиды, которые, выходя на поверхность субстрата, превращаются в протонему и дают новые особи. У торфяных мхов (виды *Sphagnum*) ризоиды отсутствуют. Подобно воздушным корням, ризоиды иногда развиваются на стеблях и листьях. В стебле намечена дифференцировка трех тканей: 1) наружной механической, состоящей из вытянутых толстостенных клеток; 2) основной паренхимы из тонкостенных клеток, служащих хранилищами продуктов ассимиляции (крахмала); 3) проводящего пучка, составленного из сильно вытянутых тонкостенных клеток, сохраняющих протопласт, но служащих для проведения соков по стеблю.

Листья бывают овальными, эллиптическими, линейными или шиловидными с ровными или зубчатыми краями. В листе обыкновенно бывает намечена жилка, состоящая из вытянутых клеток, расположенных в несколько слоев; пластинки листа часто однослойные из паренхимных клеток, окруженных по краям листа несколькими рядами вытянутых клеток.

У некоторых форм листья имеют многосложную пластинку (*Polytrichum*, *Leucobryum*, рис. 546).

Помимо выводковых почек на протонеме, бесполое размножение листовых мхов происходит также при помощи выводковых почек, образующихся в пазухах листьев (напр., у *Aulacomnium*, *Georgia*).

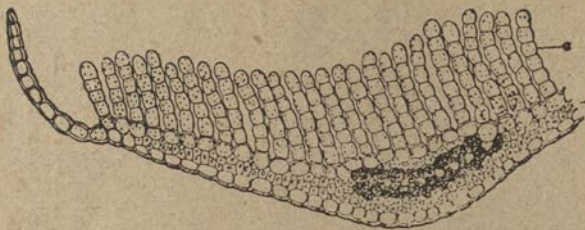


Рис. 546. Поперечный разрез листа *Polytrichum* (разрез изображен не весь, правой четверти нет); *s*—ткань расширенной жилки, *a*—ассимиляционная ткань. (По С. Müller'y).



Рис. 547. Двойной перистом *Fontinalis anti-pyretica*; *k*—верхушка коробочки, *ap*—внешний перистом, *ip*—внутренний перистом; увелич. в 50 раз. (По Schimper'y).

Антеридии и архегонии развиваются на верхушке стебля или совместно или отдельно на разных растениях.

Листья, окружающие половые органы, иногда имеют розовый или коричневый цвет и образуют нечто подобное розетке; это подало повод некоторым авторам говорить о цветах мхов.

Спорогоний листовых мхов обыкновенно бывает зеленого цвета и снабжен устьицами того же типа, как и у высших растений. Коробочка раскрывается крышечкой, которая сбрасывается при помощи особого гигроскопического колечка или венчика из гигроскопических зубцов, число которых различно, но всегда кратное двух (4, 8, 16, 32, 64); этот венчик называется перистомом. Он может быть простым или двойным; форма зубцов сильно варьирует (рис. 547 и 548).

Примером листовых мхов могут служить многочисленные виды торфяных мхов из рода *Sphagnum*, лишенные ризоидов и выводковых почек, с шаровидной коробочкой без перистома и колшачка (рис. 549).

Бесполое размножение происходит при посредстве отделяющихся веточек, которые превращаются в самостоятельные особи. Торфяные мхи имеют бледнозеленый цвет и необычайно гигроскопичны, что объясняется их анатомическим строением. Листья без жилок и состоят из одного слоя клеток: маленьких, хлорофиллоносных, и крупных, рано теряю-

щих содержимое и снабженных спиральным утолщением стенок и крупными круглыми отверстиями. Эти пустые клетки, слоем покрывающие также стебли, легко наполняются водой и удерживают ее, вследствие чего торфяные мхи заболачивают место, на котором они поселяются.

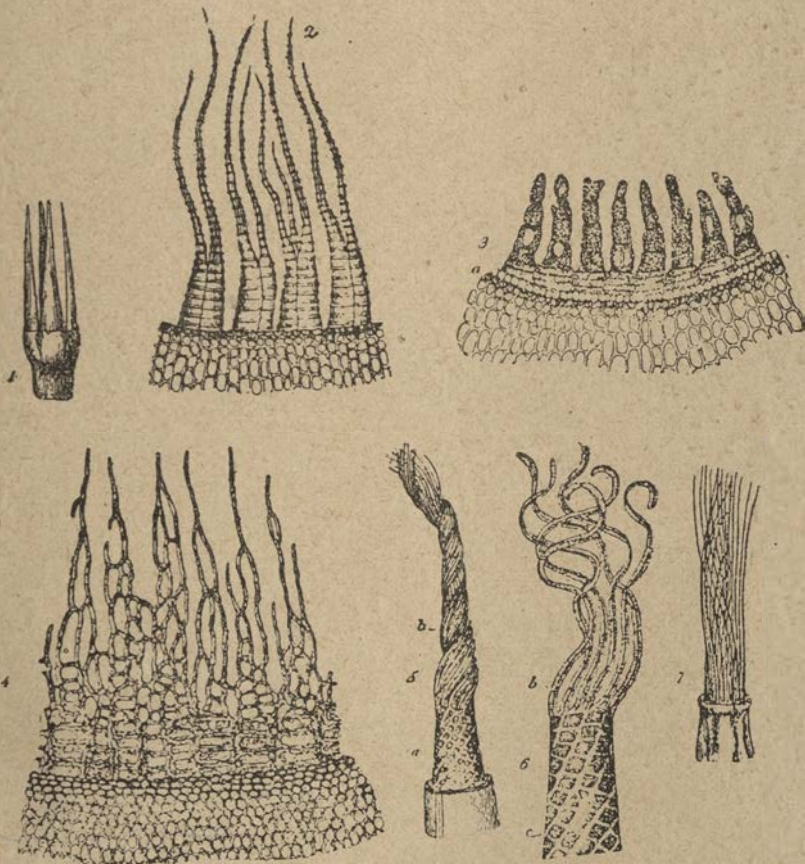


Рис. 548. 1—перистом *Georgia pellucida*. 2—часть перистома *Fissidens adiantoides*. 3—часть перистома *Tortula atrovirens* var. *edentata*, видно кольцо *aa*. 4—часть перистома *Cinclidotus riparius*. 5—перистом *Tortula ruralis*; видна основная перепонка *a*. 6—перистом *Tortula canescens*; видна основная перепонка *c*. 7—перистом *Rasomitrium canescens*. (По Еленкину).

Верхушки стеблей растут неопределенно долго ввышину, тогда как нижние части отмирают и образуют полуразложившуюся растительную массу в виде торфа.

В образовании торфа принимают участие также кукушкин лен (*Polytrichum commune*), виды *Hurmit*, *Hylacomium* и др. (рис. 550). У кукушкина льна листья построены весьма оригинально: по краям лист состоит из одного слоя клеток, а в средней части ткань многослойная, снизу компактная, а сверху рыхлая; компактная ткань представляет расширенную жилку листа, а рыхлая состоит из одного слоя хлорофилло-

носных клеток. Вследствие такого строения, на поперечном разрезе средняя часть листа представляется в виде тесно стоящих столбиков, построенных из округлых мелких клеток (рис. 546).

Лиственные мхи являются типичными фотосинтетиками и обычно обитают влажные места; некоторые формы живут под водой (напр., *Funaria*).



Рис. 549. *Sphagnum acutifolium*. (По Вушу).

Бесполое поколение дает споры, развивающиеся в спорангиях, которые имеют стенку и особую прилегающую к стенке с внутренней стороны ткань, называемую выстилающим слоем. Центральная часть спорангия занята археспорием, клетки которого повторным делением дают материнские клетки спор. Последние делятся взаимно перпендикулярными перегородками каждая на четыре споры. У

Бесполое поколение обнаруживает ясную дифференцировку тела на стебель, лист и корень. Значительно усложняется по сравнению с мхами и внутреннее анатомическое строение: помимо эпидермиса и основной ткани, у папоротникообразных мы находим также настоящие сосудисто-волокнистые пучки, состоящие из ксилемы и флоэмы. На ряду с трахеидами появляются в ксилеме и настоящие сосуды (напр., у *Pteridium aquilinum*).

Половое поколение, развивающееся при прорастании спор, имеет вид слабо расчлененного пластинчатого или клубневидного тела, называемого заростком или проталлием. На заростках развиваются антеридии и архегонии, несколько более упрощенного строения, чем у мхов. Сперматозоиды с многими или только двумя жгутами.

Отдел IX. *Pteridophyta*. Папоротникообразные.

Сюда относятся травянистые и деревянистые крупные растения с правильным чередованием полового и бесполого поколений, при чем последнее, в противоположность мхам, имеет сложное расчлененное тело и играет главную роль в питании индивидуума.

Половое поколение, развивающееся при прорастании спор, имеет вид слабо расчлененного пластинчатого или клубневидного тела, называемого заростком или проталлием.

На заростках развиваются антеридии и архегонии, несколько более упрощенного строения, чем у мхов. Сперматозоиды с многими или только двумя жгутами.

Бесполое поколение обнаруживает ясную дифференцировку тела на стебель, лист и корень. Значительно усложняется по сравнению с мхами и внутреннее анатомическое строение: помимо эпидермиса и основной ткани, у папоротникообразных мы находим также настоящие сосудисто-волокнистые пучки, состоящие из ксилемы и флоэмы. На ряду с трахеидами появляются в ксилеме и настоящие сосуды (напр., у *Pteridium aquilinum*).

некоторых форм сначала делится ядро клетки на четыре ядра, а затем между ядрами возникают перегородки, и получаются четыре шаровидно-тетраэдрических споры.

Спора, как и у мхов, имеет две оболочки: наружную, экзоспорию, толстую с разными наружными утолщениями в виде бугорков, конусов, игол и т. п., и тонкую внутреннюю, эндоспорию.

Как и у мхов споры одноклеточные: в них имеются хлоропласты или лейкопласты: последние во время прорастания зеленеют.

У одних форм все споры одинаковы по величине и от них развиваются обоеполые заростки; такие формы называются равноспоровыми. У других в одних спорангиях развивается одна или четыре крупных макроспоры, а в других большое число мелких микроспор. Макроспоры дают заростки только с архегониями, а микроспоры дают мужские заростки только с антеридиями. Эти формы называются разноспоровыми.

Макро- и микроспорангии сначала развиваются одинаково; но после деления материнских клеток спор на четверки (тетрады) в микроспорангиях развиваются все споры, а в макроспорангиях три споры из четверки погибают, и развивается всего одна.

У некоторых форм (у хвощей) споры одинаковые, но заростки однополые.

Отдел папоротникообразных включает довольно разнообразные по внешнему и внутреннему строению растения, которые распределяются на несколько классов: *Filicinae*, *Equisetinac*, *Isoëtinae* и *Lycopodiinae*.

1-й класс. *Filicinae*. Настоящие папоротники.

Гаметофит при прорастании споры сначала имеет вид нити (предросток), которая затем превращается в зеленый заросток пластинчатой, часто сердцевидной, формы, до 1 сантиметра в диаметре состоящий из одного слоя паренхиматических клеток; только около выемки имеется несколько слоев клеток. Антеридии и архегонии развиваются на нижней стороне заростка, архегонии около выемки, а антеридии ближе к заднему утонченному концу.



Рис. 550. *Hylocomium splendens*. (По Бушу).

У тропических форм заростки имеют иногда нитевидную форму или форму лопастной пластинки (рис. 551).

Сперматозоиды спирально закручены и несут несколько жгутов.

У некоторых форм (напр., у *Pteris cretica*) наблюдается апогамия, т. е. утрата полового процесса, при чем бесполое поколение развивается прямо из ткани заростка. Из зиготы развивается зародыш, расчлененный на стеблевую почку, семядоли, первичный корешок и сосательную ножку; последняя служит для высасывания органической пищи из заростка.

При дальнейшем развитии ножка, семядоля и первичный корешок сбрасываются; последний заменяется придаточными корнями.

У травянистых форм стебель слабо развит и часто представлен корневищем; у древовидных папоротников имеется ствол, неветвящийся и напоминающий стволы пальм. На стволе остаются следы отпавших старых листьев, характерные по рисунку для разных форм. Некоторые формы имеют на стволах особый покров из воздушных корней, служащих для поглощения влаги. Ветвление стеблей у папоротников вообще очень слабое, при чем образующиеся стеблевые почки располагаются не в пазухах листьев, как у высших растений, вследствие чего и ветки развиваются без особого порядка.

Листья очередные, растут верхушкой и в молодом состоянии закручены улиткообразно, часто перистосложные (двояко- и тройкоперистые), с хорошо развитой хлорофиллоносной тканью и устьицами в эпидермисе.

Жилкование разнообразно и характерно для отдельных форм. Прилистники имеются только в группе *Marattiaceae*. На стеблях и листьях многих папоротников встречаются особые бурые или желтоватые волоски, весьма характерные для этих растений.

На обыкновенных или особых спороносных листьях (рис. 553) с недоразвитой хлорофиллоносной тканью образуются спорангии: иногда есть различие между спороносной и вегетативной частями одного и того же листа (напр., у *Botrychium*, рис. 552).

Спорангии развиваются на нижней спинной части листа, располагаясь кучками (сорусы, *Sori*) по жилкам листа или его краям. Форма сорусов постоянна для отдельных родов; у многих родов сорусы покрыты особым выростом листа, называемым покрывальцем (*indusium*). Сорусы обыкновенно сидят на небольших возвышениях (*receptaculum*, рис. 295).

В сорусах между спорангиями имеются волоски (парафизы).

Спорангий имеет вид округлой коробочки, раскрывающейся трещиной и у некоторых форм сидящей на ножке.

Иногда спорангий развивается из одной клетки кожицы листа и имеет стенку из одного слоя клеток (группа *Leptosporangiatae*); в других случаях в образовании спорангия принимает участие группа клеток кожицы, и стенка оказывается многослойной (*Eusporangiatae*).

Бесполое размножение происходит при посредстве придаточных почек, появляющихся на листьях; иногда эти почки имеют вид луковичек (напр., у *Cystopteris bulbifera*, рис. 554).

Типичным представителем травянистых папоротников может служить наш папоротник орляк (*Pteridium aquilinum*) с толстым ползучим корневищем и крупными до $1\frac{1}{2}$ метра в длину листьями; пластинка листа тройко-перистая, сорусы расположены у самого края листовых долек в виде узкой полоски.

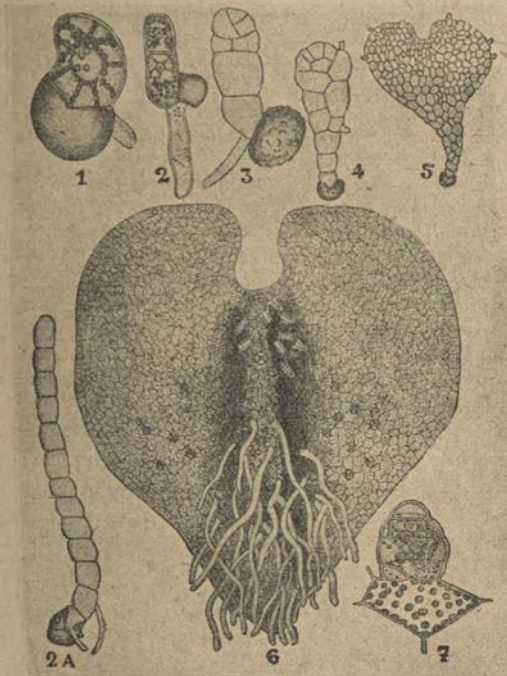


Рис. 551. 1—2—молодые заростки *Dicksonia antarctica* (по Luerssen'у). 2A—*Acrostichum peltatum*, нитевидный заросток, возникший из споры, проросшей внутри спорангия (по Goebel'ю). 3—начало развития заростка у *Humenolepis spicata*, образование верхушечной клетки (по Goebel'ю). 4—5—более развитые заростки *Dryopteris Filix mas* (по Luerssen'у). 6—заросток папоротника снизу (по Luerssen'у). 7—антеридий *Asplenium alatum* (по Kny).



Рис. 552. *Botrychium Lunaria*. (По Бушу).

У встречающегося часто в северных широтах небольшого травянистого папоротника *Botrychium Lunaria* лист делится на две части, различные по внешнему облику: спороносную желтого цвета и вегетативную зеленую. Заросток подземный, клубневидный.

Особую группу среди обыкновенных сухопутных форм составляют водные папоротники, принадлежащие к семействам *Marsileaceae* и *Salviniaceae* и являющиеся представителями разноспоровых папоротников.

Представителем первого семейства может служить *Marsilea quadrifolia*, болотное растение с горизонтальным ползучим корневищем и оче-

редными, расположенными в два ряда листьями на спинной стороне и двумя рядами корней на брюшной (рис. 555). Сорусы развиваются на особых листьях в форме боба со спорангиями внутри; это так называемые спорокарпии.

Полость спорокарпии заполнена мягкой тканью, окружающей и способной сильно разбухать от воды. В каждом сорусе имеются как микро-, так и макро-

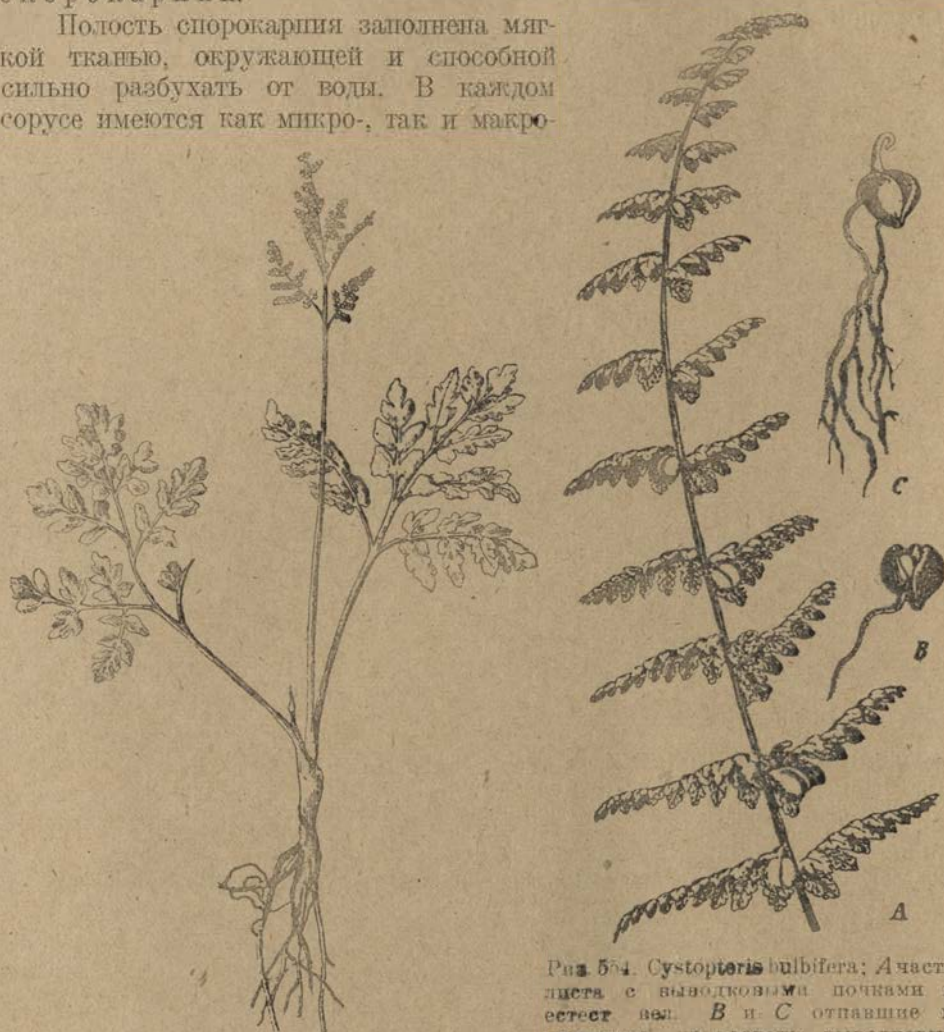


Рис. 553. *Botrychium Matricariae*. (По Вуну.)

Рис. 554. *Cystopteris bulbifera*; А часть листа с выводковыми почками в естествен. вид. В и С отпавшие и начавшие проращать выводковые почки, несколько увеличенные.

спорангии; в микроспорангии развиваются 64 микроспоры, а в макроспорангии одна макроспора.

После созревания спор твердая оболочка спорокарпии лопается продольной трещиной и внутренняя паренхима вместе с сорусами выходит наружу в виде студенистого тяжа (рис. 556).

Мужской заросток состоит всего из 6 бесплодных клеток и 2 антеридиев, дающих по 16 сперматозоидов; заросток не покидает микроспоры.

Женский заросток также не покидает макроспоры, но он больше мужского: после разрыва оболочки макроспоры он выдается наружу и зеленеет. На заростке развивается всего один архегоний.

Представителем сем. *Salvinaceae* может служить *Salvinia natans*, свободноплавающее растение с горизонтальным стеблем и мутовчатыми листьями. Каждая мутовка состоит из трех листьев: двух плавающих зеленых, овальной формы, и одного погруженного, расчлененного на нитевидные доли и очень похожего на корни. Эти корнеобразные листья и выполняют функции корней, которых у *Salvinia* нет.



Рис. 555. *Marsilea quadrifolia*. (Ориг. с энс. гербария Акад. Наук).



Рис. 556. *Marsilea salvatrix*; А — прорастающий спорокарпий; *st* — ножка. В — проросший спорокарпий, *g* — тяг, *sr* — сорусы. *sf* — оболочка спорокарпия. Ест. вел. (По Hanstein'у).

Вследствие чередования мутовок получается 4 ряда плавающих и 2 ряда погруженных листьев.

У *Salvinia* имеются спорокарпии, собранные группами при основании погруженных листьев; они шаровидной формы с двуслойной стенкой, и заключают по одному сорусу либо с одними микроспорангиями, либо с одними макроспорангиями (рис. 296).

Спороангии сидят на ножках, длинных у микро- и коротких у макроспороангиев.

Мужские заростки еще более редуцированы, чем у *Marsilea*; калдый заросток состоит из 4 бесплодных клеток и двух антеридиев, дающих только по 4 сперматозоида (рис. 297).

Женский заросток состоит из многих клеток и по разрывании оболочки макроспоры выставляется наружу в виде зеленого веера, но не покидает макроспоры. На заростке развивается 3 архегония; если оплодотворения не произойдет, то заросток разрастается и образует еще несколько архегониев (рис. 298).

Зигота при развитии дает зародыш с семядолей стреловидной формы, резко отличающейся от листьев взрослого растения. После семядоли развивается несколько округлых очередных листьев и затем уже мутовки плавающих и погруженных листьев.



Рис. 557. Заросль древовидных папоротников близ Мельбурна в Австралии. (Ориг.)

2-ой класс. *Equisetinae*. Хвощи.

К этому классу принадлежит из ныне существующих растений всего один род *Equisetum* с одинаковыми спорами, из которых, однако, развиваются однополые заростки. Заростки зеленого цвета и разной формы, женские обычно крупнее мужских и достигают $\frac{1}{2}$ дюйма в поперечнике (рис. 300).

Сперматозоиды спирально закручены и имеют много ресничек; они крупнее сперматозоидов папоротников и не так сильно закручены.

Бесполое поколение представлено травянистыми многолетними растениями с подземным ветвистым ползучим корневищем, которое дает корни и однолетние надземные побеги. Стебель полый, бороздчатый, легко разделяющийся на отдельные членики в узлах, несущих мутовчатые листья. Число листьев в мутовке одинаково с числом бороздок на сте-

бле, при чем листья двух рядом расположенных мутовок чередуются. Пластинки листьев очень слабо развиты и имеют вид зубчиков; основания их срастаются в общее влагалище, обхватывающее стебель (рис. 304).

Кроме центральной полости, в ткани стебля имеются еще мелкие полости, расположенные против бороздок и ребер.

В стебле имеются коллатеральные сосудисто-волокнистые пучки и пучки механической склеренхимы, обильно пропитанной кремнеземом; много кремнезема отлагается также в кожице, вследствие чего хвощи отличаются жесткостью.

Стебли хвощей ветвятся, при чем ветви чередуются с листьями и проходят сквозь основание влагалищ.

Спороносные листья располагаются колосками на верхушке стебля и имеют форму шестиугольных пластинок на ножках. На нижней стороне пластинки развиваются мешковидные спорангии, открывающиеся продольной трещиной на внутренней, обращенной к ножке споролистика, стороне.

У основания колоска споролистиков находится кольцо из недоразвитых листьев, которое можно рассматривать как зачаточный околоцветник.

Споры имеют три оболочки: бесцветный эписпорий, светло-голубой экзоспорий и желтоватый эндоспорий. Эписпорий распадается на 4 ленты, прикрепленные к споре в одной точке; эти ленты, расширенные на концах, называются пружинками. Они очень гигроскопичны и во влажном состоянии закручиваются вокруг споры спирально, а при высыхании оттопыриваются. Благодаря этим движениям пружинки близлежащих спор сцепляются в комок; комки сцепившихся спор переносятся ветром на большое расстояние. Попав в благоприятные условия, споры прорастают и, благодаря соединению многих спор в один комок, разнополюые заростки оказываются по соседству друг с другом, чем и облегчается половое размножение.

Представителем хвощей может служить обыкновенный полевой хвощ, *Equisetum arvense*, у которого бесплодные побеги ветвисты, а спороносные без ветвей.



Рис. 558. *Calamites Schulzii*.
Общий вид.

Наши хвощи сравнительно некрупные травянистые растения; тропический же *Equisetum giganteum* с лазающими стеблями достигает 10 метр. в высоту при толщине стебля до 24 сант.

Подобных размеров достигали вымершие каламари или каламиты, жившие в каменноугольную эпоху; эти растения имели макро- и микроспоры и, следовательно, составляли группу разноспоровых хвощевых (рис. 558, 559 и 560).

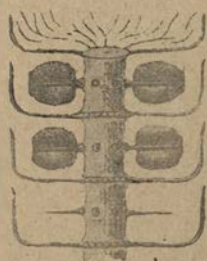


Рис. 559. Часть спороносного колоска каламиты.



Рис. 560. Поперечный разрез через спорангии *Calamites Binneyana*; М—макроспorangии, m—микроспорангии.

3-й класс. *Isoëtinae*.

Подобно хвощевым, этот класс также представлен одним родом *Isoëtes* (полушник), заключающим водные растения, растущие на дне озер (рис. 305, 306 и 307).

Споры двоякого рода: мужские микроспоры и женские макроспоры.

Мужской заросток состоит из трех бесплодных клеток и одного антеридия, дающего всего 4 сперматозоида. Сперматозоиды спирально закручены и снабжены многими ресничками.

Женский заросток состоит из многих (30—50) клеток; он не содержит хлорофилла и образует один архегоний, сообщающийся с внешним миром через трещины в оболочке макроспоры, между тем, как ткань заростка выполняет полость макроспоры. Если не произойдет оплодотворения, заросток образует новые архегонии, число которых иногда доходит до 30 (напр., у *Isoëtes lacustris*).

Зигота дает зародыш, расчлененный на стеблевую почку, семядолю, первичный корешок и сосательную ножку.

Бесполое поколение имеет вид многолетнего травянистого растения с клубневидным стеблем, который способен к вторичному утолщению, и эта способность является исключительной среди современных папоротникообразных.

На стебле находятся борозды, из которых выходит дихотомически ветвящиеся корни. На верхушке стебля помещаются яркозеленые, узкие листья, собранные густой розеткой. Спорообразование происходит осенью.

Микроспорангии развиваются на наружных листьях; следующий круг листьев дает макроспорангии, а внутренние листья остаются бесплодными.

Плодущие листья состоят из расширенного влагалища и узкой пластинки; спорангии развиваются на внутренней стороне влагалища в особом углублении, отчасти прикрытом покрывальцем.

Над углублением находится особый придаток листа, называемый язычком; бесплодные листья также имеют язычки. Каждый спорангий делится перегородками из бесплодной ткани на отделения.

4-й класс. *Lycopodiinae*. Плауновья.

Относящиеся к этому классу растения обладают овальными или булавовидными сперматозоидами с двумя ресничками. Среди них есть формы с одинаковыми и двойными спорами.

Представителем равноспоровых может служить род *Lycopodium* из сем. *Lycopodiaceae*.

Половое поколение представлено заростком надземным зеленым или подземным клубневидным, образующим антеридии и архегонии. Рост и развитие заростков совершаются очень медленно; так, напр., у *Lycopodium clavatum* заростки достигают полного развития в 12 лет.

Бесполое поколение в виде многолетних травянистых растений с прямостоячим или лежащим и дихотомически ветвящимся стеблем, спиральными или супротивными мелкими и дихотомически ветвящимися корнями.

Спорангии имеют почковидную форму и раскрываются трещиной по выпуклому краю или щелью при основании (напр., у *Lycopodium inundatum*). Они образуются по одиночке на спорофиллах на морфологически верхней (брюшной) стороне.

У некоторых форм (напр., у *L. Selago*) спорофиллы не отличаются по форме от обыкновенных листьев; у других спорофиллы отличны по форме и собраны в колоски.

В наших лесах распространены *L. clavatum* и *L. complanatum* (рис. 308).

Разноспоровые плауновья, помимо разной величины спор, отличаются также очень слабым развитием заростков, которые не покидают споры. Листья бесполого поколения снабжены язычком.

Представителем ныне живущих разноспоровых плауновых может служить род *Selaginella*.

Микроспоры *Selaginella* очень малы по сравнению с макроспорой (напр., у *S. selaginodes* диаметр микроспоры в 17 раз меньше диаметра макроспоры); мужской заросток состоит всего из 4 бесплодных клеток и одного антеридия, дающего довольно много сперматозоидов. Заросток развивается внутри микроспоры; после образования материнских клеток сперматозоидов бесплодные клетки растворяются; затем оболочка споры разрывается, и готовые сперматозоиды выходят наружу.

Женский заросток многоклеточный, бесцветный, дает много архегониев. Развивающиеся из зигот зародыши питаются на счет ткани заростка (рис. 310, 311, 312).

Бесполое поколение представлено травянистыми растениями с дорзивентральным, дихотомически ветвящимся стеблем и мелкими супротивными или спиральными листьями с язычком у основания.

Спорангии помещаются в пазухах спорофиллов, отличающихся от обыкновенных листьев и собранных в колосья на верхушке побега. Макро- и микроспорангии образуются в одном и том же колосе.

Макроспорангий дает 4 макроспоры, образующиеся из одной материнской клетки; остальные материнские клетки спор не делясь погибают. В микроспорангиях развивается большое число микроспор.



Рис. 561. *Lepidodendron*. 1 — реставрированное дерево со спороносными колосьями — *sp*, сильно уменьшено. 2 — часть поверхности стебля с листовыми подушками, естеств. величина.

Разноспоровые плауновья в прежние геологические эпохи (девонскую и каменноугольную) были представлены довольно крупными (до 11 метр. в высоту и до 1 м. в диаметре) древовидными лепидодендронами (*Lepidodendraceae*) и сигилляриями (*Sigillariaceae*) с дихотомически ветвящимися стволами и камбиальным слоем, деятельностью которого обеспечивалось вторичное утолщение стебля.

У лепидодендронов листья располагались спирально и по опадении оставляли на стволах ромбические следы. Спорофиллы были собраны колосьями, похожими на шишки хвойных; мужские спорангии достигали до 2 сант. длины (рис. 561 и 562).

У сигиллярий листья были расположены продольными рядами и по опадении оставляли следы, похожие на печати; спорофиллы были собраны колосьями, сидевшими на ножках.

Ископаемые остатки пней и корневищ лепидодендронов и сигиллярий называются стигмариями.

ГЛАВА LVI.

Голосемянные (*Gymnospermae*). Покрытосемянные (*Angiospermae*).

Класс однодольных (*Monocotyledones*).

Отдел X. *Gymnospermae*. Голосемянные.

Растения этого отдела по циклу своего развития, характеризующемуся сменой полового и бесполого поколения, вполне сходны с папоротнико-

образными; существенным отличием их является, однако, образование семени, которое развивается из макроспорангия, называемого семяпочкой. Семяпочка имеет покров, подобный покрывальцу (*indusium*) папоротникообразных; этот покров не вполне замкнут; в нем имеется отверстие, называемое семявходом (м и к р о п и л е).

Отдел обнимает весьма разнообразные по своему строению растения, которые распадаются на классы: 1) *Cycadofilices* или *Pteridospermae*; 2) *Cycadinae*; 3) *Benettitinae*; 4) *Cordaitinae*; 5) *Ginkgoinae*; 6) *Coniferae*; 7) *Gnetinae*.

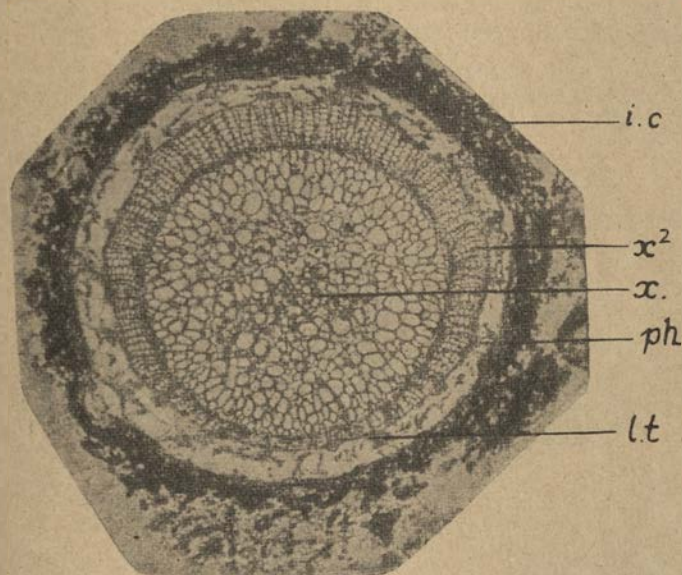


Рис. 562. Поперечный разрез через стебель *Lepidodendron selaginoides*; *x* — первичная древесина, *x*² — вторичная древесина, *ph* — флоэма. Увелич. в 17 раз.

1-й класс. *Cycadofilices* или *Pteridospermae*. Семянные папоротники.

К этому классу принадлежат вымершие растения, о строении которых можно судить только по ископаемым остаткам. Вегетативные части этих растений обнаруживают значительное сходство со стеблями и листьями папоротников, вследствие чего и ископаемые остатки их почти до самого последнего времени фитопаалеонтологи относили к папоротникам.

Представителем семенных папоротников может служить *Lyginodendron Oldhamium*. Это было довольно крупное растение, сходное по внешнему виду с древовидными папоротниками; оно имело большие двоякоперистые дихотомически ветвящиеся листья и длинные тонкие стебли до 4 сант. в диаметре.

Анатомически стебель состоял из широкой сердцевины, окруженной древесиной и корой, между которыми помещалось камбиальное кольцо. Вторичная древесина и луб состояли из радиально расположенных эле-

ментов; до образования камбиального слоя в стебле имелось 5—9 первичных сосудисто-волокнистых пучков коллатерального типа, переходящих в листья.

Таким образом, по анатомическому строению стебли семянных папоротников вполне сходны со стеблями высших семянных растений.

На стебле развивались придаточные корни.

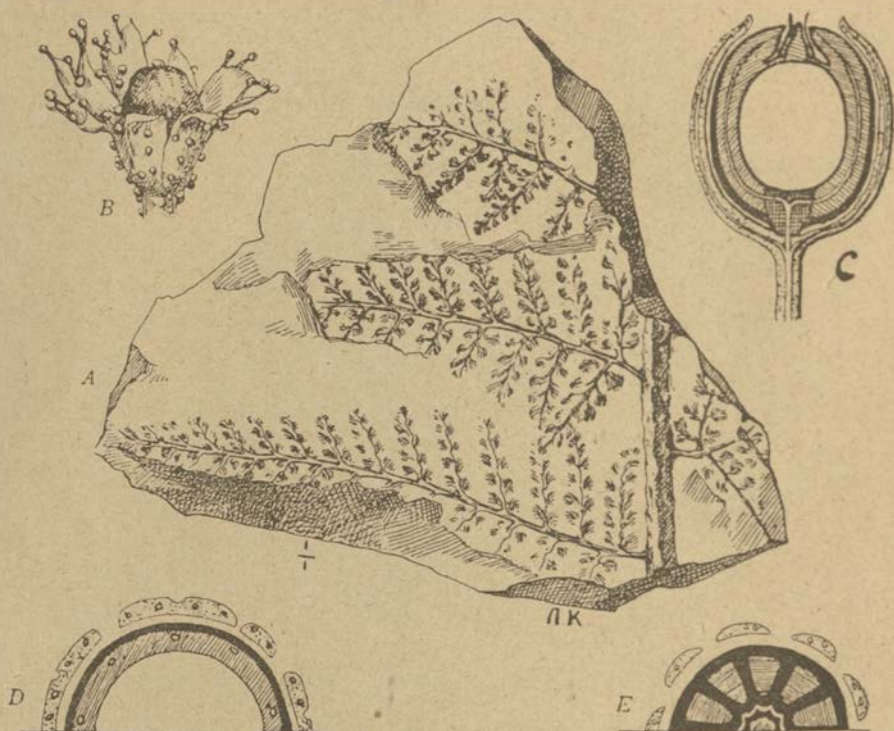


Рис. 563. *Lyginodendron Oldhamium*; А — отпечаток листа, В — семяпочка, С — продольный разрез ее, D — поперечный разрез через средину семяпочки, E — через верхушку ее, В — реставрация, срисовано из Scott, С—Е—схемы, срисованы из Oliver. (По Бушу).

Микроспорангии были двугнездными и развивались на особых перистораздельных микроспорофиллах. Макроспорангий или семяпочка эллиптической формы с одним покровом, который в своей верхней части возвышался над семяпочкой в виде колокола и здесь был разделен на 9 камер, повидимому происшедших от сращения 9 выростов покрова. На верхушке покрова имелось микропиле.

Под покровом находилось ядро семяпочки с особой камерой на верхушке для принятия пыльцы (микроспор); камера довольно сложно устроена, так как внутри ее возвышается конусообразная колонка ткани, занимающая большую часть полости камеры и представляющая собою вырост ядра семяпочки.

Семя было до $\frac{1}{4}$ дюйма длины и помещалось в особой обертке, сходной с плюской лесного ореха.

В пыльцевой камере ископаемых остатков встречаются и микроспоры, т. е. зерна пыльцы, откуда следует заключить, что уже у семянных папоротников выработалось опыление, т. е. перенесение микроспор к макроспорам (рис. 563).

Отдел семянных папоротников включает весьма разнообразные как по внешнему, так и по внутреннему строению растения. Так, напр., наряду с моностелическими стеблями, подобными стеблям *Lyginodendron*, у семянных папоротников встречаются полистелические стебли с несколькими обособленными системами сосудисто-волокнистых пучков, из которых каждая обладала своим камбием (напр., *Medullosa*).

2-й класс. *Cycadinae*. Саговники.

Ныне живущие саговники представляют собой довольно крупные деревянистые растения с толстым неветвистым стволом, покрытым снаружи остатками опавших листьев и оканчивающимся на верхушке венцом очень крупных зеленых перистых листьев. Посредине венца листьев возвышается верхушечная почка стебля, покрытая чешуевидными листьями. Развитие почечных чешуй чередуется с развитием зеленых листьев, новые розетки которых появляются раз в год или в два года. У основания стебель переходит в стержневой корень.

Анатомически стебель саговников построен по типу ствола двудольных пород; в нем имеется сильно развитая сердцевина, камбиональный слой, отлагающий вторичную древесину и флоэму, кора с перидермой. Благодаря вторичному утолщению, стволы саговников могут достигать до 1 метра в диаметре (напр., у *Cycas revoluta*) при значительной высоте (до 20 метр. у *C. media*).

Микроспорофиллы имеют вид небольших чешуевидных листьев или щитков (как у хвощей), собранных в шишки и несущих сорусы микроспорангиев на нижней (морфологически спинной) стороне.

У остальных саговников макроспорофиллы собраны в шишки, сходные с шишками микроспорофиллов; каждый макроспорофилл образует обыкновенно две семяпочки, расположенных по краю расширенной части. Семяпочки очень крупны; у *Cycas* они достигают величины сливы.

Половое поколение у *Cycas* сильно редуцировано. Микроспора прорастает уже внутри микроспорангия; содержимое ее делится на 3 клетки, из которых верхняя и нижняя являются вегетативными клетками мужского заростка; из них одна вырастает впоследствии в гаусторий, внедряющийся в ткань ядра семяпочки и высасывающий пищу. Третья антеридиальная клетка делится на две клетки, из которых одна дает два сперматозоида овальной формы с многочисленными ресничками.

Сперматозоиды *Sucas* были открыты японским ботаником Икено в 1896 г., а у *Zamia Уэббером* в 1897 г.

Впоследствии сперматозоиды были найдены и у других представителей ныне живущих саговников.

Макроспорангий или семяпочка имеет покров с семяходом, ведущим в особое углубление, называемое пыльцевой камерой. В семяпочке имеется одна макроспора, называемая зародышным мешком. Она разрастается и вытесняет ткань ядра семяпочки.

При прорастании макроспоры ядро ее делится повторно на большое число ядер, между которыми образуются оболочки и таким образом возникает ткань женского заростка, называемого первичным эндоспермом или первичным белком.

Когда произойдет опыление, т. е. перенесение ветром микроспор (пыльцы) в пыльцевую камеру, на заростке развиваются архегонии в числе от 2 до 8, чаще всего 3. Архегонии очень упрощенного строения; в них можно различить две клетки шейки, одну канальцевую клетку и яйцеклетку.

Развитие архегониев совершается медленно, 2—3 месяца; вследствие разроска над архегониями образуется архегониальная камера, углубление, которое наполняется жидкостью.

Тем временем микроспоры прорастают и пускают свои гаустории в ядро семяпочки; по созревании сперматозоидов оболочки клеток мужских заростков ослизняются, и сперматозоиды попадают в архегониальную камеру, где и плавают. Затем один из сперматозоидов сливается с яйцом и из полученной таким образом зиготы развивается зародыш с двумя семядолями, которые часто срастаются в одну (рис. 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320 и 321).

В семяпочке сначала образуется несколько зародышей, но развивается окончательно всего один, а остальные отмирают.

Созревшее семя *Sucas* напоминает плод костянку, так как внешний слой покрова семяпочки делается мясистым, а внутренний твердеет. Наиболее крупным представителем из современных саговников является *Microcycas calocoma*, встречающийся в горах о-ва Кубы. Это дерево до 10 метр. высоты и 60 сант. в диаметре; растение двудомное. Женская шишка необычайно крупная, почти до 1 метра длины.

3-й класс. *Benettitinae*. Бенеттиты.

Растения этого класса жили в мезозойскую эру и вымерли. Бесполое поколение их по своему строению походило на бесполое поколение саговых, особенно по стволам; у некоторых форм стволы ветвились. Стволы были, однако, покрыты чешуевидными волосками, как у настоящих папоротников, вследствие чего по внешнему виду стволы бенеттитов были более сходны со стволами папоротников. Анатомически они состояли из широкой сердцевины, окруженной кольцом ксилемы и флоэмы, сходных по строению с этими тканями у современных саговников.

Листья располагались густыми спиралями и оставляли по опадении основную часть на стволе; из этих основных частей листьев строился панцирь, покрывающий ствол беннеттита.

Спорофиллы были собраны шишками, сидящими в пазухах листьев и представляющими боковые побеги стебля. Каждая шишка была окружена многочисленными кроющими, расположенными по спирали, листьями

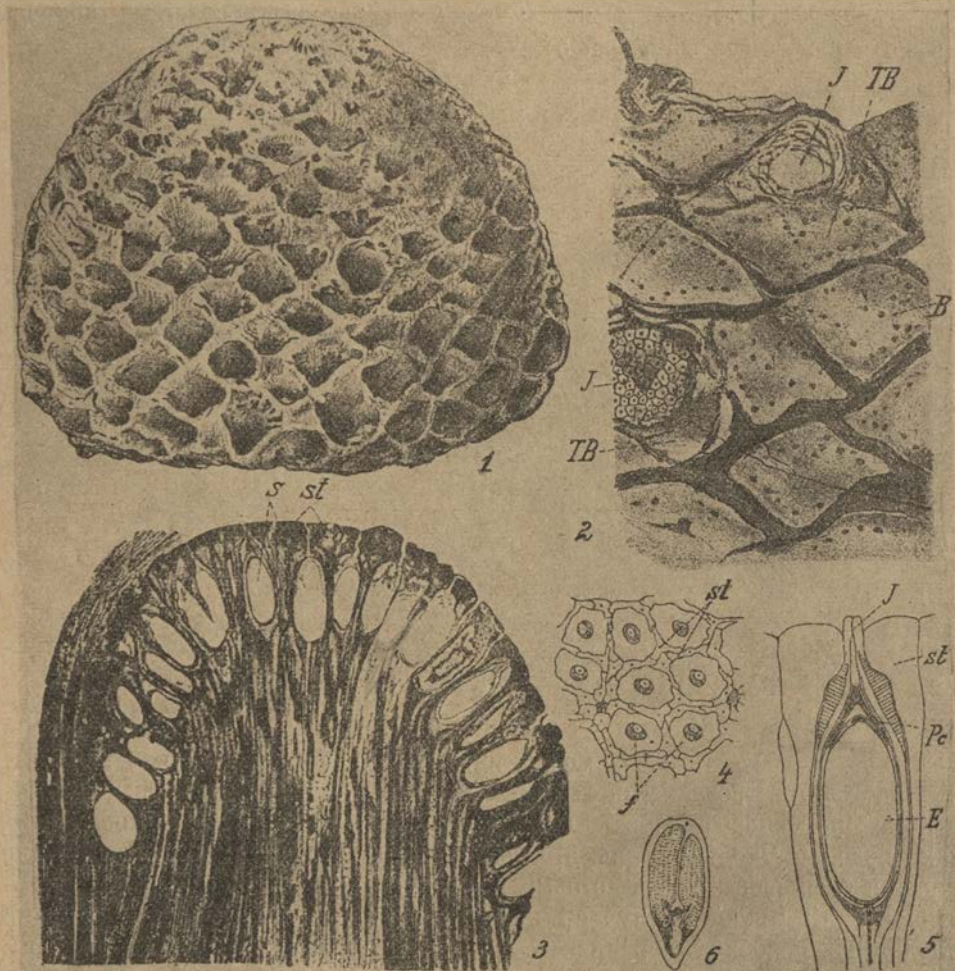


Рис. 564. Беннеттиты; 1—ствол *Benettites Saxbianus*, уменьш., 2—шлиф, проведенный параллельно поверхности ствола *B. Gibsonianus*, J—женские шишки в пазухах листьев TB, B—следы обыкновенных листьев, уменьш., 3—продольный разрез женской шишки *B. Morigerei*, s—макроспороангии (семяпочки), st—концы бесплодных листьев, увелич. в 20 раз, 4—поперечный шлиф шишки *B. M.*, f—спороангиеносные, st—бесплодные листья, увелич. в 8 раз, 5—продольный шлиф через семяпочку *B. M.*, E—женский заросток (эндосперм), Pc—пыльцевая камера, J—покров, st—концы бесплодных листьев, увелич. в 40 раз, 6—зародыш *B. Gibsonianus*, увелич. (1—2 по Carruthers'у, 3—5 по Lignier, 6 по Solms-Laubach'у).

и заключала собрание макро- и микроспорофиллов. Между спорофиллами располагались бесплодные листья. Макроспорофиллы состояли из тонкой ножки, несшей на верхушке прямую семяпочку с длинным семявходом, и занимали центральное положение в шишке. Вокруг макроспорофиллов располагались перистые микроспорофиллы в числе от 10 до 18 штук, которые срастались своими основаниями и несли на своих разветвлениях микроспорангии.

Семена бенеттитов сходны с семенами саговников, но их покровы развиты слабее (рис. 564 и 565).



Рис. 565. *Cycadoidea (Benettites) dacotensis*. Обоеполые цветы, 1—микроспорофиллы еще свернуты, 2—микроспорофиллы разворачиваются. В центре—собрание молодых макроспорофиллов. (По Wieland'y).

В шишке бенеттита уже можно видеть прообраз цветка покрытосемянных растений. Кроющие листья шишки соответствуют околоцветнику, собрание микроспорофиллов — собранию тычинок в многотычинковых цветах; недостает только завязей. Однако, при каждом макроспорофилле имеется бесплодный лист, который мог бы облечь макроспорофилл и срастись краями; в таком случае в центре шишки мы получили бы собрание плодников, подобное собранию их, напр., в цветке лотиковых или магнолиевых.

4-й класс. *Cordaitinae*. Кордаитовья.

К этому классу также относятся только вымершие растения, из которых наиболее изучены виды рода *Cordaites* (кордаиты). Это были деревья до 30 метр. высоты со стволами до 2 и более футов в диаметре и спиральными длинными (до 1 метра) и довольно узкими (до 15 сант. ширины) листьями. Стволы кордаитов по своему анатомическому стро-

ению напоминают стволы современных хвойных, но отличаются от них широкой (до 10 сант. в диаметре) сердцевинной.

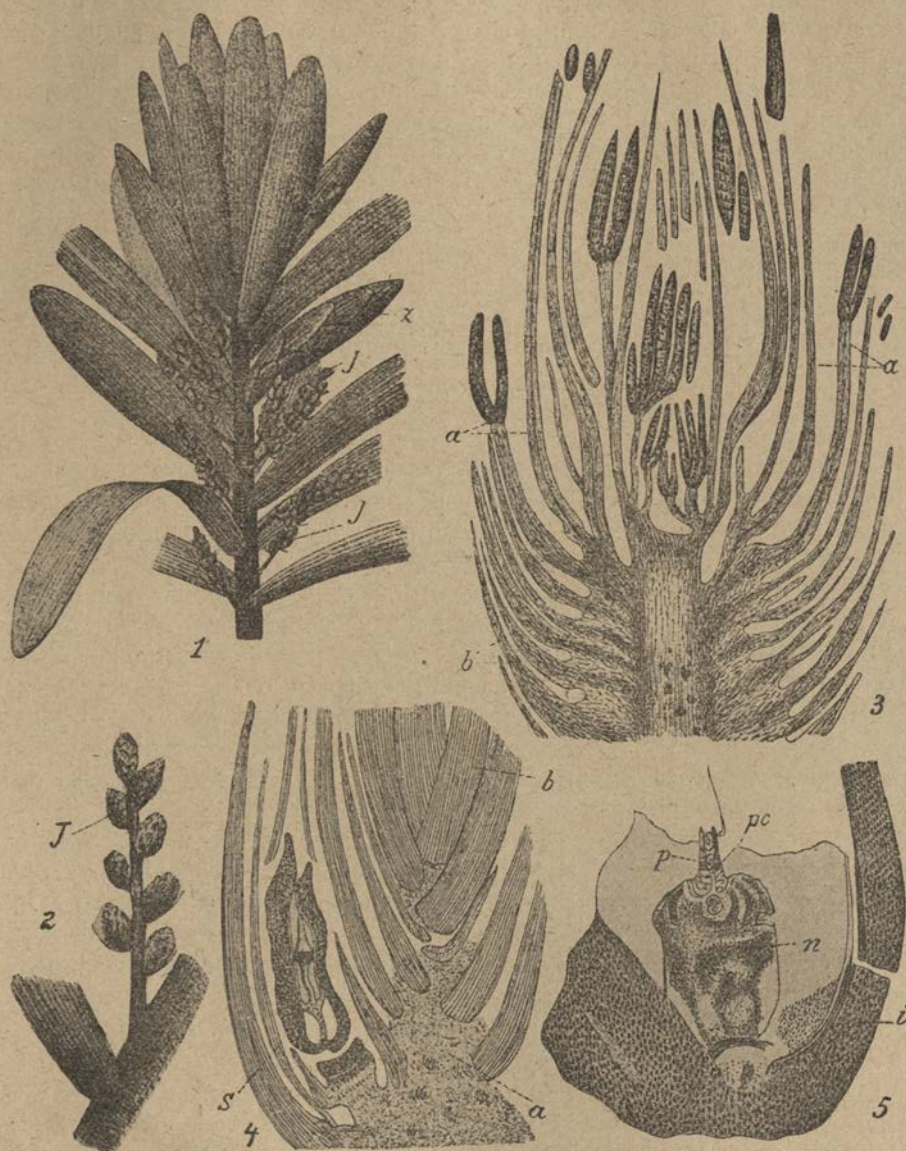


Рис. 566. *Cordaites*; 1 — ветвь *C. laevis* с „сережками“ спорофиллов и с боковой ветвью Z — уменьш., 2 — ветвь с собраниями, повидному, микроспорофиллов, ест. велич., 3 — продольный шлиф через мужскую шишку *C. Peñon*, *a* — „тычинки“, *b* — листья „околоцветника“, увелич. в 10 раз, 4 — продольный шлиф через женскую шишку *C. Williamsoni*, *a* — ось, *b* — бесплодные листья, *s* — макроспорангий (семяпочка), увелич. в 10 раз, 5 — продольный шлиф через семяпочку *C.*, *i* — покров, *n* — ядро семяпочки, *pc* — пыльцевая камера, *p* — пыльцевые зерна, увелич. в 35 раз. (1—2 по Grand'Eury, 3—5 по Renault).

Микро- и макроспорофиллы развивались отдельно, располагались на простых или разветвленных осях и образовали нечто подобное соцветию.

Мужское соцветие состояло из довольно толстой оси со спирально расположенными бесплодными листьями (прицветниками), в пазухах которых находились органы, напоминающие тычинки. Иногда тычинки располагались по 2 — 3 вокруг верхушки оси. Каждая тычинка на верхушке несла от 3 до 6 микроспорангиев, которые раскрывались продольной трещинкой. Женское соцветие построено сложнее мужского: в пазухах бесплодных листьев находились короткие боковые ветки, несущие небольшое число бесплодных листьев и одну семязпочку на верхушке.

Семязпочки по строению сходны с семязпочками саговников. Кордаиты появились в девонскую эпоху и большого распространения достигли в каменноугольный период (рис. 566).

5 - й класс. *Ginkgoinae*. Гинкговыея.

Этот класс также включает вымершие растения, из которых в настоящее время живет только один вид *Ginkgo biloba*. Гинкго дерево до 30 метр. в высоту с темносерой гладкой корой и оригинальными треугольными листьями, напоминающими листья некоторых папоротников и опадающими на зиму.

Микроспорангии собраны сережками, сидящими в пазухах листьев на укороченных побѣгах; каждый микроспорофилл несет 2, редко 3 или 4 микроспорангия, раскрывающихся продольной трещиной. Микроспора содержит три клетки, две вегетативных и одну антеридиальную. Одна из вегетативных клеток разрастается в разветвленный гаусторий; антеридиальная клетка дает два очень крупных сперматозоида с многими ресничками, расположенными по спирали. Сперматозоиды гинкго были открыты японским ботаником Хиразе в 1896 г.

Семязпочки располагаются по две на конце короткого побега в пазухе листа; по строению они очень сходны с семязпочками саговников, имеют пыльцевую камеру и покров, который дифференцируется на два слоя, внешний мясистый и внутренний твердый. Между опылением и оплодотворением проходит несколько месяцев; зародыш обыкновенно развивается после отпадения семени (рис. 322).

6 - й класс. *Coniferae*. Хвойныя.

Весьма важным отличием этого класса от только-что рассмотренных является наличие пыльцевой трубки вместо гаустория и отсутствие подвижных сперматозондов, которые заменены неподвижными генеративными ядрами.

Бесполое поколение представлено деревьями или кустарниками, большей частью с моноподиальным ветвлением ствола и чешуеобразными или игловидными, редко широкими простыми листьями. Анатомическое строение стебля сложное, и мы находим в нем все типы тканей, хотя древесина построена сравнительно просто и состоит только из трахейд с

окаймленными порами; впрочем, в первичной древесине встречаются трахеиды с кольчатым и спиральным утолщением. Для анатомии хвойных характерно присутствие крупных смоляных ходов в коре и у многих форм также в древесине.

Листорасположение спиральное, мутовчатое или перекрестнопарное. На одном и том же побеге бывают листья двух категорий: низовые чешуевидные и срединные зеленые; последние нередко сидят на особых укороченных побегах (напр., у обыкновенной сосны).

Листья обыкновенно многолетние (за исключением *Larix* и *Pseudolarix*).

Микро- и макроспорофиллы собраны отдельными шишками. Мужские шишки мелкие и состоят из многочисленных тычинок, сидящих подобно листьям, на общей оси. При основании шишки нередко имеется группа чешуевидных листьев, играющих роль околоцветника, если шишку уподобить цветку.

Мужские шишки иногда собраны группами и сидят в пазухах прицветников.

Микроспорофиллы имеют форму чешуй или щитков и на нижней своей стороне несут от 2 до 20 микроспорангиев (пыльцевых мешков).

Микроспоры (зерна пыльцы) часто имеют два пузыревидных выроста внешнего слоя оболочки, служащие в качестве летательного приспособления, так как у хвойных опыление производится ветром.

Женские шишки значительно крупнее мужских и построены сложнее: на общей оси располагаются спирально кроющиеся чешуи, а в пазухе каждой кроющейся чешуи помещается семянная чешуя; на верхней стороне и у основания семянной чешуи сидят одна или две семяпочки.

Семянную чешую нельзя признать за лист, так как один лист не может сидеть в пазухе листа, которым является кроющаяся чешуя; поэтому вопрос о том, признать ли женскую шишку хвойных цветком или соцветием остается нерешенным. Семяпочка прямая или обратная, с одним покровом; пыльцевая камера слабо развита или вовсе отсутствует. Архегониев два или несколько.

При прорастании микроспоры получается несколько бесплодных и одна антеридиальная клетка; так как перегородки между клетками либо вовсе отсутствуют, либо рано исчезают, то о числе клеток приходится судить по числу ядер.

Вегетативная клетка дает пыльцевую трубку, которая врастает в ткань ядра семяпочки и достигает яйцеклетки. Антеридиальная клетка дает два генеративных ядра; число их иногда бывает больше (напр., у *Araucaria* до 44).

Архегонии развиваются на многоклеточном женском заростке (первичном белке); отдельный архегоний состоит из очень крупной яйцеклетки, брюшной канальцевой клетки, представленной обыкновенно только ядром, и 2 или большего числа клеток шейки. Канальцевые клетки шейки отсутствуют.

Между опылением и оплодотворением проходит довольно большой промежуток времени (рис. 323, 324, 325 и 326).

После оплодотворения зигота оживленно делится, дает зародыш, снабженный подвеском и имеющий от 2 до 15 семядолей.

Семена у некоторых форм похожи на семена саговников и гинкго с мясистой внешней и твердой внутренней частью покрова; у других семена твердые, но снабжены мясистым присемянником (напр., у *Taxus baccata*) или крылом. У большинства форм кроющие чешуи шишки деревенеют;



Рис. 567. *Taxus baccata*. Тисс; ♂ — мужская, ♀ — женская ветви, fr — ветвь с семенами, a — мужской цветок, b и c — тычинки, d — женский цветок, e — он же, увелич. в 4 раза, в продольном разрезе, f, g — незрелое семя с присемянником, h — зрелое семя, половина присемянника срезана, i — семя в продольном разрезе, виден зародыш, несколько увелич. (По Schumann'y и Gilg'y).

но у некоторых (напр., у можжевельников) делаются мясистыми, и вся шишка делается похожей на ягоду.

Хвойные делятся на три семейства: *Taxaceae* (тиссовые), *Cupressaceae* (кипарисовые) и *Abietaceae* (ельные).

Представителем первого семейства может служить обыкновенный тисс (*Taxus baccata*), очень медленно растущее дерево с игловидными спиральными листьями. В женской шишке 1—2 макроспорофилла, несущих по 1 семяпочке. Семена с мясистым розовым или желтым присемянником (рис. 567).

У кипарисовых макроспорофиллы также несут по одной семяпочке; это семейство имеет представителей с деревенеющими шишками и представителей с шишками ягодообразными, чешуи которых сростаются.

Примером первых может служить веллингтония (*Sequidia gigantea*, рис. 568), величественное дерево, родом из Калифорнии, достигающее 120 метр. в высоту, с чешуевидными листьями и мелкими женскими шишками и семенами; обыкновенный кипарис (*Cypressus sempervirens*), встречающийся дико в Средиземноморской области, а также северо-американская, часто разводимая в садах, туйя (*Thuja*).

Примером вторых может служить можжевельник (*Juniperus*, рис. 569).

Семейство елевых (*Abitaceae*) очень обширно. В женской шишке, чешуи которой деревенеют, много макроспорофиллов с двумя семяпочками на каждом. Листья спиральные, обыкновенно игловидные. К этому семейству относятся ель (*Picea*, рис. 570), сосна (*Pinus*), лиственница (*Larix*, рис. 571), пихта (*Abies*), настоящий кедр (*Cedrus*, рис. 572) и др.

7 - й класс.

Gnetinae.

Хвойниковыя.

Хвойниковыя отличаются от хвойных анатомически присутствием настоящих сосудов.

Зародыш с 2 семядолями и хорошо развитым подвеском.

К хвойниковым относятся три сильно различающихся друг от друга семейства: *Ephedraceae*, *Gnetaceae* и *Welwitschiaceae*.

Первое семейство представлено видами рода *Ephedra* (Кузьмичева трава); это мелкие кустарники с сильно редуцированными супротивными листьями и зелеными ассимилирующими ветвями. Цветы однополые. Мужской цветок сидит в пазухе прицветника, имеет двух-



Рис. 568. Группа *Sequoia gigantea*.

лиственный околоцветник и 2—8 пыльцелистиков (микроспорофиллов). Мужские цветы собраны в соцветия. Женские цветы сидят по одиночке или группами по 2—3 на концах коротких побегов. В каждом цветке

одна семяпочка с одним покровом; в нижней своей части она окружена плодолистиком (макроспорофиллом). Женский заросток с 3—5 архегониями. Семена крылатые, сухие или мясистые.

Семейство *Gnetaceae* включает род *Gnetum*; к этому роду принадлежат тропические деревья и кустарники с супротивными широколиственными перисто-нервными листьями; в женском заростке архегонии отсутствуют, а у некоторых форм не развивается и заросток. Семяпочка с двумя покровами (рис. 573).

Третье из названных выше семейство представлено весьма оригинальным растением, знаменитой вельвичией (*Welwitschia mirabilis*), найденной в пустынях южной Африки. Ствол вельвичии очень толст и короткий и похож на пенёк с седлообразной выемкой наверху, которая разделяет верхушку на две лопасти. Каждая лопасть несет по одному громадному (до 3 метр. длины) листу. Листья кожистые, распрямленные на земле; они обладают неограниченным ростом у основания и постоянно нарастают, тогда как верхушка их постепенно отмирает.



Рис. 569. *Juniperus communis*. Обыкновенный можжевельник; ♂ — ветвь мужского, ♀ — ветвь женского растения, *a* — мужской цветок, *b* и *c* — тычинки, *d* — пыльцевые зерна, *e* — женское соцветие, *f* — чешуи с семяпочками, *g* — поперечный разрез через женское соцветие, *h* — поперечный разрез через „ягоду“, *i* — часть „ягоды“, *k* — разрез через семя, виден зародыш. (По Schumann'у и Gilg'y).

Цветы собраны в соцветия в виде шишек, которые развиваются на разветвленных осях, выходящих из пазух листьев. Женские и мужские шишки образуются на разных растениях.

Мужской цветок состоит из четырехлистного околоцветника и 6 сросшихся у основания тычинок. Каждая тычинка несет один трехгнездный пыльник. Плодолистик (макроспорофилл) женского цветка почти целиком окружает семяпочку; покров у семяпочки один; женский заросток развивается, но вполне сформированных архегониев нет.

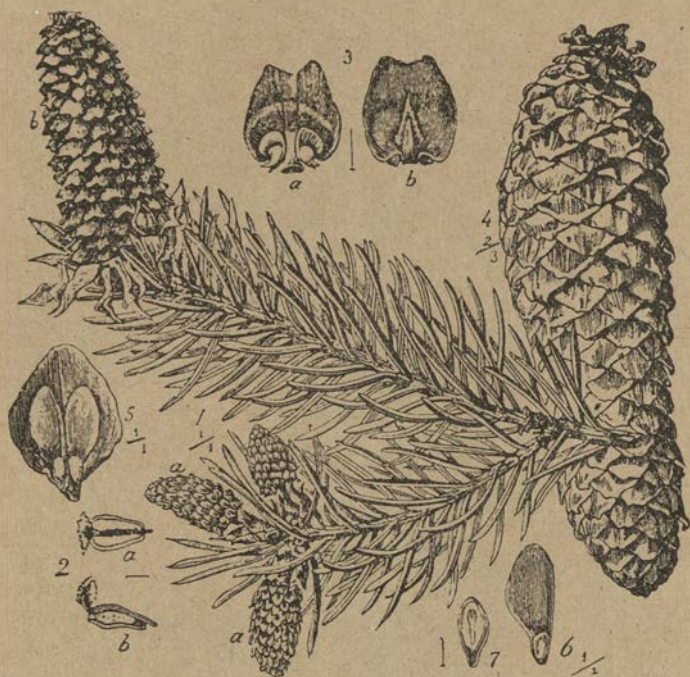


Рис. 570. *Picea excelsa*. Европейская ель; 1—ветка с мужскими цветами *a*, *a* и женским соцветием *b*, 2—тычинка, *a*—снаружи, *b*—сбоку, 3—*b*—кроющая, за ней семенная чешуя, *a*—семенная чешуя и две обратных семяпочки, 4—зрелая шишка (уменьш.), 3—семенная чешуя со зрелыми семенами, 6—семя с крылом, 7—продольный разрез семени, виден зародыш. (По Wossidlo).

Опыление у вельвичии производится не ветром, как у остальных голосемянных, а насекомым, именно клопом (*Odontopus sexpunctatus*), который привлекается сахаристой жидкостью, выделяемой из семявхода семяпочки (рис. 574 и 575).

Отдел XI. *Angiospermae*. Покрытосемянные.

По богатству и разнообразию форм этот отдел занимает в настоящее время безусловно господствующее положение. В цикле развития мы наблюдаем здесь такое же правильное чередование бесполого и полового поколений, как и у двух предшествующих отделов. Бесполое поколение

у покрытосемянных, однако, приобрело выдающееся значение, между тем, как половое подверглось крайней редукции. Мы не находим здесь ни ясно сформированных заростков, ни половых органов в знакомой нам форме антеридиев и архегониев.

В зерне пыльцы, соответствующем микроспоре, имеются всего две клетки, из которых одна вегетативная, а другая генеративная. Клетки

эти даже не отделяются друг от друга перегородкой. Женский половой аппарат также представлен только несколькими голыми клетками. Поэтому и понятие об антеридиях и архегониях, как половых органах, в сущности не применимо к покрытосемянным растениям.

Помимо крайней редукции полового поколения и полной утраты им самостоятельного существования, что, впрочем, уже вполне ясно намечено у высших голосемянных, покрытосемянные имеют ряд своих специальных признаков, как двойной покров семязпочки и двойное оплодотворение. Вторичный эндосперм, получающийся путем оплодотворения,



Рис. 571. *Larix sibirica*—сибирская лиственница; 1—ветвь с длинным *a* и укороченными *b* побегами, с мужскими цветами *c* и женскими соцветиями *d*. 2—ветвь со зрелой шишкой *e*, *g*—тычинка снаружи, *f*—тычинка снутри, *h*—семянная чешуя с двумя семязпочками, снутри, *i*—семя с крылом. (Ориг.)

составляет, без сомнения, одну из характернейших особенностей в цикле развития покрытосемянных. Второй не менее характерной особенностью этого отдела является своеобразный метаморфоз макроспорофиллов, которые срастаются своими краями и образуют завязь. Правда, некоторый подход к этому явлению наблюдается у хвойниковых, однако, настоящие завязи и настоящие плоды, без сомнения, мы встречаем только у покрытосемянных.

Затем опять-таки только в этом отделе мы находим цветок в своей истинной форме метаморфозированного побега. У высших форм покрытосемянных цветков обнаруживает ряд специфических отличий от обыкновенного вегетативного побега; не только споролистки принимают харак-

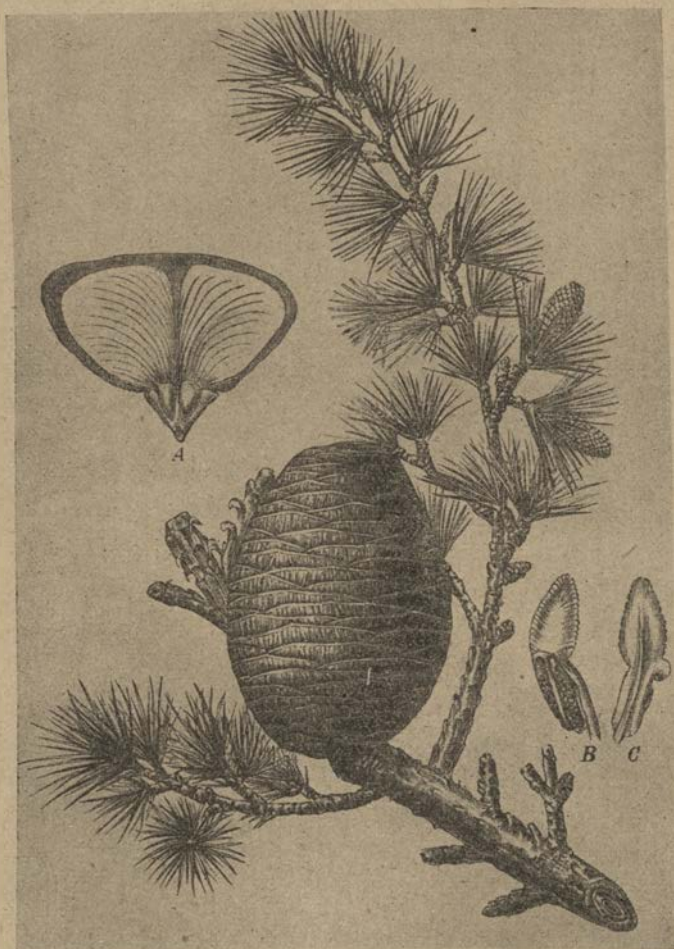


Рис. 572. *Cedrus Deodara*. Ветвь с шишкой; А—чешуя с двумя семяпочками, В, С—тычинки.

терную форму тычинок и пестиков, но даже покровы цветка изменяют свое расположение из спирального в мутовчатое и путем срастания образуют совершенно новые морфологические единицы в виде сrostнолистной чашечки и спайнолепестного венчика. Утрата самостоятельности у полового поколения в связи с отсутствием ясно сформированных антеридиев и архегониев как бы стирает границу между бесполом и половым поколениями. Поэтому понятие о половых органах у покрытосемян-



Рис. 573. *Gnetum latifolium*; *A*—ветвь с мужскими цветами наверху, *B*—часть мужского соцветия, *C*—мужской цветок, *D*—ветвь с женским соцветием, *E*—часть его, *F*—женский цветок одного вида *Gnetum*, *G*—продольный разрез женского цветка другого вида *Gnetum*, *p*—плодолистик, *ii*, *ie*—внутренняя и наружная оболочка семяпочки.



Рис. 574. *Welwitschia mirabilis* в пустыне южной Африки.

ных нередко применяют к макро- и микроспорам или даже к тычинкам и плодолистикам.

Выше уже были с достаточной подробностью описаны морфологические и анатомические особенности бесполого и полового поколения покрытосемянных, а потому мы не будем останавливаться здесь на этом предмете.



Рис. 575. *Welwitschia mirabilis*; 1—молодое, еще не расцветшее мужское соцветие, естественной велич., 2—мужской цветок в пазухе кроющего листа, увелич., 3—он же без кроющего листа, увелич., 4—он же, с раскрытым околоцветником, увелич., 5—он же, после удаления околоцветника и после того, как трубка сросшихся тычинок была разрезана, увелич., 6—женское соцветие, естеств. велич., 7—женский цветок, увелич., 8—он же, перерезанный поперек, увелич., 9—зародыш в эндосперме, висящий на подвеске. (По Hooker'у).

Классификация покрытосемянных, а именно установление классов и отрядов, далеко еще не закончена. Мы будем поэтому придерживаться пока старого деления на два класса: *Monocotyledones* и *Dicotyledones*.

1-й класс. *Monocotyledones*. Однодольные.

Название дано потому, что зародыш имеет одну семядолю; первичный зародышевый корень при развитии зародыша обыкновенно рано отмирает

и заменяется боковыми придаточными корнями, не обладающими вторичным ростом в толщину.

Сосудистоволокнистые пучки замкнутые и располагаются на поперечном разрезе стебля разбросанно.

Вторичный рост в толщину стеблей наблюдается редко и происходит при посредстве особого кольца утолщения, анатомически отличного от камбия.

Листья однодольных параллельнонервные или дугонервные. Околоцветник, тычинки и нередко плодолистики в цветке составлены из трехчленных кругов (за малыми исключениями).

Только - что перечисленные признаки не составляют исключительной принадлежности однодольных, но они



Рис. 576. *Typha latifolia* — рогоз; 1—соцветие, 2—лист, 3— женский, 4— мужской цветок, 5—плот. (По Воссидло).



Рис. 577. *Sparganium neglectum* — ежеголовка; 2—женский, 3—мужской цветок, 5—соплодие, 6—плод и семя. (По Воссидло).

являются типичными для растений этого класса. Рассмотрим наиболее характерные отличия некоторых представителей различных отрядов однодольных.

Отряд 1. *Pandanales*. Панданоцветные.

Цветы однополые, собранные в початок, колос или головку, без околоцветника или с зачаточным околоцветником. Листья ремневидные, иногда очень длинные. В нашей флоре отряд этот представлен семей-

ством *Thyphaceae*, примером которого может служить обыкновенный рогоз (*Typha latifolia*, рис. 576); это многолетнее болотное травянистое растение с цветами, собранными в початки, при чем верхнюю часть початка занимают мужские, а нижнюю женские цветы. Сюда же относится семейство *Sparganiaceae*, представителем которого может служить *Sparganium neglectum* (ежеголовка, рис. 577). Цветы собраны головками и имеют пленчатый, 3-листный околоцветник. Из тропических представителей отряда можно указать *Pandanus*, род, заключающий древесные растения, обитающие в мангровых болотах и обладающие своеобразными ходульными корнями (рис. 578).

Отряд 2.

Helobiae.

Водолюбы.

Сюда относятся водяные или болотные растения с правильными цветами; околоцветник состоит из двух трехчленных кругов, внешнего чашечковидного и внутреннего венчиковидного. Тычинок и плодолистиков обыкновенно много. Плодолистики либо остаются свободными (апокарпный гинецей) или срастаются в одну завязь (синкарпный гинецей), но столбики все же остаются свободными. У многих форм околоцветник недоразвивается, число тычинок и плодолистиков также бывает небольшим.

В нашей флоре отряд представлен семейством *Potamogetonaceae* (рдестовыя), примером которого может служить обыкновенный рдест, *Potamogeton crispus*, погруженное в воду растение.



Рис. 578. *Pandanus* с острова Банда.

Сюда же относится семейство *Alismaceae* (частуховыя), примерами которого могут служить обыкновенная частуха (*Alisma Plantago*, рис. 579) и стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*), растения обитающие по бережьям вод и наполовину погруженные в воду.



Рис. 579. *Alisma Michaletii* (*A. Plantago*); *b* — Рис. 580. *Butomus umbellatus*; *c* — цветок, *c* — диаграмма цветка. (По Бушу). *b* — диаграмма цветка. (По Бушу).

Далее семейство *Butomaceae*, (сусаковые), представленное у нас сусаком (*Butomus umbellatus*) с розовыми цветами, собранными зонтиком; также растение болотистых мест и побережий водоемов (рис. 580).

Обыкновенны у нас также представители семейства *Hydrocharitaceae* (водокрасовыя), особенно водокрас (*Hydrocharis Morsus ranae*)

и водяная чума (*Elodea canadensis*); последнее растение родом из сев. Америки и занесено в Европу в 1836 г., но с тех пор быстро распространилось в реках и озерах.



Рис. 581. *Zea Mays*.

Отряд 3. *Glumiflorae*. Пленчатозветный.

Сюда относятся семейства *Gramineae* (злаки) и *Cyperaceae* (осо-
ковья).

У злаков цветы без околоцветника, обоеполые, собранные в колоски, а колоски в сложные колосья или метелки. У основания каждого колоска сидят две колосковые чешуи (верхняя и нижняя), у основания каждого цветка — две цветочные чешуи, называемые также пленками;



Рис. 582. Сахарный тростник в цвету.



Рис. 583. *Phleum pratense* — тимopheвка. (По Воссидло).

из них одна (нижняя) нередко с остью. Далее ко внутри от цветочных чешуй расположены 2, редко 3, пленочки, обладающие способностью разбухать и раздвигать цветочные чешуи. За пленочками помещаются тычинки, обыкновенно в числе 3, редко 6, с длинными нитями и качающимися пыльниками. Центр цветка занимает одногнездная завязь с двумя столбиками и перистыми рыльцами. Плод зерновка.

Семейство злаков включает очень большое число видов; это травянистые растения с мочковатой корневой системой; только немногие формы древовидны (бамбуки). Стебель у многих форм полый. Злаки делятся на несколько групп:

1) Группа *Maydeae* — маисовые. Примером может служить *Zea Mays*, маис или кукуруза, родом вероятно из Мексики (рис. 581).

Цветы однополые и однодомные; мужские в колосках, которые собраны в крупные метелки на верхушке стебля; женские цветы собраны в толстые початки, сидящие в нижней части стебля и заключенные в большие вла-



Рис. 584. *Avena sativa* — обыкновенный овес; 2—раскрытый колосок, 3—диаграмма колоска. (По Воссидло).



Рис. 585. *Briza media* — трясунка; 2—колосок, 3—верхняя цветочная чешуя. (По Воссидло).

галищные листья. Стебель плотный. Кукуруза разводится у нас на юге России, в Крыму, на Кавказе и в Туркестане.

2) *Andropogoneae* — сорговые. Примерами могут служить обыкновенное сорго (*Andropogon Sorghum*) и сахарный тростник (*Saccharum officinarum*); последний, родом из тропической Азии, разводится ради сахара (рис. 582).

3) *Panicaceae* — просовые. Примерами могут служить обыкновенное просо (*Panicum miliaceum*), могоар (*Setaria italica*); оба родом из Индии.

4) *Oryzaceae* — рисовые. Тычинок 6. Примером может служить обыкновенный рис (*Oryza sativa*), болотный злак, разводимый в теплых странах и у нас в Закавказьи и Туркестане.



Рис. 586. Бамбуки на о-ве Яве. (Ориг.)

5) *Phalarideae* — канареечниковые; из наших обыкновенных трав примером может служить пахучий колосок (*Anthoxanthum odoratum*).

6) *Agrostideae* — полевицевые. К этой группе из наших злаков относятся ковыль (*Stipa*), тимофеевка (*Phleum pratense*, рис. 583), лисий хвост (*Alopecurus pratensis*), полевица (*Agrostis*), рейник (*Calamagrostis*).

7) *Aveneae* — овсовые. Примером может служить обыкновенный посевной овес (*Avena sativa*, рис. 584), а из луговых трав щучка (*Deschampsia*).

8) *Festuceae* — овсянице-вые, представителями которых могут служить обыкновенная овсяница (*Festuca ovina*), ежа (*Dactylis glomerata*), мятлики (*Poa*), трясунка (*Briza*, рис. 585), тростник (*Phragmites communis*).

9) *Hordeae* — ячменевые; к этой группе относятся наши важнейшие хлебные злаки, как рожь (*Secale cereale*), пшеница (*Triticum sativum*), ячмень (*Hordeum sativum*), а из диких злаков пырей (*Agropyrum repens*).

10) *Bambuseae* — бамбуковые, с 6 тычинками; эта группа включает древовидные злаки, примером которых может служить обыкновенный бамбук (виды *Bambusa*, *Dendrocalamus* и др., рис. 586).

Сем. *Cyperaceae*, осоковые, включает многолетние, большей частью болотные травянистые растения с подземным симподиальным корневищем, плотным, треугольным стеблем без узлов. Листья большей частью с замкнутыми влагалищами, расположены в три ряда. Цветы как у злаков собраны в колоски, а колоски в колосья, метелки или головки; околоцветник состоит из 6 щетинок (например, у *Scirpus*) или многочисленных волосков (например, у *Eriophorum*) или его вовсе нет (например, у *Carex*).

Тычинок 3, но пыльники не качающиеся, прикреплены к нити своим основанием; пестик 1 из 2 или 3 сросшихся плодолистиков. Столбик 1, разделенный на верхушке на 2 или 3 ветки; завязь одногнездная, плод орешек (рис. 587, 588 и 589).

Примерами могут служить: папирус (*Cyperus Papyrus*) со стеблями в несколько метров высоты и до 8 сант. в диаметре, из сердцевин



Рис. 587. *Scirpus lacustris* — камыш; 1 — соцветие, 2 — корневище и нижний конец надземного стебля, 3 — цветок, 4 — прицветник, 5 — плод. (По Воссидло).

которых выделялся папирус; пушица (*Eriophorum*) одно из обычных растений на торфяных болотах; многочисленные виды осок (*Carex*), обычно заселяющих болотистые луга и болота.

Отряд 4. *Principes*.

К этому отряду относится обширное семейство *Palmae*, пальмы, заключающее деревянистые растения с колоннообразным неветвистым стеблем (редко стебель лазающий). Листья у многих форм вначале цельные, затем расщепляются на доли. Цветы однополые, мелкие, невзрачные, собраны ветвистыми початками, сидящими в пазухе кроющего листа. Околоцветник слабо развит, тычинок в мужских цветах обыкновенно 6; женские имеют 3 плодolistика свободных или сросшихся в одну трехгнездную завязь. Плод в виде ягоды, костянки или ореха. Пальмы являются типичными обитателями теплых тропических или субтропических стран; лишь немногие формы заходят в широты умеренного климата, как, напр., *Chamaerops excelsa*, *Ch. humilis*.

Некоторые формы, как, напр., финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*) двудомны. Общеизвестной является кокосовая пальма (*Cocos nucifera*), разводимая во всех тропических странах (рис. 590 и 591).

Отряд 5. *Spathiflorae*.

Початкоцветная.

Представителями этого отряда являются *Araceae*, ароидная или аронниковая, с редуцированными цветами, собранными в мясистые неветвистые початки, сидящие в пазухе ярко окрашенного покрывала.

Плод ягодообразный. Виды рода *Anthurium*, крупные травянистые растения с ярко окрашенными покрывалами, часто разводятся в оранжереях. В нашей флоре типичным представителем аронниковых может служить белокрыльник (*Calla palustris*, рис. 592), небольшое болотное растение с белым на внутренней стороне покрывалом.

К этому же отряду относится сем. *Lemnaceae*, ряскового, заключающее очень мелкие плавающие растения с сильно редуцированным ве-

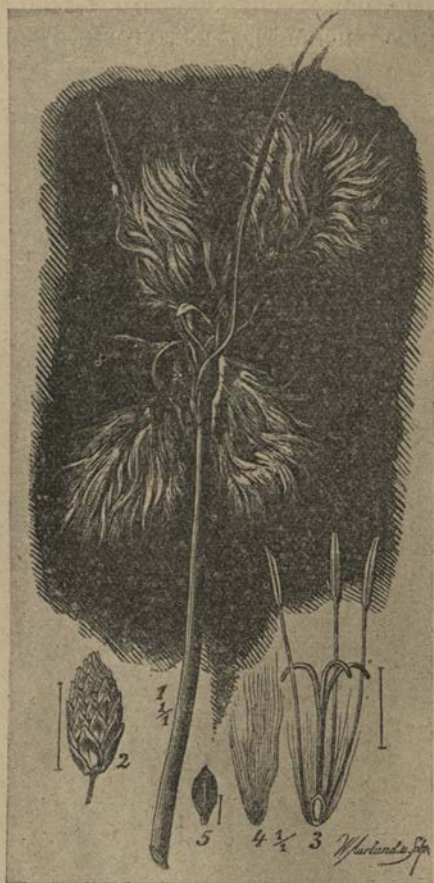


Рис. 588. *Eriophorum latifolium* — пушица; 2—колосок, 3—цветок, 4—плод с хохолком, 5—плод без хохолка. (По Воссидло).

гетативным телом, иногда лишенным корней (например, у *Wolffia*) и имеющим форму листовидных округлых или угловатых пластинок. Цветы сильно редуцированы, однодомны и располагаются по краям пластинки. Мужской цветок состоит из 1 тычинки, женский из одной бутылкообразной завязи с коротким столбиком. Примером может служить обыкновенная ряска (*Lemna*), покрывающая поверхность медленно текущих и стоячих вод.

Отряд 6. *Liliiflorae*.

Лилиецветные.

Довольно разнообразная группа растений обыкновенно с обоеполыми цветами, снабженными простым околоцветником, большей частью из двух трехчленных кругов. Тычинок 6, редко меньше; плодолистиков три, завязь трехгнездная.

Сюда относится семейство *Juncaceae*, ситниковые, представителями которых могут служить виды ситника (*Juncus*) и ожики (*Luzula*), с чашковидным невзрачным околоцветником; это небольшие болотные травянистые растения.

Семейство *Liliaceae*, лилейные, включает растения с правильным венчиковидным околоцветником и плодом в виде трехстворчатой коробочки. Подземные стебли в виде луковиц. Примером могут служить лесная лилия (*Lilium Martagon*), тюльпан (*Tulipa*), вид лука (*Allium*).

Семейство *Asparagaceae*, спаржевые, отличается от лилейных плодом в виде ягоды; подземные стебли корневища, а не луковицы. Примером могут служить виды спаржи (*Asparagus*), ландыш (*Convallaria majalis*), вороний глаз (*Paris quadrifolia*, рис. 593).

Семейство *Dioscoreaceae* включает выющиеся растения с нижней завязью и подземными стеблями в виде клубней или корневищ. Примером



Рис. 589. *Carex arenaria* — песчаная осока; 2—мужской, 3—женский цветок, 4—пестик, 5—прицветник, 6 и 7—мужской и женский цветок *Carex hirta*. (По Воссидло).

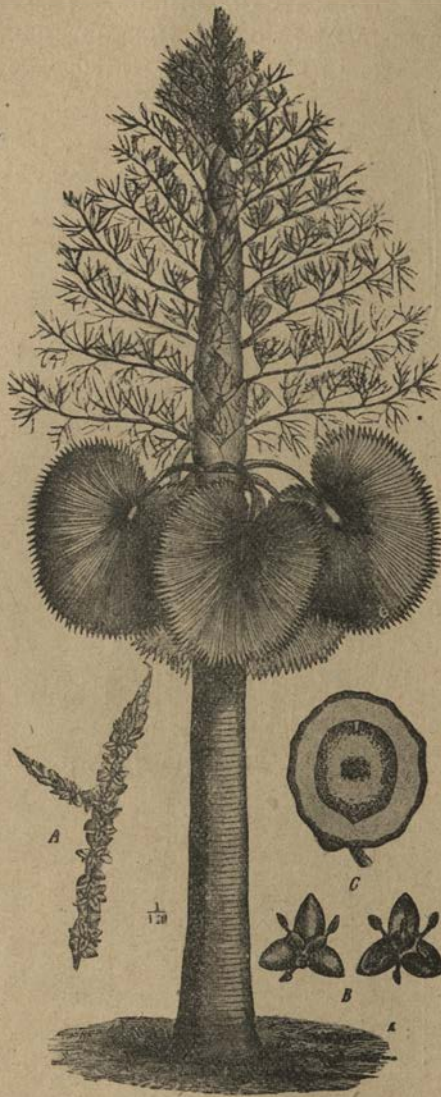


Рис. 590. *Corypha Taliera* в цвету; А—конец соцветия, В—цветок, С—плод в разрезе. Цветет один раз в жизни, давая огромное соцветие на верхушке.

Примерами могут служить виды банана (*Musa*) с плодами в виде крупных ягод. Сюда же относится оригинальное дерево путешественников (*Ravenala madagascariensis*), крупные листья которого располагаются в два ряда и образуют нечто вроде гигантского веера (рис. 596 и 597).

может служить батат (*Dioscorea*), клубни которого идут в пищу (рис. 594).

Семейство *Iridaceae*, касатиковья, включает растения с нижней завязью и 3 тычинками; плод коробочка; подземные стебли в виде клубней, луковиц или корневищ. Столбик с тремя крупными ветвями, которые у видов касатика (*Iris*) принимают форму лепестков. В нашей флоре очень обыкновенен *Iris Pseudacorus* с крупными желтыми цветами, встречающийся на влажных местах и по берегам вод (рис. 595).

Сюда же относится шафран (*Crocus*), а из луговых трав шпательник (*Gladiolus*).

Отряд 7. *Scitamineae*.

Сюда относятся растения с зигоморфными цветами. Околоцветник состоит из 6 листочков; он венчиковидный или чашечковидный, реже дифференцирован на чашечку и венчик. Тычинок 6, но некоторые из них лишены пыльников и превращены в лепестковидные стаминодии. Завязь нижняя одно- или трехгнездная.

Семейство *Musaceae*, банановья, включает крупнейшие травянистые растения с большими цельными, но легко разрывающимися на перистые доли листьями.



Рис. 591. Група палъм на о-ве Яве. (Ориг.).

Отряд 8. *Microspermae*. Мелкосемянные.

Отряд включает травянистые растения с обоеполыми цветами, снабженными зигоморфным, обыкновенно ярко окрашенным, 6-листным околоцветником.

Из 6 залагающихся тычинок развивается только одна, реже 2 или 3, остальные либо превращаются в стаминодии, либо совершенно исчезают. Развивающиеся тычинки обыкновенно срастаются столбиком в колонку, на верхушке которой располагается двугнездный пыльник, а под пыльником рыльце в виде железистой ямки или площадки.



Рис. 592. *Calla palustris* — белокрыльник; 2—початок, 3—продол. разрез цветка. (По Воссидло).



Рис. 593. *Paris quadrifolia* — вороний глаз; 2—плод, 3—диаграмма цветка. (По Воссидло).

У многих форм пыльники остаются склеенными в тетраэдри, а у некоторых все содержимое гнезда пыльников вываливается целиком в виде комочка, называемого поллинием. Плодолистиков 3; они срастаются в одногнездную нижнюю завязь, сильно скрученную, так что цветок поворачивается задней стороной вперед.

Плод коробочка с необычайно мелкими семенами, отчего получил название и весь отряд. Зародыш имеет вид шара без дифференцировки на основные органы.

Цветы мелкосемянных обнаруживают целый ряд приспособлений к опылению насекомыми; околоцветник их, особенно задний, самый крупный листок, называемый губой, имеет весьма оригинальную форму.

Сюда относится семейство *Orchidaceae*, орхидные, большинство представителей которого живет в тропиках; среди них много эпифитных форм, живущих на стволах деревьев; у них распространены особые воздушные клубни зеленого цвета, служащие резервуарами воды и складами питательных веществ.

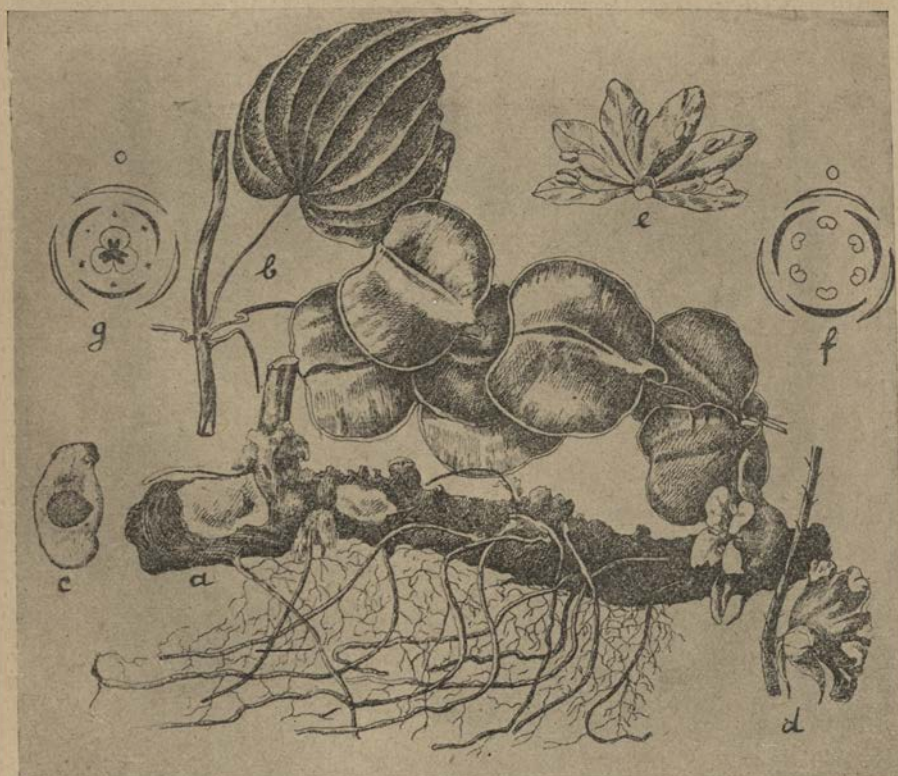


Рис. 594. *Dioscorea caucasica*; *a*—корневище, *b*—часть женского колоса с 7 коробочками, *c*—семя с крылом, *d*—два цветка из мужского колоса, *e*—мужской цветок, разрезанный, *f*—диаграмма мужского цветка, *g*—диаграмма женского цветка. (По Липскому).

В нашей флоре орхидные представлены видами ятрышника (*Orchis*, рис. 598), снабженными корневыми подземными клубнями; сюда же относится венерии башмачек (*Cypripedium*), любка или ночная фиалка (*Platanthera bifolia*) и др.

ГЛАВА LVII.

Покрытосемянные (*Angiospermae*). Класс двудольных (*Dicotyledones*).

2 класс. *Dicotyledones*. Двудольные.

Этот класс характеризуется присутствием двух семядолей у зародыша семени, при чем первичный зародышевый корень развивается в главный

корень растения, который обладает способностью к вторичному утолщению. Сосудистоволокнистые пучки открытые и на поперечном разрезе стебля располагаются в кружок. Листья большей частью углонервные. Круги цветка 4- или 5-членные, реже 2—3-членные.



Рис. 595. *a—c—Iris sibirica*; *a*—корневище и нижняя часть надземного стебля, *b*—цветы, *c*—плоды—коробочки. (Оригин.), *d*—цветок *Iris Pseudacorus*. (По Вармингу).
e—диаграмма цветка *Iris*. (По Эйхлеру).‡

Резкой границы между однодольными и двудольными провести нельзя, так как нет ни одного признака, который принадлежал бы только одному классу и не встречался в другом. Так, например, одна семядоля имеется у зародышей целого ряда форм двудольных (из семейств кувшинок о-

вых, барбарисовых, лютиковых, маковых, зонтичных и др.). Характерное для однодольных анатомическое строение стебля также встречается у целого ряда форм из двудольных. Замена главного корня наблюдается у некоторых двудольных, например, у *Ficaria*, между тем как у некоторых однодольных главный корень развивается.



Рис. 596. *Musa sapientium*, банан.

Из современных растений класс двудольных без сомнения является господствующим как по богатству и разнообразию форм, так и по тому значению, которое он занимает в процессе накопления органической растительной массы.

Двудольные разделяются на 2 подкласса: *Archichlamidae* и *Sympetale*.

Подкласс I. *Achichlamidae*. Первичнопокровные.

Здесь относятся растения с цветами без околоцветника или с раздельнолистным околоцветником. К этому подклассу принадлежат следующие отряды.



Рис. 597. *Ravenala madagascariensis* — дерево путешественников

Отряд I. *Salicales*. Ивоцветные.

Здесь относится семейство *Salicaceae*, ивовые, с цветами однополыми и большей частью двудомными, без околоцветника. Цветы сидят в пазухах прицветников и собраны в сережки. В мужских цветах 2—5 (у ивы) или много (у тополя) тычинок; в женских 2, редко 4, пло-

листика, образующих одногнездную многосеменную завязь. Плод двустворчатая коробочка; семена мелкие с хохолком из волосков.

Примерами могут служить осина (*Populus tremula*), верба (*Salix fragilis*, рис 599 и 600).



Рис. 598. *Orchis maculata*, ятрышник пятнистый; *b*—корневые клубни (два), *c*—опыление, *d*—цветок, *e*—диаграмма. (По Бушу).

Отряд 2. *Fagiles*. Букоцветные.

В нашей флоре этот отряд представлен семействами *Betulaceae* и *Fagaceae*.

Семейство *Betulaceae*, березовые, включает деревья и кустарники с цветами, собранными в сережчатые соцветия. Цветы сидят в пазухах кроющих чешуй по 1—3; они однополые и однодомные, с слабо развитым околоцветником или вовсе без околоцветника. В мужских цветах

2—4 тычинки, расщепленных до основания; в женских цветах завязь нижняя двугнездная. Семяпочки с одним покровом; наблюдается халазогамия.

Примерами могут служить береза (*Betula*), ольха (*Alnus*), лещина (*Corylus*), граб (*Carpinus*), дуб (*Quercus*). У дуба в мужских цветах 6—10 тычинок; завязь 3-гнездная, с 2 семяпочками в каждом гнезде, но развивается только одна. Плод жолудь, окруженный у основания плоской, которая образуется через срастание многочисленных прицветников (рис. 601 и 602).

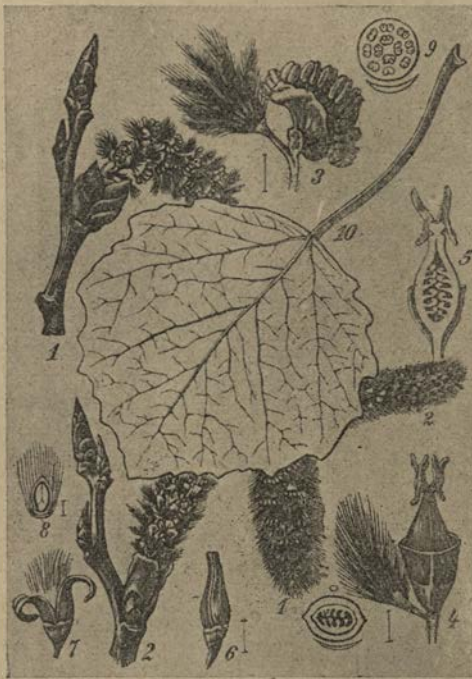


Рис. 599. *Populus tremula*, осина; 1—ветвь с мужской, 2—с женской сережкой, 3—мужской, 4 и 5—женский цветок, 6 и 7—плод, 8—семя. (По Воссядло).

Отряд 3 *Urticales*. Крапивоцветные.

Этот отряд у нас представлен семействами: *Ulmaceae*, ильмовья, куда относятся различные виды ильма (вяз, берест, ильм); *Cannabaceae*, коноплевья, примерами которых могут служить конопля (*Cannabis sativa*), хмель (*Humulus Lupulus*); *Urticaceae*, крапивные, куда относится наша обыкновенная крапива (*Urtica dioica*, рис. 603 и 604).

Отряд 4. *Polygonales*. Гречихоцветные.

Отряд представлен семейством *Polygonaceae*, гречишная, куда относятся травы и кустарники с очередными листьями, прилистники которых срастаются и образуют раструб, охватывающий стебель.

Примерами могут служить виды щавеля (*Rumex*), гречихи (*Polygonum*), посевная гречиха (*Fagopyrum esculentum*, рис. 605 и 606).

Отряд 5. *Centrospermae*.

Отряд характеризуется изогнутыми семяпочками и почковидными семенами с согнутым зародышем и периспермом. Завязь большей частью одногнездная с одной основной или многими, сидящими на центральном семяносе, семяпочками, откуда и название отряда.

Здесь относится ряд семейств, из которых можно назвать: сем. *Che-ropodiaceae*, маревья, с обоеполюми цветами и простым чашечковид-

ным 3—5 раздельным околоцветником; примерами могут служить марь (*Chenopodium*), лебеда (*Atriplex*), солянка (*Salsola*).

См. *Caryophyllaceae*, гвоздичные, куда относятся травы с супротивными листьями, обоеполыми, редко однополыми цветами; чашечка из 4—5 листочков или сростнolistная, 4—5-зубчатая; венчик 4—5-ле-



Рис. 600. *Salix Caprea*: *a*—ветвь с мужскими сережками, *b*—ветвь с женской сережкой, *c*—ветвь с листьями, *d*—женский, *e*—мужской цветок.

пестный. Число тычинок равно числу лепестков или вдвое больше. Пестик из 2—5 плодolistиков с 2—5 столбиками. Плод коробочка, редко семянка или ложная ягода.

Примерами могут служить куколь (*Agrostemma Githago*), звездчатка (*Stellaria*), гвоздика (*Dianthus*), столь часто разводимая в садах ради цветов (рис. 607).

Отряд 6. *Ranales*. Лютикоцветные.

Этот отряд включает ряд семейств, из которых в нашей флоре представлены *Berberidaceae*, барбарисовые (например: барбарис (*Berberis vulgaris*), пион (*Paeonia*), *Nymphaeaceae*, кувшинковые,

Ranunculaceae, лютиковые. Последнее семейство особенно характерно для отряда; типичными признаками для него являются обоенность цветка, большое и неопределенное число тычинок, большое число свободных пестиков в цветке, дающих сборный плод, и спиральное расположение всех или некоторых частей цветка. Примерами для лютиковых могут служить виды лютика (*Ranunculus*) с правильным околоцветником пятерного типа и плодом в виде сборной семянки; калужница (*Caltha palustris*), купальница (*Trollius europaeus*) также с правильными цветами; ви-



Рис. 601. *Betula verrucosa*, бородавчатая береза; *a*—женское соцветие, *b*—мужские соцветия, 2—дихазий из трех мужских, 3—дихазий из трех женских цветов, 4—соплодие, 5—плод. (По Воссидло).

Примерами могут служить: мак самосейка (*Papaver Rhoeas*), мак снотворный (*P. somniferum*); чистотел (*Chelidonium majus*) с оранжевым млечным соком; хохлатки (*Corydalis*) и дьянки (*Fumaria*) имеют всего 6 тычинок и цветы неправильные, так как один из лепестков снабжен шпорой (рис. 614 и 615).

К этому отряду принадлежит обширное семейство *Cruciferae*, крестоцветная, с правильными, собранными в кисти или щитки цветами. Околоцветник состоит из 4 чашелистиков, расположенных в два круга и 4 чередующихся с чашелистиками лепестков. Тычинок 6, из них две короче остальных; длинные тычинки получают расщеплением двух, так что по основному плану строения цветок должен бы иметь всего 4 тычинки. Пестик состоит из двух плодолистиков; завязь верхняя дву-

ды живокости (*Delphinium*) и борца (*Aconitum*) с зигоморфными цветами; виды анемона (*Anemone*) с правильными цветами; воронец (*Actaea spicata*) с ягодообразными плодами (рис. 608, 609, 610 и 611).

Семейство кубшинковых у нас представлено видами белой водяной лилии (*Nymphaea*), желтой кубшинки (*Nuphar*); сюда же относится известное тропическое растение *Victoria regina* (рис. 612 и 613).

Отряд 7. *Rhoeadales*.

Макоцветная.

Сюда относится семейство *Papaveraceae*, маковыея, у которых околоцветник состоит из 2 рано опадающих чашелистиков и 4 расположенных в два круга лепестков; тычинок много, расположенных несколькими кругами, плод — коробочка, раскрывающаяся дырочками или створками.

гнездная. Плод удлиненный стручек или короткий стручечек, раскрывающийся двумя створками, которые отделяются от перегородки, несущей по краям семена; реже плод в виде орешка или дробный, разламывающийся на членики.

Примерами могут служить: капуста (*Brassica oleracea*), репа (*B. Rapa*), брюква (*B. Napus*), редька (*Raphanus sativa*), хрен (*Ar-*



Рис. 602. *Quercus pedunculata*; 1—ветвь с цветами, 2—ветвь с плодами, 3—часть мужской сережки, 4 и 5—пыльницы, 6 и 7—женские цветы.



Рис. 603. *Ulmus campestris*, ильм; 1—ветвь с цветами, 2—ветвь с листьями, 3 и 4—цветок, 5—плод. (По Воссидло).

растений этого семейства мясистые листья и правильные цветы; чашелистиков и лепестков в околоцветнике от 6 до 20, столько же пестиков, а тычинок вдвое большее (рис. 618). Семейство *Saxifragaceae*, камнеломковые, представителями которого могут служить виды камнеломки (*Saxifraga*) и смородины (*Ribes nigrum* — черная смородина, *R. rubrum* — красная смородина, *R. Grossularia* — крыжовник, рис. 619).

Очень обширно семейство *Rosaceae*, розоцветные с обоеполыми правильными цветами. Чашечка 5-лепестная, иногда с подчашием из 5 листочков; венчик 5-лепестный; тычинок неопределенное число, прикрепленных вместе с лепестками к краю цветоложа. Пестик один или много, совершенно свободных или более или менее сросшихся друг с другом. Плод костянка, про-

moracia rusticana), кресс-салат (*Lepidium sativum*), виды горчицы (*Sinapis*), пастушья сумка (*Capsella bursa pastoris*), сердечник луговой (*Cardamine pratensis*), левкой (*Matthiola*), желтофиоль (*Cheiranthus Cheiri*), ярутка (*Thlaspi arvense*), гулявник (*Sisymbrium Sophia*) и др. (рис. 616 и 617).

Отряд 8. *Rosales*.

Розанная.

Очень обширный отряд, заключающий довольно разнообразные формы. Сюда относится семейство *Crassulaceae*, толстянковые, представителями которого могут служить виды очитка (*Sedum*) и модила (*Sempervivum*). У



Рис. 604. *Urtica urens*, крапива-жигучка; 2 и 3—мужской цветок до и после раскрытия, 4—женский цветок, 5 и 6—диаграммы мужского и женского цветка. (По Воссидло).

стая или сложная, сборная листовка, сборная семянка или ложный.

Примерами могут служить: роза (*Rosa*) с ложным кувшинчатым плодом, получающимся из разросшегося цветоложа; земляника (*Fragaria vesca*) также с сложным ягодообразным плодом; малина (*Rubus idaeus*) с плодом в виде сложной костянки; виды лапчатки (*Potentilla*) с плодом в виде сборной семянки; яблоня (*Pyrus Malus*), груша (*P. communis*), рябина (*Sorbus Aucuparia*) имеют также ложные плоды, получающиеся срастанием цветоложа с пестиками; вишня (*Prunus spinosa*), черешня (*P. avium*) и черемуха (*P. Padus*) имеют плоды в виде простой костянки (рис. 620 и 621).



Рис. 605. *Polygonum Bistorta*, розовая гречиха; *b*—цветок в мужском состоянии (протандрия), *c*—цветок в женском состоянии, *d*—плод, *e*—диаграмма цветка. (По Бушу).



Рис. 606. *Calligonum arborescens*, джузгун. Ветвь с плодами.

Семейство *Leguminosae*, бобовья, характеризуется главным образом однообразием в строении плода в виде одногнездного боба. Цветы правильные в группе мимозовых (*Mimosaceae*), более или менее зи-



Рис. 607. *Agrostemma Githago*, куколь; *b*—цветок, *c*—лепесток и 3 тычинки, *d*—пестик, *e*—раскрывшаяся коробочка, *f*—семя, *g*—диаграмма. (По Бушу).

Рис. 608. *Ranunculus acris*, едкий лютик; *b*—лепесток с медовиком при основании; увелич., *c*—нижняя часть лепестка с медовиком, сильнее увелич., *d*—тычинки и пестик, *e*—плодик (орешек, семянка), *f*—диаграмма цветка. (По Бушу).

гоморфные в группе цезальпиниевых (*Caesalpinaceae*) и типичные зигоморфные в группе мотыльковых (*Papilionaceae*). Околоцветник двойной; чашечка сростнолистная 5-зубчатая или двугубая; венчик у мотыльковых состоит из одного крупного верхнего лепестка, на-

зывается парусом, двух боковых, называемых веслами, и двух нижних, которые срастаются и образуют лодочку. Тычинок 10 однобратственных или двубратственных; в последнем случае 9 тычинок срастаются в трубку, окружающую пестик, а одна остается свободной. Завязь верхняя, однозвездная, образуется из одного плодолистика. Плод боб, раскрывающийся по обоим швам двумя створками, редко в виде орешка. Семена без белка; вместилищем запасов служат семядоли зародыша.

Примерами бобовых могут служить: горох (*Pisum sativum*), бобы (*Vicia Faba*), фасоль (*Phaseolus vulgaris*), виды клевера (*Trifolium*), вики (*Vicia*), чины (*Lathyrus*), желтая акация (*Caragana arborescens*, рис. 622 и 623).

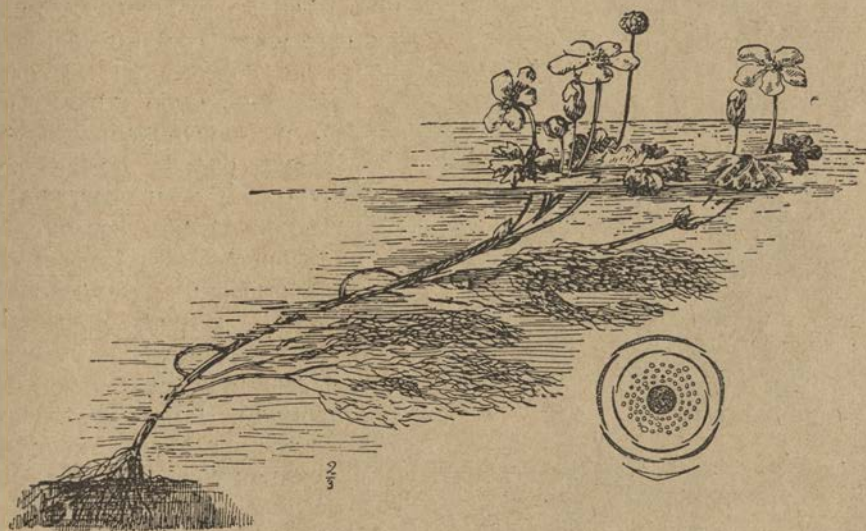


Рис. 609. *Ranunculus aquatilis*, водяной лютик и диаграмма его цветка. (По Бушу)

Семейство бобовых весьма многочисленно и представители его рассеяны по всему земному шару, однако, большая часть обитает тропики.

Отряд 9. *Geraniales*. Гераниецветные.

Сюда относится семейство *Geraniaceae*, гераниевые, с правильными обоеполыми цветами пятерного типа; тычинок 10. Завязь верхняя 5-гнездная; 5 столбиков срастаются в колонку, сильно удлиняющуюся при развитии плода. Семена без белка.

Примерами гераниевых могут служить: журавельник (*Geranium pratense*); аистник (*Erodium cicutarium*) с 5 тычинками и самозарывающимися плодами (рис. 624). Сем. *Oxalidaceae*, кисличные, пред-

ставителем которого у нас является весьма распространенная к с л и ч - к а (*Oxalis Acetosella*), с тройчатыми, складывающимися на ночь листьями. Строение цветка такое же, как у гераниевых. Семейств *Linaceae*, л е н о в ы е, с правильными цветами четверного или пятерного типа; примером может служить обыкновенный л е н (*Linum usitatissimum*, рис. 625).



Рис. 610. *Delphinium Consolida*; *b*—цветок в разрезе, *c*—семя, *d*—диаграмма цветка. (По Бушу).

Семейство *Euphorbiaceae*, молочайные, представителями которого могут служить виды молочая (*Euphorbia*), богатые млечным соком. Цветы лишены околоцветника, сильно редуцированы и собраны в оригинальные соцветия, дающие впечатление одного цветка. Соцветие состоит из нескольких мужских цветов (10—12 и более) и одного женского, окруженных общей оберткой из верхушечных листьев. Каждый мужской цветок состоит всего из одной тычинки с ресничатым прицветничком у основания; женский цветок представлен одним пестиком с 3-гнездной завязью и трехраздельным столбиком. Плод—трехгнездная коробочка с одним семенем в каждом гнезде. У нас часто встречается *Euphorbia helioscopia*, однолетник, растущий на полях и в степях (рис. 626).

Отдел 10. *Sapindales*.

К этому отряду принадлежат, главным образом, древесные растения, представленные у нас семействами *Celastraceae*, бересклетовые и *Aceraceae*, кленовые. Примером первого может служить бересклет (*Evonymus*), а второго виды клена (*Acer*); из них у нас очень распространен остролистный клен (*A. platanoides*) с однополыми и обоеполыми цветами на одном и том же растении. Околоцветник двойной, пятерного типа, тычинок 8. Завязь двугнездная; плод дробный, двукрылатка, распадающаяся на два крылатых орешка (рис. 627).

Отряд 11. *Malvales*. Мальвоцветные.

Сюда относится семейство *Tiliaceae*, липовья, представителем которого может служить обыкновенная липа (*Tilia cordata*). Цветы



Рис. 611. *Aconitum orientale*; *b*—цветок, *c*—цветок в разрезе, *d*—плоды, *e*—диаграмма цветка. (По Бушу).

правильные пятерного типа, собранные в дихазии с прицветником, который срастается с осью соцветия; в соцветии 5—7 цветков. Околоцветник двойной, чашечка опадающая; тычинок много, собранных в 5 пучков, сидящих против лепестков. Завязь 5-гнездная; плод односемянный орешек.

Семейство *Malvaceae*, мальвовыя, с цветами также пятерного типа; околоцветник двойной, при чем иногда имеется подчашие. Тычинок много, срастающихся нитями в трубочку. Плодолистиков также много; они срастаются в одну завязь и прирастают вместе со столбиками



Рис. 612. *Nymphaea*.



Рис. 613. *Victoria regia*.

к центральной, возвышающейся из цветоложа колонке; верхушки столбиков остаются свободными. Плод сухой, распадающийся на многочисленные семянки, соответственно числу плодолистиков, которые ко времени созревания семян отстают друг от друга.

Примерами могут служить: виды просвирняка (*Malva*), шток-роза (*Alcea rosea*), китайская роза (*Hibiscus sinensis*), виды хлопчатника (*Gossyrium*), доставляющие вату; последняя получается из волосков, покрывающих семена хлопчатника (рис. 628).

Отряд 12. *Parietales*.

К этому отряду принадлежит сравнительно большое число семейств, из которых укажем на сем. *Theaceae*, чайная; представителем его может служить чайный куст (*Thea sinensis*), разводимый, между прочим, и у нас в Батумской области (рис. 629).

Семейство *Guttiferae*, которое у нас представлено видами зверобоя (*Hypericum*) с супротивными листьями и цветами пятерного типа;



Рис. 614. *Papaver Rhoeas*, мак—самосейка; 2—плод—коробочка, 3—разрез плода, 4—диаграмма цветка. (По Воссидло).

ного типа; околоцветник двойной, тычинок много, сросшихся у основания в три пучка; завязь из трех плодолистиков, трехгнездная; плод трехгнездная многосемянная коробочка.

Семейство *Violaceae*, фиалковые, представлено у нас многочисленными видами фиалки (*Viola*), с обоеполыми зигоморфными цветами пятерного типа. Околоцветник двойной, при чем нижний лепесток венчика снабжен



Рис. 615. *Chelidonium majus*, чистотел; 2—плод, 3—семя, 4—диаграмма цветка. (По Воссидло).

шпорой; тычинок 5. Завязь одногнездная с 3-стенными семяноскоми; плод — трехстворчатая многосемянная коробочка. Наиболее распространенным видом у нас является *V. tricolor* — анютины глазки (рис. 630).

Отряд 13. *Myrtiflorae*. Миртоцветные.

Сюда относятся растения с обоеполыми цветами большей частью четверного типа и вполне срастающимися плодолистиками.

Укажем на семейство *Myrtaceae*, миртовые, представителем которого в Европе является обыкновенный мирт (*Myrtus communis*); к этому



Рис. 616. *Sisymbrium Sophia*, гуаявник.
(По Бушу).

Рис. 617. *Thlaspi arvense*, ярутка.
(По Бушу).

семейству принадлежит также богатый видами род эвкалиптов (*Eucalyptus*), заключающий гигантские деревья (рис. 631).

В нашей флоре очень распространен кипрей или иван-чай (*Epilobium angustifolium*) из семейства *Onagraceae*, кипрейные; у него двойной околоцветник четверного типа с 8 тычинками; плод — длинная, четырехстворчатая многосемянная коробочка; семена снабжены хохолком (рис. 632). К этому же семейству относится болотный орех (*Trapa natans*).

Отряд 14. *Umbelliflorae*. Зонтикоцветные.

Сюда относятся очень обширное семейство *Umbelliferae*, зонтичные, заключающее травянистые, иногда очень крупные, растения (напр., *Heracleum pubescens*, виды *Feru*, *Angelica ursina*) с полыми стеблями, очередными листьями и правильными или слегка зигоморфными, обыкновенно обоеполыми цветами. Цветы собраны в соцветия в виде сложных зонтиков; чашечка 5-листная, иногда слабо развитая,



Рис. 618. *Sempervivum tectorum*, молодило; *b*—цветок, *c*—пестик и несколько тычинок. (По Бушу).

Примером могут служить огородная и дикая морковь (*Daucus Carota*), укроп (*Anethum graveolens*), тмин (*Carum Carvi*), спыть (*Aegopodium Podagraria*), купырь лесной (*Anthriscus silvestris*, рис. 633).



Рис. 619. *Ribes Grossularia*, крыжовник; 1—ветка с цветами, 2—продол. разрез цветка, 3—поперечный разрез плода, 4—продол. разрез семени. (По Воссидло).

венчик пятилепестный; тычинок 5; плодолистиков 2; завязь 2-гнездная нижняя с двумя столбиками. Плод дробный, двусемянка, расщепляющаяся по плоскости сращения плодолистиков на две семянки, которые остаются некоторое время висеть на вильчатом столбце или колонке.



Рис. 620. *Potentilla Anserina*, гусиная трава; *b*—плод, *c*—диаграмма цветка. (По Бушу).

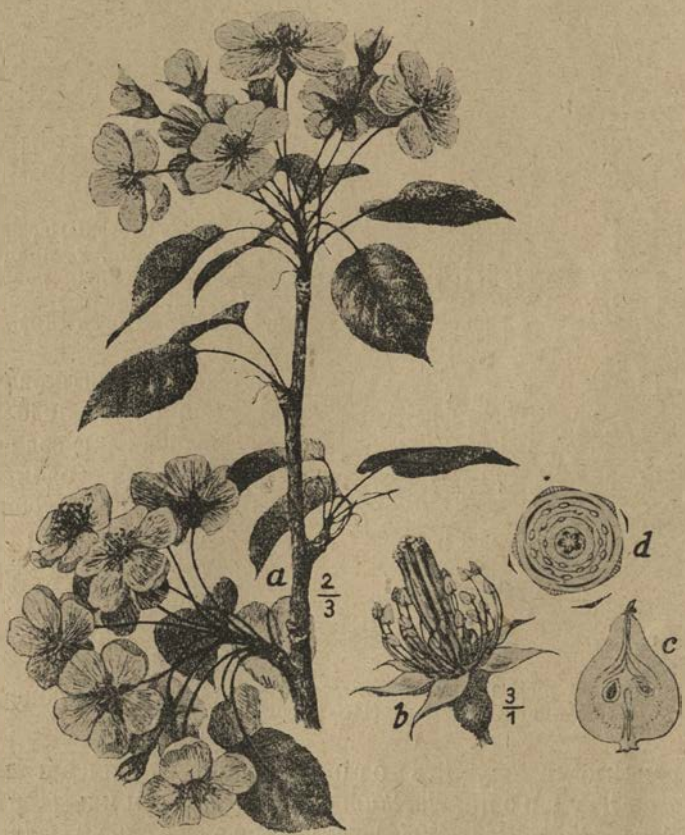


Рис. 621. *Pyrus communis*, груша; *b*—цветок без лепестков, *c*—плод, *d*—диаграмма цветка. (По Бушу).

Подкласс 11. *Sympetalae*. Спайнолепестные.

В этот подкласс объединяются двудольные, у которых всегда залагается двойной околоцветник, а венчик, за немногими исключениями, спайнолепестный.

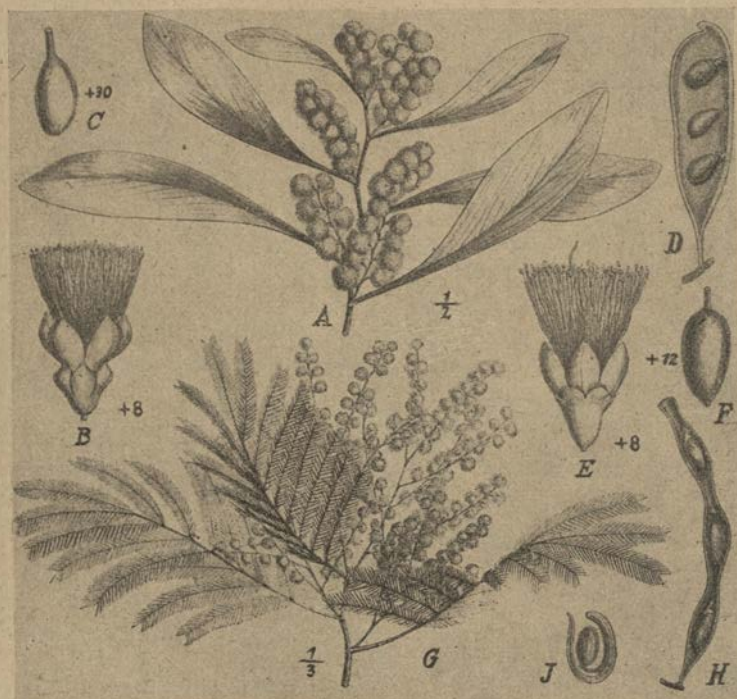


Рис. 622. А—D—*Acacia rusnantha*; А—ветвь с цветами, В—отдельный цветок, С—завязь, D—боб. Е—H—*Acacia decurrens*; Е—цветок, F—завязь, G—ветвь с цветами, H—боб.

Отряд 15. *Ericales*. Верескоцветные.

Сюда относится семейство *Ericaceae*, вересковые, с цветами четверного или пятерного типа. Пыльца остается соединенной в тетрады. Пыльники часто раскрываются дырочками на верхушке. Плод коробочка или ягода.

Примерами могут служить обыкновенный вереск (*Calluna vulgaris*), мелкий кустарничек с розовыми или белыми цветами четверного типа и плодом в виде коробочки; клюква (*Vaccinium Oxycoccus*) также мелкий кустарничек торфяных болот с розовыми или малиновыми цветами четверного типа и плодами в виде ягоды (рис. 634); брусника (*Vaccinium Vitis Idaea*); черника (*V. Myrtillus*); голубика (*V. uliginosum*); виды рода рододендрон (*Rhododendron*), часто разводимые ради красивых цветов.

Отряд 16. *Primulales*.

Сюда относится семейство *Primulaceae*, первоцветная, с цветами пятерного типа и ясно выраженной гетеростилией. Примером может служить первоцвет или бабанчики (*Primula officinalis*) с желтыми, собранными в простой зонтик цветами. Плод коробочка (рис. 635).



Рис. 628. *Trifolium medium*, клевер средний;
b — цветок, c — тычинки и рыльце.

склеивается в один поллиний. Примером может служить *Vincetoxicum officinale* — ластовень.

Отряд 17. *Contortae*.

К этому отряду принадлежит семейство *Oleaceae*, маслиновые, заключающее деревянистые растения с цветами четверного типа, двумя тычинками и двугнездной завязью. Примерами могут служить: маслина (*Olea europaea*) с плодом в виде костянки; ясень (*Fraxinus excelsior*) крупное дерево наших лесов с цветами, лишенными венчика; сирень (*Syringa vulgaris*), жасмин настоящий (*Jasminum*).

Семейство *Gentianaceae*, горечавковые, с цветами пятерного типа и одногнездной завязью; примером может служить горечавка (*Gentiana Pneumonanthe*, рис. 636), с крупными синими цветами и плодами в виде двустворчатой длинной коробочки. Сюда же относятся два семейства *Aposynaceae* и *Asclepiadaceae*, заключающие растения с млечным соком. Представителями первого могут служить барвинок (*Vinca*) и олеандр (*Nerium Oleander*). У второго семейства пыльца каждого гнезда пыльника

Отряд 18. *Tubiflorae*. Трубноцветные.

Очень обширный отряд, заключающий целый ряд семейств с правильными, редко слегка зигоморфными, цветами пятерного типа, верхней двугнездной завязью. Листья очередные. Сюда относятся семейства *Convolvulaceae*, вьюнковые, с крупными правильными цветами пятерного типа, двугнездной завязью и плодами в виде шаровидной коробочки. Растения вьющиеся, стебли закручиваются справа налево.

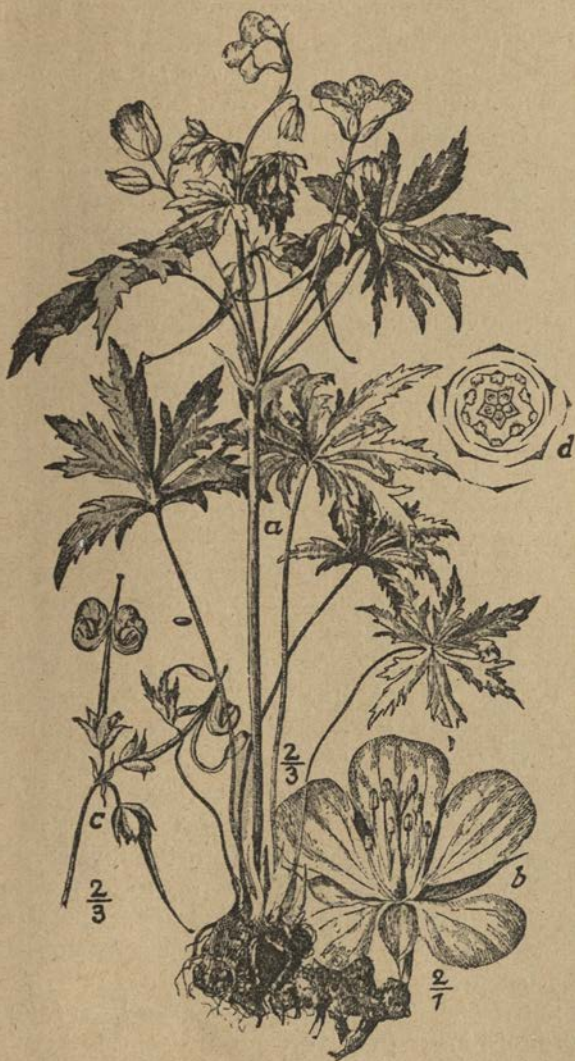


Рис. 624. *Geranium pratense*, луговой журавельник; *b*—цветок, *c*—плоды, *d*—диаграмма цветка. (По Вушу).



Рис. 625. *Linum usitatissimum*, лен в цвету; *a*—пестик и тычинки, *b*—перерезанная поперек коробочка.

Примером может служить обыкновенный полевой вьюнок (*Convolvulus arvensis*); виды повилики (*Cuscuta*) — паразитные растения с редуцированными листьями в виде чешуек (рис. 637).

Семейство *Boraginaceae*, бурачниковья, включает травянистые растения с обоеполыми правильными цветами; чашечка пятизубчатая или пятираздельная, остающаяся при плоде; венчик колокольчатый, трубчатый или колесовидный. Пестик состоит из двух плодолистиков, однако, в завязи развиваются еще две перегородки и она становится четырехгнездной, образуя четыре лопасти; столбик выходит посредине между лопастями. Плод в виде 4 орешков.

Примерами могут служить виды незабудки (*Myosotis*); медунца (*Pulmonaria officinalis*, рис. 638, 639), огуречная трава (*Borrago officinalis*). Семейство *Labiatae*, губоцветная, заключающее травы или кустарники с супротивными листьями и обоеполыми зигоморфными, редко правильными цветами. Чашечка пятизубчатая, часто двугубая, с 3-зубчатой верхней и двузубчатой нижней губой; венчик двугубый с двулопастной верхней и трехлопастной нижней губой. Тычинок 4, из них 2 верхних длиннее 2 нижних; тычинки прикрепляются к трубке венчика. Завязь четырехгнездная, как у бурачниковых; плод дробный, из 4 орешков. Очень обширное семейство, примерами могут служить виды шалфея (*Salvia*) с двумя тычинками; виды мяты (*Mentha*); будра (*Glechoma hederacea*); богородская трава (*Thymus Serpyllum*); белая глухая крапива (*Lamium album*); розмарин (*Rosmarinus*, рис. 640).



Рис. 626. *Euphorbia helioscopia*, молочай: 2—соцветие, 3—продол. разрез его, 4—мужской цветок, 5—плод, 6—семя. (По Воссидло).

Семейство *Solanaceae*, пасленовья, включает растения с правильными редко зигоморфными (например, у *Hyoscyamus*) цветами пятерного типа; плодолистиков два, завязь двугнездная, редко 4-гнездная. Плод ягода или коробочка. Семена белковые.

Примерами могут служить: белена (*Hyoscyamus niger*), мягко мохнатое растение с слегка зигоморфными цветами и плодами в виде коробочек, открывающихся крышечками; содержит близкий к атропину алколоид гиосциамин (рис. 641); виды табака (*Nicotiana*) с воронковидным или колокольчатым венчиком и плодом в виде коробочки, раскрывающейся по перегородкам (рис. 642); дурман (*Datura Stramonium*) с крупными коробочками, покрытыми шипами; белладонна (*Atropa Belladonna*) с плодами в виде черных ягод; растение содержит алколоид атропин; картофель (*Solanum tuberosum*) с плодами в виде крупных.

шаровидных, зеленых ягод; паслен сладко-горький (*S. Dulcamara*) с фиолетовыми цветами и красными ягодами; паслен черный (*S. nigrum*) с черными ягодами; помидор или томат (*S. Lycopersicum*) с крупными красными ягодами; баклажан (*S. Melongena*) с



Рис. 627. *Acer platanoides*, клен остролиственный: *a*—ветка с плодами, *b*—цветы, *c*—мужской цветок, *d*—обоеполюй цветок, *e*—диаграмма мужского цветка, *f*—диаграмма обоеполого цветка. (Оригин.).

крупными синими плодами, родом из тропической Америки; стручковый перец (*Capsicum annuum*); каэнский перец (*C. baccatum*); жидовская вишня (*Physalis Alkekengi*).

См. *Scrophulariaceae*, норичниковыя, заключающее большую часть травянистые растения с супротивными или очередными листьями и зигоморфными цветами пятерного типа; тычинок часто 4 вместо 5.

Плодолистиков два; плод двугнездная коробочка, раскрывающаяся створками, реже дырочками. Семена белковые.



Рис. 628. *Malva neglecta*, просвирняк; *b*—цветок в разрезе, *c*—плод, *d*—цветка. (По Бушу).

Примерами могут служить: виды коровяка (*Verbascum*) с почти правильным венчиком и 5 тычинками (рис. 643); льнянка (*Linaria*



Рис. 629. *Thea chinensis*.

ные и болотные насекомо-
моядные растения с
зигморфными цветами;
чашечки и венчики дву-
губые, венчик шпорча-
тый; тычинок 2; завязь
из двух плодолистиков,
одногнездная с свобод-
ным центральным семя-
носпем. Плод двуствор-
чатая коробочка. Семе-
на безбелковые. При-
мерами могут служить
виды пузырчатки
(*Utricularia*).

Отряд 19.

Plantaginales.

Сюда относится се-
мейство *Plantaginaceae*,
подорожниковые,
закрывающее растения

vulgaris) с двугубым шпорчатым вен-
чиком (рис. 644); львиный зев
(*Antirrhinum majus*); наперстян-
ка (*Digitalis*, рис. 645) с крупным
колокольчатым венчиком и 4 тычин-
ками; виды вероники (*Veronica*)
с колесовидным венчиком и 2 тычин-
ками; петров крест (*Latraea*
squamaria) — бесхлорофилльное па-
разитное растение; иван-да-
марья (*Melampyrum*) и погре-
мок (*Rhinanthus*) — полупаразитные
растения.

Семейство *Lentiburiaceae*, пу-
зырчатковые, включает вода-



Рис. 630. *Viola tricolor* (var. *vulgaris*), анютины глазки;
b—цветок разорванный, чтобы показать рыльце и пыль-
ники, *c*—столбик и рыльце, *d*—раскрывшийся плод,
e—диаграмма цветка. (По Бушу).

с правильными цветами четверного типа. Плодолистиков два или один; завязь обыкновенно двугнездная, реже 4-гнездная, вследствие развития добавочных неполных перегородок. Плод коробочка, открывающаяся крышечкой, или орешек.

Примером могут служить виды подорожника (*Plantago*, рис. 646).



Рис. 631. *Eucalyptus globulus*; цветы и плоды.

Примерами могут служить: виды подмаренника (*Galium*); кофейное дерево (*Coffea arabica*); хинное дерево (*Cinchona*, рис. 647).

Семейство *Caprifoliaceae*, жимолостные, с супротивными листьями без прилистников, правильными или зигоморфными цветами и большей частью трехгнездной завязью. Большею частью деревянистые растения. Примерами могут служить: бузина (*Sambucus*) с плодом в виде ягоды; калина (*Viburnum Opulus*) с плодом костянкой (рис. 648); гортензия (*Hydrangia hortensia*); жимолость (*Lonicera*), у которой цветы сидят попарно и ерастаются завязями; линнеева

Отряд 20. *Rubiales*.

Мареноцветные.

Отряд включает растения с супротивными листьями и правильными или неправильными цветами четверного или пятерного типа; завязь нижняя, двух- или трехгнездная.

Здесь относится семейство *Rubiaceae*, мареновые, с супротивными листьями, прилистники которых достигают часто такой же величины, как и листья, вследствие чего получается впечатление мутовчатого расположения листовых органов. Цветы правильные четверного или пятерного типа, завязь двугнездная. Чрезвычайно обширное и разнообразное семейство, включающее травянистые растения; большинство видов обитает тропики.

Травка (*Linnaea borealis*), маленький кустарничек с лежачими нитевидными ветвями и розовыми цветами, характерный для хвойных лесов с моховым покровом на земле.



Рис. 632. *Epilobium angustifolium*, капорский чай, иван-чай; *b*—цветок, *c*—пестик, *d*—раскрывающийся плод, *e*—семя с хохолком, *f*—диаграмма цветка. (По Бушу).

Семейство *Valerianaceae*, валериановыя, включает многолетние травянистые растения с супротивными листьями и неправильными несимметричными цветами; чашечка мало заметная, иногда разрастается в летучку при плоде; венчик обыкновенно 5-лопастный, реже 3—4-лопастный. Тычинок 3; завязь нижняя трехгнездная, но развивается только одно гнездо. Плод —

семянка; семена безбелковые. Примером может служить обыкновенная валериана (*Valeriana officinalis*) с розовыми душистыми цветами, собранными в дахазияльные соцветия.

Семейство *Dipsaceae*, ворсянковыея, заключающее также травы с супротивными листьями, но цветы собраны корзинками, одетыми снаружи оберткой из верхних листьев. Общее цветоложе покрыто пленчатыми прицветниками или волосками; каждый цветок имеет у основания свое особое трубчатое покрывальце, окружающее завязь. Чашечка зубчатая или щетинистая, иногда образует летучку при плоде; венчик 4—5-лопастный, иногда почти двугубый. Тычинок 4, прикрепленных к основанию трубки венчика; завязь нижняя, одногнездная, плод орешек. Семена белковые.

Примером может служить короставник (*Knautia arvensis*) с лиловыми цветами (рис. 649).

Отряд 21. *Campanulatae*. Колокольчиковые.

Сюда относится семейство *Cucurbitaceae*, тыквенные, с

однополоыми правильными цветами пятерного типа, нижней трехгнездной завязью и плодом в виде крушной ягоды. Пыльники двугнездные. Травянистые лазящие растения с усиками. Цветы одиночные пазушные, часто очень крупные, желтые или белые; чашечка и венчик у основания сростаются. Семена плоские, овальные, безбелковые.



Рис. 633. *Aegorodium Podagraria*, snyть; *b* и *c*—цветы, *d*—плод, *e*—диаграмма цветка. (По Вушу).

Примером могут служить: тыква (*Cucurbita Pepo*) с плодами в виде гигантской ягоды; огурец (*Cucumis sativus*); арбуз (*Citrullus vulgaris*); бешеный огурец (*Ecballium Elaterium*).

Семейство *Campanulaceae*, колокольчиковая, с правильными обоеполыми цветами пятерного типа и нижней обыкновенно трехгнездной завязью. Плод коробочка.



Рис. 634. *Vaccinium Oxycoccus*, клюква; а—растение с цветами и плодами, б—цветок, с—цветок в разрезе, обращенный вниз, d—тычинка с рогатыми пыльниками, e—диаграмма цветка. (По Бушу).

Примерами могут служить: виды колокольчика (*Campanula*) с крупными обыкновенно синими цветами (рис. 650); букашник с мелкими синими цветами, собранными в головки, окруженные оберткой из прицветников.

Семейство *Compositae*, сложноцветная, самое крупное, заключающее до 13 000 видов (около $\frac{1}{10}$ всех семенных растений), группирующихся в 800 родов (рис. 651).

Сложноцветная хорошо характеризуются соцветиями в виде корзинки, которая окружена общей оберткой из скученных верховых листьев. Общее цветоложе ямчатое, голое или покрытое пленчатыми прицветниками или волосками. Цветы мелкие. Чашечка слабо развита, пятизубчатая, чаще заменяется венцом щетинок или хохолком из волосков, которые разрастаются и образуют при плоде летучку. Хохолок может быть из простых волосков (простой хохолок) или из перистых (перистый хохолок). У

некоторых растений, например, у одуванчика (*Taraxacum officinale*) хоолок сидит на особой ножке, развивающейся из нижней части плода.

Венчик бывает: 1) трубчатый, правильный, пятизубчатый, иногда колокольчато вздутый в верхней части; 2) двугубый, при чем верхняя губа состоит из 2, а нижняя из 3 лепестков; иногда верхняя губа не развивается, а нижняя принимает форму язычка; 3) язычковый в виде длинного плоского язычка с 5 зубчиками на верхушке; 4) воронковидный венчик, характерный, например, для василька (*Centaurea*, рис. 652). Тычинок 5, прикрепленных к



Рис. 635. *Primula officinalis*, первоцвет; 2—продольный разрез цветка, 3—зрелый плод, коробочка, 4—диаграмма цветка, 5—цветок *Primula elatior*. (По Воссидло).



Рис. 636. *Gentiana Pneumonanthe*, горечавка; b—развернутый венчик с приросшими к нему тычинками, c—завязь, d—раскрывшийся плод, e—диаграмма цветка. (По Бушу).

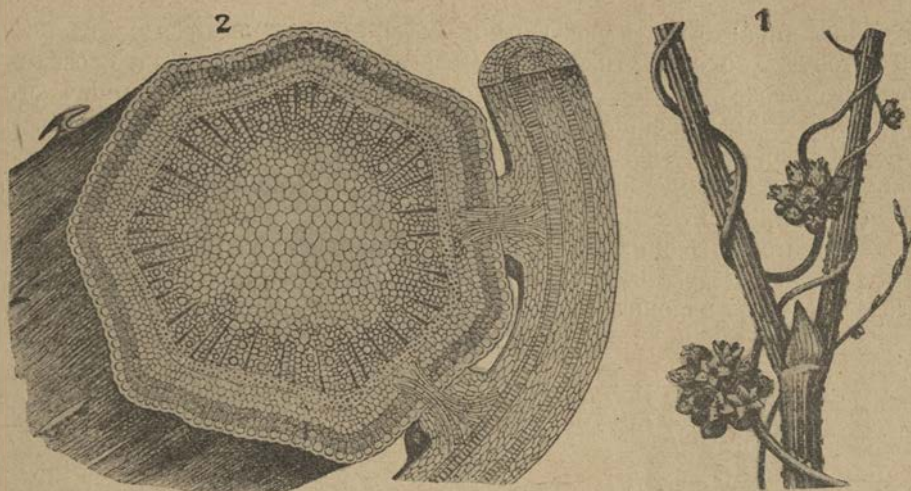


Рис. 637. *Cuscuta europaea*, повилика; 1—паразит на стебле хмеля (*Humulus Lupulus*), ест. велич., 2—разрез через стебци хмеля и повилики в том месте, где повилика присосалась к хмелю двумя сосальцами, увелич. в 40 раз. (По Кернеру).

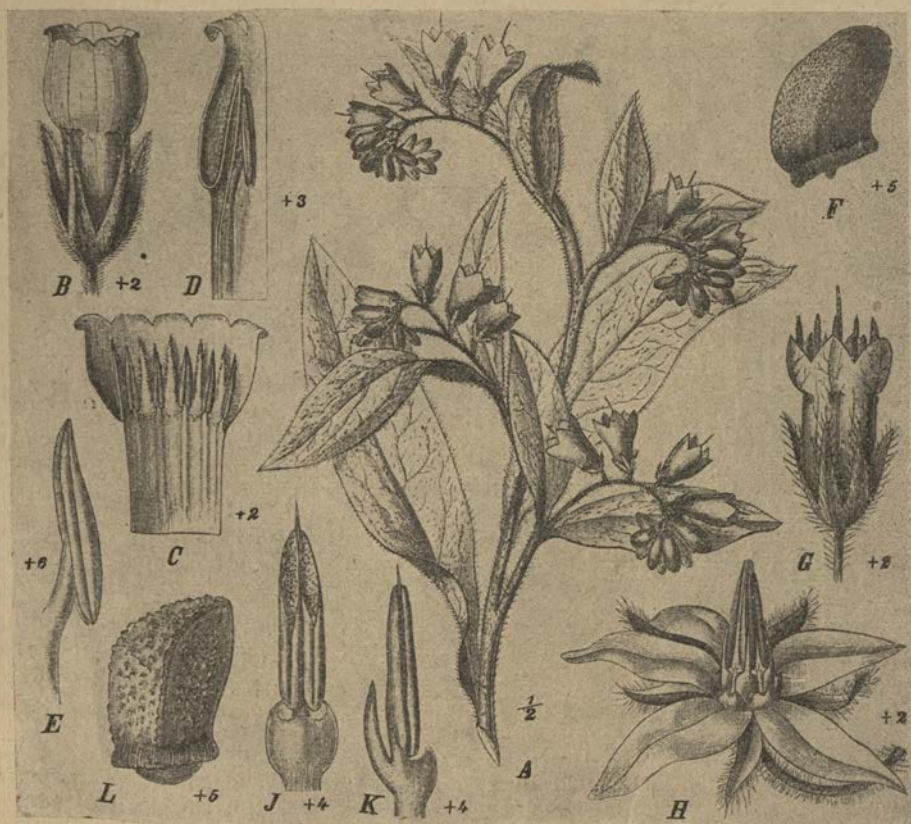


Рис. 638. A—*Symphytum asperrimum*, B—F—*Symphytum officinale*, G—*S. bulbosum*, H—L—*Borrago officinalis*, F и L—орешки.

трубке венчика; нити их свободны, а пыльники склеиваются в трубку, через которую проходит столбик. Пыльники раскрываются на своей внутренней стороне и пыльца скопляется в трубочке; разрастающийся столбик, покрытый обращенными кверху волосками, выдвигает пыльцу из трубочки. Столбик на верхушке двулопастный, его рыльца становятся восприимчивыми к опылению уже после того, как пыльца созрела и высыхала (протандрия).

У некоторых форм, например, у василька (*Centaurea Cyanus*) нити тычинок раздражимы; при прикосновении к ним они укорачиваются, вследствие чего трубочка пыльников опускается, и пыльца, находящаяся в ней, освобождается. Опыление насекомыми у некоторых форм (например, у *Artemisia*) ветром. Завязь нижняя из двух плодолистиков, одногнездная; плод семянка, семена безбелковые.

Сложноцветные делятся на два подсемейства: *Tubuliflorae* и *Liguliflorae*.

Tubuliflorae, трубкоцветные, с цветками только трубчатыми в корзинке или внутренними трубчатыми, и краевыми ложноязычковыми или воронковидными. Примерами могут служить: подсолнечник (*Helianthus annuus*) с очень крупными корзинками желтых цветов; земляная груша (*H. tuberosus*) с клубневидными вздутиями на корнях, содержащими инулин; поповник (*Chrysanthemum Leucantemum*) с трубчатыми желтыми и краевыми белыми язычковыми цветами (рис. 653), виды астры



Рис. 639. *Pulmonaria officinalis*, медуница; *b*—короткостолбчатая форма цветка, *c*—длинностолбчатая форма цветка, *d*—чашечка с плодом в продольном разрезе, *e*—диаграмма цветка. (По Бушу).

(*Aster*); полынь (*Artemisia*); василек (*Centaurea Cyanus*) с краевыми воронковидными цветами; лопух (*Lappa tomentosa*).

Подсемейство *Liguliflorae*, язычковые, характеризуется язычковыми цветами в корзинке и присутствием млечников.

Примерами могут служить: одуванчик (*Taraxacum officinale*),* всем известное травянистое многолетнее растение (рис. 654); виды ястребинки (*Hieracium*); осот (*Sonchus*); козлорядник (*Tragopogon*).

ГЛАВА LVIII.

Историческое развитие растительного царства на земле. Главнейшие этапы в смене растительных форм. Родство современных растений с растениями прежних геологических эпох. Вымирание видов и появление новых видов. Принцип эволюции в развитии растительного царства.

Приведенный выше краткий обзор растительных форм с достаточной ясностью обнаруживает, что существующие в настоящую эпоху виды растений могут быть действительно разбиты на группы по сходству в основных чертах строения. Между близкими видами сходство это настолько глубоко проникает через всю организацию, внешнюю и внутреннюю, растения, что естественно возникает мысль о кровном родстве близких видов. Допустив кровное родство между близкими формами, естественно распространить его и на более удаленные формы и рассматривать весь растительный мир как совокупность форм, более или менее близко родственных друг другу.

Идея кровного родства между видами находит себе подтверждение в целом ряде данных опыта и наблюдения. Выше мы уже указывали на то, что установление границ для вида на практике представляет нередко большие трудности, что неделимой группой форм является чистая линия, которую и следует признать основной биологической единицей. Выделить же чистую линию, однако, удастся лишь в искусственном опыте; благодаря необычайной легкости скрещивания чистых линий между собою, в природе мы находим пеструю смесь чистых линий с гибридами между ними, вследствие чего та крупная единица, которую установил *Линней* под названием вида, по существу представляет собою пеструю смесь близко родственных форм, действительно связанных между собою путем скрещивания кровным родством.

Подобными же действительно существующими связями кровного родства могут быть связаны и виды, дающие плодовые помеси при скрещивании. И наблюдение показывает, что существует целый ряд видов, которые легко скрещиваются в природе и дают промежуточные связывающие их формы.

Но нельзя не сказать, что в общем линеевские виды оказываются уже настолько удаленными друг от друга, что скрещивание между ними



Рис. 640. *Lamium album*, белая глухая крапива; *b*—цветок, *c*—цветок в продольном разрезе, *d*—тычинки и столбик с рыльцами, *e*—диаграмма цветка. (По Бушу).

представляет сравнительно редкое явление. Именно поэтому сам *Линней*, а за ним и целый ряд систематиков полагали, что виды остаются самостоятельными и неизменными с самого момента их возникновения.

Если бы эта мысль была справедлива, то мы находили бы один и тот же видовой состав растительности во все эпохи существования земли. Но на самом деле ископаемые остатки растений показывают, что в разные эпохи существования земли ее растительный покров подвергался весьма существенным изменениям именно со стороны состава видов.

По приблизительному подсчету существующей флоры заключает всего до 200 тыс. видов растений, которые распределяются таким образом:

Покрытосемянные	132 000	}	149 500
Голосемянные	2 500		
Сосудистые споровые	4 500		
Мхи и печеночники	10 500		
Лишайники	6 500	}	50 500
Водоросли	14 000		
Грибы, бактерии и протисты	30 000		

Таким образом, покрытосемянные растения в настоящую эпоху составляют до $\frac{3}{4}$ общего числа видов растений и в этом отношении являются безусловно господствующей группой.

Безусловно господствующей группой являются покрытосемянные также и в том отношении, что в них представлена наибольшая часть запаса живой растительной массы.

Господство, это, однако, сравнительно недавнего происхождения. Оно наблюдается в третичный период, продолжением которого является наша эпоха, и затем распространяется на вторую половину мелового периода.

Так как нам приходится здесь оперировать с данными палеоботаники или фитопаалеонтологии, то напомним, что геологическая летопись, по которой читается прошлое земли, складывается из напластования горных пород осадочного происхождения, т. е. получившихся путем осаднения из воды или наносов текучей водой. Эти горные породы образуют пласты или слои, лежащие в известной последовательности таким образом, что пласты древнего происхождения покрываются более новыми. Относительная древность отдельных пластов характеризуется как слагающими их горными породами, так и находящимися в них ископаемыми остатками растений и животных. Подробное изучение пластов осадочных горных пород и дало возможность разделить прошлую историю земли на эры, эпохи и периоды и характеризовать их определенными горными породами и ископаемыми остатками.

Продолжительность отдельных периодов не может быть установлена в обычных для нас единицах времени; но во всяком случае промежуток времени, который мы определяем столетием или тысячелетием, исчезающе мал для определения продолжительности геологических периодов. Мы даем здесь табличку, в которой обозначены последовательность напластований новейшей, мезозойской и палеозойской групп и относительная толщина пластов (для Англии) при масштабе 20 тыс. футов в дюйме (рис. 655).



Рис. 641. *Hyoscyamus niger*, белена. Отдельно—разрезанный вдоль венчик с проросшими к нему тычинками и плод, раскрывающийся крышечкой. (По Воссидло).

Как уже замечено выше, новейший или четвертичный период представляет собой непосредственное продолжение третичного периода, который характеризуется третичной системой отложений. В течение всего третичного периода господство принадлежало покрытосемянным, при чем, как и теперь, двудольные преобладали перед однодольными.

Господство это началось во вторую половину мелового периода и в верхних слоях меловой системы встречаются ископаемые остатки берез, буков, дубов, платанов, кленов, падубов, плющей, грецких орехов и многих других обычных для нашего взора деревьев и кустарников.



Рис. 642. А—С—*Nicotiana rustica*, D—I—*Nicotiana Tabacum*.

Однако, подробное изучение ископаемых остатков показало, что видовой состав флоры был в это время уже иной. По мере же перехода к более древним напластованиям изменяется и общий характер флоры. Уже в нижних слоях меловой системы современные нам цветковые растения исчезают и господствующей группой в флоре земли становятся голосемянные.

Господство голосемянных проходит через всю мезозойскую эру, и потому она получила название эры голосемянных, которые были представлены четырьмя главными группами: хвойными, гинкговыми, саговниками и бенетгитами. Растительный покров земли в мезозойскую эру, следовательно, коренным образом различался от современного не только

по видовому, но и по групповому составу, так как в то время жили классы, которые, подобно бенеттитам, впоследствии совершенно исчезли с лица земли.

Переходя к еще более древней палеозойской эре, мы находим новое изменение в составе флоры, при чем господство уже принадлежит папоротникообразным.

В течение богатого растительными остатками каменноугольного периода флора была представлена классами кордаитов и семянных папоротников из голосемянных и классами настоящих папоротников, хвощей и плаунов. Семянные папоротники и настоящие папоротники по числу видов составляли приблизительно половину общего числа видов всех растений, при чем, по видимому, особенно многочисленны были семянные папоротники, которые к началу мезозойской эры исчезают (рис. 656).

Тот же основной состав флоры наблюдается и в девонский период, но при переходе к силлурийскому и кембрийскому периодам опять мы встречаем существенное изменение: исчезают голосемянные и папоротникообразные растения, и мы вступаем в эпоху господства водорослей, которыми характеризуется ранняя палеозойская эра.

Таким образом, на основании данных геологической летописи мы можем наметить следующие четыре этапа, через которые прошла флора земли, по преобладанию различных групп растений, а именно:



Рис. 648. *Verbascum Thapsus*, коровяк; *b*—развернутый венчик с тычинками, *c*—пестик и чашечка, *d*—раскрывшийся плод, *e*—диаграмма цветка. (По Бушу).

1. Эра покрытосемянных, начиная с второй половины мелового периода и до наших дней.
2. Эра голосемянных или мезозойская флора.



Рис. 644. *Linaria vulgaris*, льнянка; *b*—цветок, насильственно раскрытый, *c*—плоды, *d*—диаграмма цветка. (По Бушу).



Рис. 645. *Digitalis ambigua*, наперстянка; *b*—цветок, *c*—диаграмма цветка. (По Бушу).

3. Флора папоротникообразных и первичных семянных (семянные папоротники), характерная для второй половины палеозойской эры.
4. Флора водорослей или ранняя палеозойская флора.

Геологическая летопись, без сомнения, слишком скудна и отрывочна, чтобы по ней можно было восстановить полную историю всех изменений,

которым подвергалась, как в целом, так и в частности, флора земли. Тем не менее летопись эта неоспоримо свидетельствует, что видовой состав растительного покрова подвергался непрерывному изменению: одни виды и группы видов вымирали, а новые появлялись на их место. Таким об-



Рис. 646. *Plantago media*, подорожник; *b*—цветок в мужской стадии развития, *c*—цветок в женской стадии (протогиния), *d*—плод, *e*—раскрывшийся плод, высыпвающий семена, *f*—диаграмма цветка. (По Бушу).

разом, мы можем с уверенностью сказать, что виды, подобно индивидам, подвержены вымиранию.

Нам остаются совершенно неизвестными причины вымирания видов; причины эти являются тем более загадочными, что продолжительность жизни отдельных видов весьма разнообразна и не стоит в прямой связи со сложностью организации их. В самом деле, в нашей современной флоре мы находим примитивные формы хвощей, плаунов, папоротников и

голосемянных, успешно отстаивающие свое существование, между тем, как более высокоорганизованные формы тех же классов давным давно вымерли.

Живущее в настоящее время гинкго, которое является единственным уцелевшим представителем некогда обширного класса голосемянных, в сущности сохраняется лишь благодаря искусственной культуре его. Меж-



Рис. 647. *Cinchona succirubra*, хинное дерево.

ду тем, современники гинкговых хвойных и даже более старые и примитивные формы саговников весьма успешно конкурируют с современными покрытосемянными растениями и весьма далеки от вымирания.

Так как долговечность вида не зависит от сложности его организации, то понятно, что в каждый данный момент мы находим на земле полный комплекс форм, начиная от самых примитивных и кончая наиболее высокоорганизованными.

Наряду с вымиранием видов геологическая летопись открывает нам появление новых видов. Если допустить даже, что в природе постоянно происходит зарождение новых организмов из мертвой среды, то во всяком случае этот процесс не мог бы нам объяснить того появления новых видов, о котором свидетельствует геологическая летопись. Мы знаем, что уже



Рис. 648. *Viburnum Opulus*, калина; *a* — ветка с цветами, *b* — ветка с плодами, *c* — цветок, *d* — цветок с отрезанной частью венчика, чтобы показать рыльца, *e* — бесплодный краевой цветок соцветия, *f* — диаграмма цветка. (По Бушу).

организм бактерии настолько сложен, что самопроизвольное зарождение его из мертвой среды невозможно; тем более невозможно подобное зарождение более сложных форм.

Между тем, на протяжении истории земли мы наблюдаем смену одних сложно построенных растений другими не менее, а нередко более сложными формами. Подобное явление возможно только путем изменения организации прежде существовавших форм. Если при переходе от мезозой-

ской эры к современной мы наблюдаем постепенное вымирание голосемянных и появление покрытосемянных растений, то в объяснение этой смены нам остается допустить только одно, а именно постепенное изменение некоторых форм голосемянных,

которые приобрели организацию покрытосемянных и сделались родоначальниками господствующего теперь отдела растений.

Отсюда естественно вытекает вывод, что все существующие в настоящее время формы растений находятся в кровном родстве с существовавшими ранее и что в исчезнувших флорах земли мы должны искать корней настоящей флоры. Геологическая летопись открывает нам и еще один факт капитальной важности, а именно постепенное усложнение растительного организма с течением времени. Усложнение это резко бросается в глаза уже при суммарном обзоре тех главнейших этапов, через которые прошел растительный покров земли со времени ранних периодов палеозойской эры. Но еще более ясно оно выступает при детальном изучении отдельных групп и форм растений.

Усложнение организации сказалось, быть может, не столько в разнообразии внешней формы, сколько в ясном отчленении главнейших органов, корня, стебля и листа, и, главное, во внутренней дифференцировке тканей. В этом отношении господствующие в настоящее время

покрытосемянные растения, без сомнения, занимают самую верхнюю ступень той лестницы, по которой шло усложнение организации растения.

Таким образом, та смена флор, которую открывает нам геологическая летопись, в своем общем ходе знаменует не простую смену одних форм другими, а известный процесс поступательного развития всего раститель-



Рис. 649. *Knautia arvensis*, короставник; *b*— цветы, *c*— плод, *d*— диаграмма цветка. (По Бушу).

ного мира, выражающийся внешним образом в постепенном усложнении организации растения.

Но если таков общий прогрессивный характер хода в смене одних форм другими, то та же геологическая летопись открывает нам отдельные ветви обратного течения, а именно упрощения организации и формы. Подобные случаи редукции и упрощения первоначально сложной организации далеко не редки среди растений. Изучение истории развития показывает, что далеко не всегда, напр., залагающиеся в цветочной почке тычинки или покроволистки вполне развиваются. Подобные случаи недоразвития уже заложенных органов и упрощения организации встречаются среди растений, можно сказать, на каждом шагу и при обзоре растительных форм нам неоднократно приходилось указывать на это явление. Особенно типичным примером крайнего упрощения цветка может служить цветок злаков.

В историческом движении упрощение может зайти весьма далеко, оставляя лишь одну, две черты, которые указывают на происхождение от более сложно организованных предков.

Некоторые ученые высказывают, например, мысль, что мхи произошли от гораздо более сложно построенных форм, чем современные их представители. Это мнение основано, между прочим, на присутствии устьиц в эпидермисе спорогона листовых мхов, где они, повидимому, играют роль рудиментарных органов, т. е. органов, оставшихся от предков и лишенных нормальной функции.

Но как бы ни были часты случаи возврата к более простой организации, они только подчеркивают общее движение вперед, в сторону усложнения организации. Это течение является главным в том историческом



Рис. 650. *Campanula rotundifolia*; 1 и 2—растение, 3—8—строение цветка, 9—поперечный разрез завязи, 10 и 11—рассеивание семян. (По Шмейлю).

процессе, который может быть назван эволюцией форм в растительном мире.

Установив наличие эволюции, естественно искать связи кровного родства между разными систематическими группами современных расте-

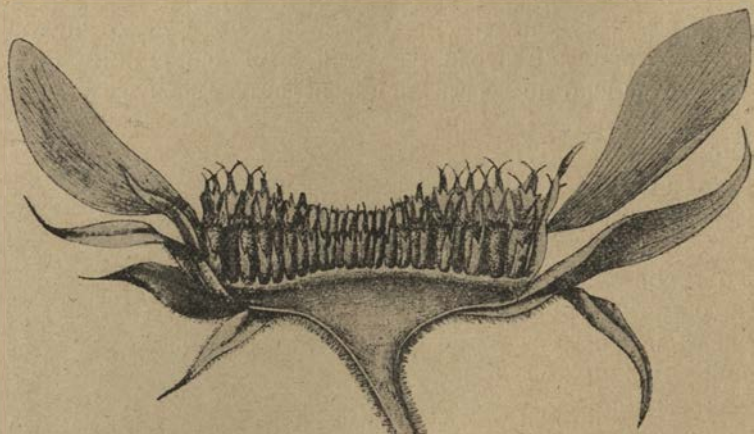


Рис. 651. Соцветие *Helianthus annuus*.

ний, а также между современными растениями и растениями вымершими, принадлежащими прошлым эпохам земли. Эта задача является одной из важнейших задач современной систематики растений, которая стремится



Рис. 652. *Centaurea cyanus*; *a*—соцветие, *b*—отдельный цветок, *c*—краевой, бесплодный цветок, *d*—плод.

построить естественную систему или классификацию всех растительных форм. В естественной классификации или системе растения должны располагаться ближе или дальше друг от друга в строгом соответствии со степенью их кровного родства. В ней должна быть также отмечена последовательность в появлении новых видов или групп видов.

В результате естественная классификация строится по принципу родословного дерева, где отмечаются источники и происхождение каждого из существующих и вымерших видов.

Если бы эволюционный процесс всегда шел по прямому пути постепенного усложнения организации, то для построения родословного дерева растений достаточно было бы расположить их в известной последовательности, начиная от простейших и кончая наиболее сложно организованными. Но мы уже видели, что в эволюции форм наряду с прогрессивными наблюдаются также регрессивные течения. Кроме того, некоторые виды или группы видов могут уклоняться от своих предков в сторону, не упрощая и не усложняя своей организации, вследствие чего на родословном дереве появляются ветви различного исторического, но одинакового морфологического значения.

Так, например, если мы обратимся к простейшим растениям, скажем, к бактериям или одноклеточным водорослям, то мы встретим большое число видов, весьма хорошо отличающихся друг от друга и в то же время стоящих на одном и том же уровне морфологического развития одноклеточного организма.



Рис. 653. *Chrysanthemum Leucanthemum*, нивяник; *b*—краевой ложноязычковый цветок, *c*—трубчатый цветок в продольном разрезе, *d*—диаграмма цветка. (По Бушу).

Это обстоятельство уже значительно затрудняет построение родословного дерева.

Но самое главное затруднение, без сомнения, заключается в скудости ископаемых остатков растений. Если бы растения прошлых эпох были



Рис. 654. *Taraxacum vulgare* (*T. officinale*), одуванчик с цветами и плодами; *b*—цветок, *c*—соплодие, *d*—плод с хохолком (парашютом), *e*—диаграмма цветка. (По Бушу).

также доступны нашему изучению, как современные, то построение родословного дерева и естественной классификации современных видов было бы сравнительно легким делом. Но в действительности ископаемые остатки крайне малочисленны по сравнению с общим числом видов, жив-

ших в прежние эпохи. Геологическая летопись состоит из скудных обрывков и во многих случаях на пополнение ее нет никакой надежды. Нам приходится примириться с мыслью, что огромное количество форм растений исчезло с лица земли, не оставив никаких следов.

Наша современная флора представляет лишь верхушки некоторых ветвей обширного родословного дерева, главный ствол, крупные ветки и корни которого скрыты в недрах земли. Очень скудные остатки ископаемых растений позволяют наметить лишь некоторые черты этого родословного дерева.

Ниже мы даем схему родословного дерева для важнейших современных групп растений так, как она рисуется на основании современных данных систематики и физиологии растений.

Прародителями всех живых существ у нас поставлены первичные хемосинтезирующие формы, о которых нам дают понятие современные хемосинтезирующие бактерии. Весьма возможно, что уже при зарождении этих форм они отличались по своей организации, и что существующие группы растений в самом начале не имели кровного родства между собою, а произошли от нескольких первичных форм, возникших независимо и в разных местах земного шара.

Современные хемосинтезирующие бактерии, таким образом, представляют либо остатки первичной хемосинтезирующей флоры, либо формы, возникшие позднее.

Первичное хемосинтезирующее население земли затем дало несколько различных ветвей потомков, среди которых началась дифференцировка на растительные и животные формы. С одной стороны, отделилась ветвь организмов, которые перешли к питанию готовыми органическими веществами и приобрели пигментный аппарат в протоплазме: эта ветвь цвет-

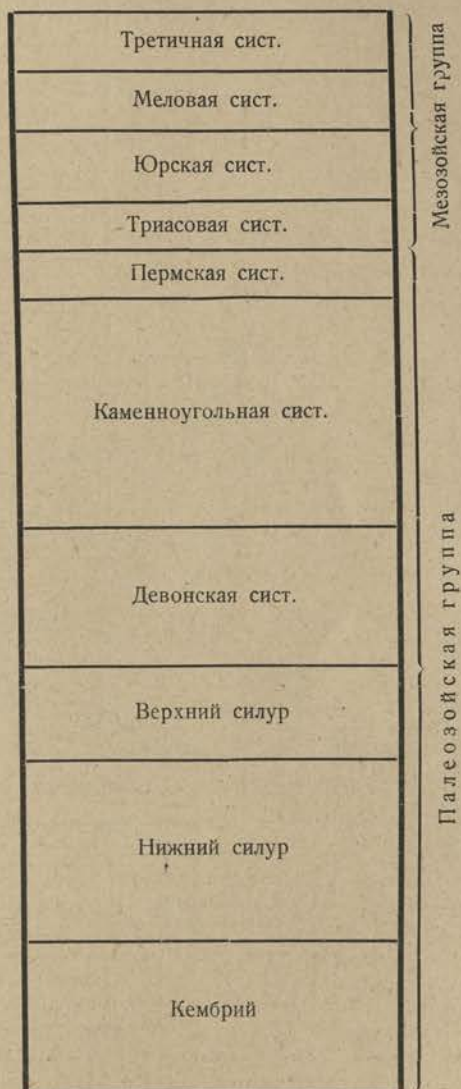
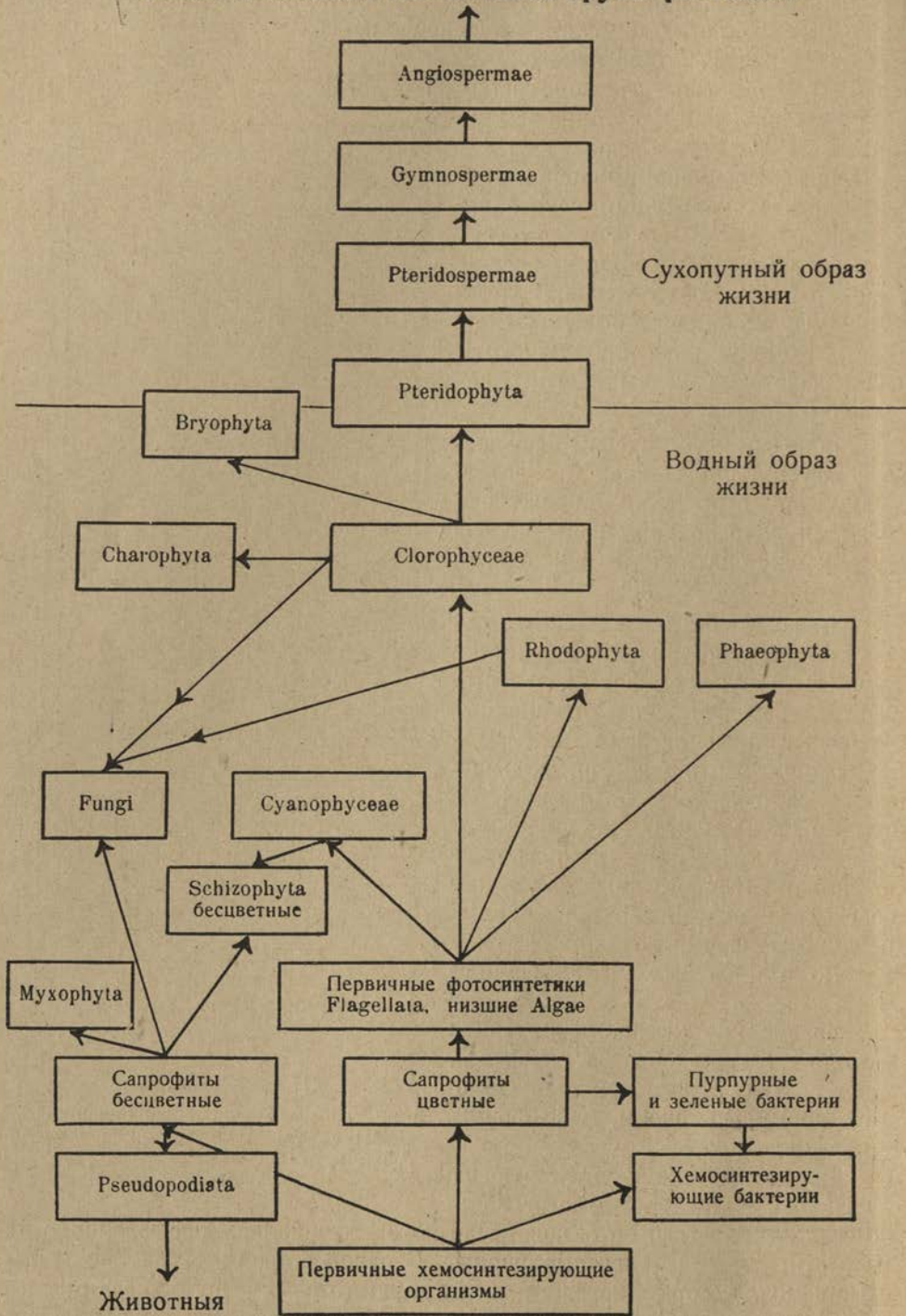


Рис. 655. Схема, показывающая относительную толщину пластов для Англии. Масштаб 20 тыс. футов в дюйме.

Схема эволюции главнейших групп растений.



ных сапрофитов дала затем первичные фотосинтезирующие формы. Представление об этих цветных сапрофитах дают современные пурпурные и зеленые бактерии, которые либо представляют собой остатки очень древней ветви, либо формы, возникшие от современных хемосинтезирующих бактерий.

С другой стороны, первичные хемосинтетики выделили ветвь сапрофитов с бесцветной протоплазмой. Эти бесцветные сапрофиты дали, во-первых, ветвь, которая приобрела животные признаки и сделалась родоначальницей животного царства. Во-вторых, от бесцветных первичных сапрофитов произошли современные формы грибов, миксомицетов и бактерий, лишенных пигментов в протоплазме. У всех этих организмов ясно сказывается примесь признаков животного характера, при чем особенно близки к животным миксомицеты.



Рис. 656. Ландшафт каменноугольного периода.

Первичные фотосинтетики представляли собой очень пеструю группу, о которой могут дать представление современные низшие формы зеленых, синезеленых водорослей и цветных протистов (*Flagellata*), сохранивших некоторые общие признаки с животными.

От группы первичных фотосинтетиков затем отделились четыре ветви, которые физиологически хорошо характеризуются пигментами фотосинтезирующего аппарата: *Cyanophyceae*, *Rhodophyta*, *Phaeophyta* и *Chlorophyceae*.

Из этих ветвей только группа зеленых водорослей прогрессировала в дальнейшем развитии; остальные ветви остановились на некоторой сравнительно низкой ступени организации.

На описываемой стадии развития флоры можно отметить также регрессивные течения. Именно некоторые формы зеленых и красных водорослей потеряли фотосинтезирующий аппарат, перешли к питанию органическими веществами и вошли, таким образом, в группу грибов (*Phyco-*

mycetes, некоторые формы *Ascomycetes*). Точно также некоторые формы синезеленых водорослей потеряли пигмент и дали бесцветные формы.

От группы *Chlorophyceae* затем отделились три ветви: хары, мхи и папоротникообразные. Из этих ветвей наиболее отсталой является группа хар. Что касается мхов, то, как уже замечено выше, возможно их регрессивное происхождение от более высокоорганизованных форм, которые предшествовали папоротникообразным. Во всяком случае предки мхов и современных папоротникообразных уже стали переходить к сухопутному образу жизни и развивать корневую систему в качестве органа поглощающего влагу из почвы. Группа папоротникообразных очень разнообразна и она послужила источником развития целому ряду ветвей различных голосемянных, из которых, повидимому, ветвь саговников была родоначальницей современных покрытосемянных.

Современные папоротникообразные в сущности представляют собой лишь жалкие остатки некогда богатой и разнообразной флоры и при том остатки, составленные из низших форм. Более высокоорганизованные папоротникообразные, как из класса настоящих папоротников, так и из классов хвощей и плаунов (каламиты, лепидодендроны, сагиллярии) вымерли.

Ветвь папоротникообразных, давшая семянные папоротники, также в значительной своей части вымерла, при чем среди вымерших форм мы находим более высокоорганизованные, по сравнению с современными саговниками, бенеттиты и кордаиты.

Бенеттиты могли быть уже прямыми предками современных покрытосемянных, если не всех, то по крайней мере большей части отрядов.

Нам приходится повторить, что данные геологической летописи слишком скудны, чтобы можно было с определенностью установить происхождение отдельных групп растений. Еще не так давно между голосемянными и папоротникообразными существовал пробел, который лишал возможности установить историческую связь этих двух обширных групп. Лишь сравнительно недавнее открытие семянных папоротников сразу пролило свет на происхождение семянных растений вообще и на их значительную древность.

Однако и до настоящего времени различные этапы эволюции современных цветковых растений остаются еще неизвестными. Чем дальше мы подвигаемся вглубь веков, тем больше встречаем пробелов, тем больше затруднений в установлении путей эволюции отдельных групп.

И если происхождение высших форм еще освещается ископаемыми остатками, то для огромного большинства низших форм никаких исторических документов не имеется и филогенетические отношения приходится устанавливать исключительно из данных об организации.

Поэтому бесконечно огромный период эволюции растений до возникновения сосудистых папоротникообразных, период чрезвычайно интересный, остается в сущности за пределами исторического анализа.

Так, например, группа современных зеленых водорослей настолько разнообразна по своей организации, что с большой вероятностью можно

утверждать о ее полифилетическом происхождении. В ней сохранились не только концы ветвей одного ствола, но, быть может, ветви различных стволов. Но как бы ни были скудны наши сведения о прошлом растительного мира, они все же достаточно наглядно свидетельствуют нам о наличии процесса эволюции, который сводится к изменению внутренней организации видов.

Процесс этот протекает для нашего обычного представления о времени с чрезвычайной медленностью. Семянные папоротники бесконечно удаленной от нашего времени девонской флоры в сущности обладают уже всеми основными чертами современных высших растений.

Прогресс организации с общей точки зрения не так уж велик, тем не менее отрицать его нельзя.

Рассмотрение истории растительного мира на земле приводит также к выводу, что и современная нам флора есть лишь одна из ступеней к будущему развитию растений и всего растительного царства, современные растения есть источник новых будущих форм, черты которых нам никогда не придется узнать.

ГЛАВА LIX.

Соотношение между внутренней организацией вида и внешними условиями среды. Пластичность растения и амплитуда пластичности. Модификации и их отношение к наследственности. Мутации и их отличие от модификаций. Различные категории мутаций. Индуцированные модификации.

Выше уже были изложены основания, по которым приходится допустить, что существующие формы растений связаны между собою кровными связями общности происхождения, и что семена одних видов другими происходила путем эволюции в организации. Современные данные палеоботаники слишком скудны, чтобы по ним можно было проследить историю одного какого-либо вида и восстановить, таким образом, отдельные черты в процессе эволюции.

Мы не можем также решить вопроса, произошли ли все известные нам растения от одной единственной первичной формы или же от нескольких, возникших независимо друг от друга. В настоящее время все чаще встречаются сторонники последнего предположения, по мнению которых растительный мир слишком разнообразен, чтобы его прошлое можно было выразить построением одного общего родословного дерева.

Во всяком случае большинство естествоиспытателей признают, что все огромное число существующих видов растений произошло, если не от одной, то от нескольких, немногих первичных простейших форм. Процесс эволюции выразился, следовательно, не только в общем прогрессивном изменении организации, но также и в умножении числа отличных друг от друга форм, в умножении числа видов.

Если прибавить к существующим в настоящее время 200 тыс. видов огромное, без сомнения во много раз превышающее, число видов вымер-

ших, то станет ясно, что процесс эволюции следует характеризовать, как непрерывное производство новых черт в организации, как постоянное расхождение потомков с предками и друг с другом.

Расхождение это оказывается настолько значительным, что формы, происшедшие от одних прародителей, но получившие такие особенности, которые нам позволяют выделить их в два линеевские виды, обыкновенно уже теряют шансы снова связаться узами родства путем гибридизации и, таким образом, возвратиться к исходной линии. За немногими исключениями, каждый линеевский вид действительно представляет собою вполне самостоятельную линию форм.

Между тем, трудно видеть, что по основным чертам строения виды одного рода, а во многих случаях и целого семейства стоят на одной и той же ступени развития. При самом тщательном анализе мы не можем, например, открыть каких-либо прогрессивных черт в организации яблони по сравнению с грушей; однако, виды яблони уже не смешиваются с видами груши путем скрещивания.

Перед нами, таким образом, возникает вопрос; как совершается эволюционное изменение форм, и каковы те действующие внутренние или внешние факторы, которые принимают прямое участие в этом процессе.

Выше, в главе о наследственности мы указывали, что живой материи присуще консервативное свойство сохранять организацию и внешние черты каждой формы, каждого вида из поколения в поколение.

Это консервативное свойство настолько сильно в своем проявлении, что даже в тех случаях, когда происходит скрещивание двух наследственно отличных форм, то, несмотря на полное слияние половых клеток, хромозомы женской и мужской линии не сливаются окончательно. При редукционном делении ядра, предшествующем образованию половых клеток у гибридов, повидимому, происходит обособление хромозом женской и мужской линий, которое и приводит потомство гибридов к возврату к исходным отцовским и материнским формам. Таким образом, если половой акт, при котором происходит, казалось бы, наиболее радикальное внутреннее воздействие на наследственную организацию половой клетки, по существу не вызывает длительного изменения ее, то еще меньше надежды на подобное изменение под влиянием внешних агентов среды.

Наследственность, будучи консервативным свойством, стоит на страже сохранения данной организации и формы, и систематика дает нам огромное количество фактов, подтверждающих удивительное постоянство даже мельчайших черт в организации видов, несмотря на смену поколений. Постоянство это далеко не ограничивается тем сравнительно коротким промежутком времени, с которого началось научное изучение существующих растений. Исследование ископаемых остатков растений показало, что черты вида могут сохраняться в течение геологических периодов. Именно благодаря этому обстоятельству удалось доказать, что некоторые древние виды, вымирающие в настоящее время, некогда пользовались весьма широким распространением (напр., *Ginkgo biloba*).

Но если бы в силу наследственности виды неизменно сохраняли бы свою организацию, то эволюция в том смысле, в каком она рисуется на основании данных фитопаалеонтологии, была бы невозможна. Нам остается, следовательно, подойти ближе к вопросу об изменении организации и рассмотреть, какие элементы вида остаются действительно постоянными и какие подвергаются изменению.

Выше, при описании развития растительного организма было уже указано, что процесс развития находится в прямой зависимости от внешних условий, так как в такой же зависимости находится и любая из физиологических функций.

Мы знаем, напр., что дыхание и фотосинтез в своем течении обуславливаются температурой среды, при чем существуют некоторые кардинальные пункты, максимум и минимум температуры, за пределами которых как дыхание, так и фотосинтез совершенно прекращаются. Подобные же кардинальные пункты наблюдаются и по отношению к росту и развитию растения.

Не только температура, но также и другие внешние факторы, как влага, свет, присутствие кислорода, наличие определенных минеральных веществ или органической пищи, оказывают совершенно определенное влияние на процесс роста и развития не только в отдельности, но также и в разных комбинациях. В зависимости от той или иной комбинации внешних условий, изменяются как быстрота роста, так и внутреннее анатомическое строение органов и их внешний облик.

В результате такого соотношения между развитием растения и внешней средой индивидуумы одной и той же формы никогда не бывают и не могут быть тождественны друг с другом. Напротив, индивидуальные отличия, возникающие под влиянием внешних условий, могут быть очень значительны, как это видно, напр., из сравнения этиолированных растений с нормальными зелеными или растений, выросших во влажной и сухой среде.

Мы знаем также, что под влиянием внешних условий из цикла развития могут выпадать целые стадии и вообще можно сказать, что нет ни одной черты в организации растения, доступной внешнему наблюдению, которая не изменялась бы в той или иной степени под воздействием внешних агентов.

Поэтому, если мы станем ближе исследовать любой из внешних признаков растения, то вскоре же убедимся, что он подвергается целой гамме изменений у индивидуумов одной и той же формы. На первый взгляд может даже показаться, что в растении нет ни одной черты, которая оставалась бы строго математически постоянной. В действительности, однако, такое постоянство существует и оно выражается в некоторых кардинальных пунктах, которые определяют границы изменений. Если мы возьмем какой-либо легко измеримый внешний признак, скажем, величину растения, то легко убедимся, что несмотря на большие вариации, она не выходит из некоторых предельных, максимальной и минимальной. Независимо от внешних условий, эти предельные величины определяются вну-

тренней организацией растения и потому понятно, что они будут различны для разных видов.

Совершенно то же самое можно сказать относительно любого внешнего признака: как бы ни были велики его изменения, они всегда заключаются в известных пределах, определяемых организацией данной формы, данного вида. Таким образом, развитие растения является результатом взаимодействия между внутренней организацией вида, устанавливающей пределы изменяемости, и внешними условиями.

Возьмем в качестве примера соотношение между температурой и ростом. Выше мы видели, что для каждого вида существуют кардинальные температуры, за пределами которых рост совершенно прекращается; абсолютная величина этих температур для разных видов очень различна, но для каждого вида они остаются постоянными. В пределах, устанавливаемых кардинальными температурами, рост совершается с разной скоростью, и потому мы отличаем оптимальную температуру, при которой он достигает максимальной скорости. Подобный оптимум мы находим для каждой физиологической функции и для каждого внешнего фактора.

А так как весь процесс развития складывается из целого ряда физиологических функций и происходит при ближайшем участии многих внешних факторов, то в конце концов мы можем отличать некоторую оптимальную комбинацию внешних агентов, при которой развитие растения совершается с максимальной энергией.

Но наряду с этой оптимальной мы должны также отличать еще и те предельные комбинации, за которыми развитие становится для данного вида невозможным. В этих пределах, устанавливаемых внутренней организацией вида, развитие совершается с различной энергией и в соответствии с этим отдельные черты подвергаются изменению. Так как в естественных условиях произрастания комбинации внешних агентов изменчивы как в пространстве, так и во времени, то мы и наблюдаем в развитии индивидуумов одной и той же формы различные видоизменения, различные вариации в каждой из внешних черт.

Причина этого явления, без сомнения, лежит во внутренней организации вида, в присущей ей пластичности.

Благодаря пластичности, растительный организм осуществляет весь сложный физико-химический процесс развития при очень разнообразных комбинациях внешних условий, если они не выходят за пределы, устанавливаемые организацией вида.

Пластичность организации внешним образом проявляется двояко: во-первых, физиологически в отношении напряженности внешних факторов, во-вторых, морфологически в изменениях внешних признаков или черт растения.

В отношении внешних факторов пластичность определяется тем интервалом в напряженности или количестве внешнего фактора, в пределах которого совершается развитие. Возьмем в качестве примера отношение к температуре среды, как к одному из основных внешних факторов развития. У огромного большинства бактерий развитие совершается

между + 3 и + 45° С, — следовательно, температурный интервал равен 42°. У *Bacillus subtilis* он достигает 52° (между + 5° и 57° С), тогда как у видов, живущих в теле человека, напр., у *Bacillus tuberculosis* и *Diplococcii gonorrhoeae* он сокращается до 10—12° (между 29° и 41° С). Температурный интервал в данном случае определяет размах или амплитуду пластичности вида по отношению к температуре.

Подобным же образом мы можем выразить амплитуду пластичности по отношению к напряженности света, содержанию кислорода, количеству воды в почве, концентрации минеральных солей и другим внешним факторам, влияющим на физиологические функции растения, а через них и на весь процесс развития.

Что касается вариаций во внешних чертах строения, то, как уже сказано, они также вращаются в известных пределах. В тех случаях, когда эти вариации поддаются учету или измерению, мы можем выразить пределы числовыми величинами. Экспериментальная генетика располагает довольно богатым числовым материалом, касающимся вариаций некоторых органов или частей растения. Возьмем для иллюстрации несколько примеров из этого материала.

Число лепестков у калужницы болотной (*Caltha palustris*) варьирует в пределах от 5 до 9, при чем число индивидуумов распределяется таким образом:

Число лепестков	4	5	6	7	8	9	10
Число растений	0	233	45	6	4	3	0

Таким образом, амплитуду пластичности в организации по отношению к числу лепестков мы можем выразить интервалом между числами 5—9.

По данным *Йогансена* вес семян у разных чистых линий фасоли (*Phaseolus vulgaris*) варьирует в следующих пределах:

Вес 1 сем. в сантигр.	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90
Число семян															
Линия А	—	—	—	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2	
„ Е	—	4	1	12	29	62	65	57	19	6	—	—	—	—	
„ Н	1	6	20	60	106	114	75	33	3	—	—	—	—	—	

Из этих данных видно, что амплитуда пластичности по отношению к весу семян у линии А определяется интервалом 35—85 сантигр.; у линии Е — 25—65 и у линии Н — 20—60 сантигр.

Возьмем, наконец, в качестве примера такие изменения внешних черт, которые не поддаются прямому измерению. Выше уже было ука-

зано, что форма и величина листьев подвергается у многих растений существенным изменениям на одном и том же растении. У водяного лютика (*Ranunculus fluitans*); напр., погруженные в воду листья имеют пластинки, рассеченные на мелкие доли, тогда как у надводных листьев пластинки цельные. Амплитуда пластичности по отношению к строению листа в данном случае весьма велика для одного и того же индивидуума. Но она может быть очень значительной также и у разных индивидуумов. Так, напр., у плюща (*Hedera Helix*) теневые экземпляры имеют пятилопастные листья и никогда не цветут; между тем как экземпляры, выросшие при достаточном количестве света, приносят цветы и имеют овальные листья без всякого следа лопастей.

Как ни различна в указанных примерах форма листьев, она все же заключена в известные пределы, которые можно выразить графически и таким путем установить амплитуду пластичности.

Все те изменения внешних признаков растения, его внутреннего анатомического строения и физиологического аппарата, которые являются результатом воздействия внешних факторов роста и развития, носят в генетике название модификаций. Их можно уподобить физическим состояниям или модификациям любого неорганического тела. Мы знаем, напр., что вода, в зависимости от температуры, может переходить из состояния газа в состояние жидкости и твердого тела. Совершенно также и организм принимает в пределах своей пластичности различные модификации под влиянием внешних условий.

Многочисленные произведенные весьма тщательно опыты показывают, что модификации не наследственны.

Мы можем взять калужницу болотную (*Caltha palustris*) с 9 лепестками в цветах, отдельно ее культивировать и все же в потомстве ее найдем преобладающее число индивидуумов с 5 лепестками. Точно также, если мы возьмем самое крупное или самое мелкое семя какой-либо чистой линии фасоли, то в потомстве найдем все те градации веса семян, которые свойственны этой линии и амплитуде ее пластичности.

Выше мы уже указывали, что чистой линией называется потомство гомозиготного индивидуума (т. е. индивидуума с одинаковыми наследственными зачатками в мужских и женских гаметах), получающееся путем самооплодотворения; потомки затем могут скрещиваться между собой, но чистая линия сохраняется.

Таким образом, если в нашем распоряжении есть чистая линия, то исследуя и измеряя ее модификации, мы легко можем установить наследственность каждой из них без опасения, что результаты будут спутаны явлениями гибридного характера. Именно таким способом *Йогансену*, который ввел понятие о чистых линиях, удалось доказать, что модификации не наследственны. Согласно представлению *Йогансена*, каждая чистая линия имеет свою особую наследственную организацию в форме диплоиды, составленной из наследственных зачатков или генов. Гены можно уподобить типам химических соединений, точнее

основным их радикалам, и процесс наследственности сводится к передаче генов от родителей к потомкам.

Под влиянием внешних условий некоторые гены могут не получить надлежащего внешнего выражения, вследствие чего образуются модификации в строении и внешних признаках растения. Однако, каждая модификация точно соответствует определенному комплексу внешних условий и потому, комбинируя внешние условия, мы можем получить определенные модификации или фенотипы.

В естественных условиях произрастания растений чаще всего встречается некоторая средняя комбинация внешних факторов роста, которой отвечает некоторая средняя модификация или фенотип данного вида, которую мы принимаем условно за нормальный тип. От этого типа встречаются отклонения более или менее редкие и значительные, в зависимости от редкости и необычности комбинирования внешних факторов. Если эти отклонения укладываются в амплитуду пластичности данного вида, растение развивается и дает потомство, если нет, оно погибает. Мы знаем, напр., что зеленое растение для поддержания своего существования должно обладать определенным запасом хлорофилла в своих листьях. Проростки, располагающие запасом готовой органической пищи, могут получиться не только на свету, но также и в полной темноте; однако, нормальное развитие и потомство получаются лишь при соответствующем данному виду минимальном количестве хлорофилла и надлежащем освещении. Те же проростки, которые образуют меньшее количество хлорофилла, чем это возможно по амплитуде пластичности данного вида, или вырастут в местах слишком слабо освещенных, естественно осуждены на вымирание.

Таким образом, вывод экспериментальной генетики, что модификации не наследственны, исключает возможность изменения идиоплазмы, а, следовательно, и внутренней организации вида под воздействием внешних факторов.

Мы опять возвращаемся к идее о постоянстве видов. Изучение изменчивости внешних черт строения в связи с влиянием внешних условий показывает, что каждый вид и каждая чистая линия складывается из индивидуумов, отличающихся друг от друга, вследствие чего получается более или менее длинная градация форм с тождественной идиоплазмой. Путем определенной комбинации внешних условий можно получить от каждого вида определенную же форму, отличную от других, но с той же идиоплазмой.

Изменчивость определяется свойствами идиоплазмы; у разных видов она может быть различна, и потому мы можем различать видовую пластичность, которая измеряется амплитудой ее. В зависимости от величины амплитуды, мы можем различать более и менее пластичные виды.

Чем шире амплитуда пластичности, тем больше разнообразия в строении и внешних формах индивидуумов, принадлежащих данному виду или чистой линии.

Так как в основе пластичности лежат свойства идиоплазмы, то понятно, что амплитуда пластичности должна передаваться по наследству.

Таким образом, каждый зародыш нового поколения получает по наследству способность воспроизвести все те фенотипы или модификации, которые заключаются в пределах амплитуды пластичности данного вида. Попадая в определенные внешние условия, он воспроизводит одну из возможных модификаций; другие зародыши воспроизводят другие модификации и в результате получается скала изменчивости, характерная для данного вида.

Но, как уже сказано, свойства идиоплазмы остаются неизменными, а с ними и вся организация вида.

Для возникновения нового вида путем видоизменения старого необходимо изменение свойств идиоплазмы, необходимо, чтобы один из потомков воспроизвел такую модификацию, которая вышла бы за пределы амплитуды видовой пластичности.

Опыты и наблюдения показывают, что подобное явление действительно совершается в растительном царстве, при чем модификации этого порядка носят название мутаций.

На значение мутаций, как источника происхождения новых видов, особенное внимание обратили *С. И. Корминский* и *Гуго де Фриз*; последний на них построил теоретическое представление о видообразовании.

Мутационное отклонение по своему объему может быть очень значительным и захватывать все внешние признаки растения; но оно может также проявляться лишь незначительным отклонением в одном каком-либо признаке.

В последнем случае мутация по внешнему эффекту может значительно уступать обыкновенной модификации, не теряя своего принципиального значения.

Наглядным отличием мутации от обыкновенной модификации служит то обстоятельство, что с момента своего появления она становится наследственным признаком.

Наследственность в данном случае легко доказать, во-первых, путем выделения потомства мутанта в одну обособленную линию. Как бы мы не изменяли внешние условия, мутационный признак остается, подвергаясь изменчивости в той же степени, в какой подвергается любой из наследственных признаков.

Кроме того, при скрещиваниях мутанта с немутантами в потомстве наблюдаются в отношении мутационного признака такие же явления расщепления по закону *Менделя*, какие свойственны вообще всякому наследственному признаку.

До настоящего времени решительно ничего неизвестно о причинах возникновения мутаций; будучи сравнительно редким явлением, они появляются вдруг без связи с какими-либо видимыми причинами. При этом происходит какой-то внутренний сдвиг в организации идиоплазмы,

вследствие которого растение получает новый наследственный признак или целый ряд признаков.

Различают несколько категорий мутаций.

Во-первых, мутант может появиться в виде побега на индивидууме, сохраняющем все признаки вида. Примером может служить найденный Бауром лишенный хлорофилла побег на нормальном зеленом экземпляре *Melandrium album*, который рос вместе с другими дикими экземплярами этого растения в окрестностях Берлина. Потомство этого побега, полученное половым и вегетативным путем, вполне сохранило этот признак, т. е. было лишено хлорофилла.

Сравнительно часто возникают мутирующие побеги с иной окраской цветов; так, напр., Ветсон получил на *Lathyrus odoratus* побег с чисто красными цветами.

Более оригинальный случай мутации наблюдал Баур у львиного зева (*Antirrhinum majus*); вместо цветка в пазухе прицветника образовался целый побег с несколькими женскими цветками, околоцветник которых настолько уклонялся от околоцветника обыкновенных цветов, что побег можно было бы отнести даже к другому семейству.

Вторую категорию мутаций представляет появление мутантов, которые отличаются от материнского растения в целом ряде признаков и которые являются как бы родоначальниками новых видов.

Подобного рода мутации впервые наблюдал Гуго де Фриз у *Oenothera Lamarckiana*, американского растения, занесенного в Европу и здесь одичавшего. На запущенном поле около Амстердама Гуго де Фриз нашел большое количество энотеры и обратил внимание на целый ряд уклоняющихся форм. Из них особенно бросались в глаза *Oe. nanella* карликового роста и *Oe. lata* с очень широкими листьями. * При искусственном выведении энотеры из семян, собранных от нормальных экземпляров, появлялись в небольшом числе уклоняющиеся формы. Гуго де Фриз на основании этих опытов культуры высказал мысль, что энотера вступила в период мутации, когда начинают возникать новые виды. Некоторые из уклоняющихся форм, как *Oe. laevifolia*, *Oe. brevistylis*, *Oe. nanella*, *Oe. gigas*, *Oe. rubrinervis*, *Oe. albida*, *Oe. oblonga* оказались в потомстве постоянными и не отличались от обыкновенных видов; другие же, напр., *Oe. scintillans*, давали смешанное потомство.

Позже вопрос о мутациях энотеры подвергался всестороннему изучению, однако, и до сих пор он еще не решен окончательно. Гистологическое исследование показало, что при делении ядер у энотеры наблюдаются неправильности в распределении хромозом между дочерними ядрами. Так, напр., у *Oe. gigas* найдено 28 хромозом вместо 14 нормальной формы; у *Oe. lata* найдено 15 хромозом.

Мутации, подобные мутациям энотеры, до настоящего времени не наблюдались ни у одного растения, за исключением некоторых диких видов *Rubus*. Но так как эти виды представляют собой видовые помеси, то некоторые ученые высказывают предположение, что и *Oe. Lamarckiana*

представляет собой гибрид между двумя видами, и что появление уклоняющихся форм есть результат расщепления.

Третья категория мутаций наблюдается у высших зеленых растений и состоит в появлении растений с пестрыми листьями, у которых на общем зеленом фоне наблюдаются отдельные белые разной формы и величины пятна. Особенностью этих мутаций является то, что они наследуются только через мать. По наблюдениям *Ваура* у *Antirrhinum majus* на каждые 1000—2000 экземпляров появляется одно растение *albomaculata*, т. е. с пятнистыми листьями.

Формы *albomaculata* наблюдаются у любого растения в культуре при достаточном числе экземпляров.

Кроме этих трех категорий более или менее изученных мутаций, существуют еще и другие, о которых, однако, до сих пор имеется слишком мало проверенных экспериментальных данных. Эта область явлений изменчивости находится в настоящее время еще в периоде опытного исследования, вследствие чего построение нормальной классификации было бы преждевременным.

О причинах появления мутаций до сих пор никаких определенных данных нет, а потому нет возможности установить какие-либо законности в их появлении.

Однако, по отношению к мутациям первой категории, когда мутант отличается от родителей в одном наследственном признаке, имеется опытный материал.

Материал этот добыт опытами с низшими растениями, бактериями и грибами, которые представляют для экспериментатора то удобство, что при сравнительной простоте методов выращивания в короткое время можно получить большое число следующих друг за другом поколений.

Так, напр., *Шиману* удалось получить от плесени *Aspergillus niger* при воздействии ядовитых растворов и высоких температур особые расы, которые сохраняли свои признаки в потомстве. Особенно многочисленны данные о мутирующих расах бактерий. Так, напр., *Bacterium coli mutabilis*, вообще говоря, неспособен сбраживать молочный сахар; однако, при разведении на среде, содержащей этот сахар, появляются индивидуумы, которые начинают сбраживать его и производить молочную кислоту. От этих индивидуумов легко вывести расы, которые из поколения в поколение сохраняют способность сбраживать молочный сахар. У этих рас, однако, всегда встречаются в небольшом числе индивидуумы, лишенные этой способности.

Кроме того, если расу, сбраживающую молочный сахар, выращивать на среде, содержащей известь, то раса совершенно теряет свою приобретенную ранее способность и как бы снова превращается в нормальный тип *Bacterium coli mutabilis*. Подобных примеров унаследования определенных новых признаков у бактерий известно теперь довольно много. Однако, то обстоятельство, что приобретенный новый признак сравнительно легко утрачивается при перемене внешних условий, побуждает генети-

ков относиться скептически к подобным, воспроизведенным искусственно мутациям.

Мутации этого рода относят к особой категории индуцированных модификаций, т. е. таких модификаций, которые сохраняются несколько поколений, что и дает впечатление передачи их по наследству.

Так, напр., если культивировать *Bacillus prodigiosus* на крахмалистом субстрате (хлебе или картофеле), то он производит темнокрасный пигмент лишь при комнатной температуре; при повышенной же температуре, напр., при 30—35° С, колонии остаются бесцветными. Если эти бесцветные колонии затем перенести в комнату с обыкновенной температурой, то проходит несколько часов или даже дней, прежде чем обнаружится образование пигмента. Понятно, что за это время успеет смениться ряд поколений бесцветных, вследствие чего получается впечатление унаследования бесцветности как признака при условиях, вполне благоприятствующих образованию пигмента. Точно также если выращивать обыкновенную редиску (*Raphanus sativus*) в условиях плохого питания, то, вместо обыкновенных корневых клубней, она дает цветущие побеги, которые, продолжая развиваться в плохих условиях, производят небольшое число тощих семян. Из этих семян затем получаются уже в хороших условиях питания растения, лишенные клубней и рано расцветающие; новое поколение, однако, возвращается к первоначальному типу.

В данном случае влияние внешних условий распространяется на второе поколение вследствие того, что зародыш питается первое время на счет запасных веществ семени материнского растения. А так как этих запасов при плохих условиях питания откладывается мало, то понятно, что зародыш питается неудовлетворительно и дает слабое растение, которое не может сразу использовать лучшие условия питания.

Несмотря на всю простоту и кажущуюся правильность этого объяснения, оно далеко не охватывает всех сторон рассматриваемого явления.

В основе всех внешних черт развития без сомнения лежит деятельность физико-химического аппарата растения, который можно уподобить лаборатории. В силу присущей организму пластичности деятельность этого аппарата или лаборатории видоизменяется в соответствии с той или иной комбинацией внешних факторов. Видоизменения могут быть более или менее глубокими; они могут касаться лишь количественных соотношений в скоростях различных реакций, или же затрагивать качественный характер реакций и самое строение аппарата или лаборатории.

Понятно, что чем слабее затрагивается самое строение аппарата, тем легче совершается переход от одного направления к другому.

Представим себе, например, что посредством перемены в условиях освещения мы получили на одном и том же экземпляре колокольчика круглолистного (*Campanula rotundifolia*) последовательно сначала круглые листья, затем линейные и затем снова круглые. Это будут как раз те модификации, которые не передаются по наследству и которые не затрагивают самого строения физико-химического аппарата, так как форма листа у нашего растения вообще непостоянна. Допустим далее, что под

влиянием специфических условий питания мы получили модификацию колокольчика с малым содержанием хлорофилла в листьях. Из семян этой бледнозеленой модификации могут получиться нормальные зеленые растения, если проращивание семян велось в нормальных условиях. В таком случае мы говорим, что данная модификация не наследственна.

Если же из семян получатся бледнозеленые растения, несмотря на отсутствие тех условий, которые вызвали первоначально слабое зеленение, то нам остается признать, что в физико-химическом аппарате произошли также глубокие изменения, которые для перехода в прежнее состояние требуют продолжительного воздействия внешних условий. Допустим, что для колокольчика на это необходима смена одного поколения. Мы говорим в таком случае, что данная модификация является индуцированной, так как для возврата в прежнее состояние требуется смена одного поколения.

Но может случиться, что изменение физико-химического аппарата настолько значительно, что необходима смена не одного, а целого ряда поколений, как это было отмечено выше для бактерий. Так как возврат происходит под влиянием внешних условий, то ясно, что в процессе изменчивости растения большую роль играет время воздействия внешних факторов.

Если мы от бледнозеленой модификации колокольчика в целом ряде поколений получаем бледнозеленое потомство в нормальных условиях питания, то это дает нам право назвать такую модификацию наследственной мутацией. Однако, мы никогда не можем быть уверены, что наша мутация необратима, так как нам остается неизвестным, сколько поколений должно смениться, чтобы необратимость была доказана.

Таким образом, благодаря открытию индуцированных модификаций, граница между наследственными мутациями и ненаследственными модификациями в действительности сглаживается. Мутации и модификации представляют только различные степени изменения организации. В зависимости от степени изменения идиоплазмы время сохранения уклоняющихся признаков в потомстве может простираться на одно, два или много поколений.

ГЛАВА LX.

Приспособление растения к условиям среды. Приспособляемость и приспособленность. Основные приспособительные черты. Рудиментарные органы. Приспособительные черты по отношению к определенным факторам роста и развития. Приспособления к температуре среды. Температурная амплитуда развития растения. Приспособления к низким температурам. Приспособления к высоким температурам. Сдвиги кардинальных температур: минимума, оптимума, максимума.

Из изложенных выше данных экспериментальной генетики вытекает, что у растений существует две главные категории явлений изменчивости: 1) индивидуальные модификации, которые возникают под влиянием внешних условий и входят в рамки видовой пластичности;

2) мутации, возникающие под влиянием внутренних неизвестных пока факторов и выходящие за пределы видовой пластичности.

Мутации связаны с определенным изменением идиоплазмы, вследствие чего они с момента появления закрепляются наследственностью. Модификации же, как бы они не были значительны по своему внешнему выражению, не наследуются. Эта резкая граница между мутациями и модификациями, однако, сглаживается наличием индуцированных модификаций, которые удерживаются в потомстве в течение одного или нескольких поколений. Как ни мало изучена эта промежуточная категория модификаций, она ясно подчеркивает значение времени, в течение которого растение подвергается воздействию внешних факторов. Существующие опытные данные ясно говорят за то, что организм нуждается в известном промежутке времени, чтобы перестроить свой физико-химический аппарат в соответствии с новыми условиями. Так, напр., если обыкновенную чернильную плесень (*Penicillium glaucum*) перенести на питательный раствор, содержащий наряду с другими веществами также 20% поваренной соли, то мицелий гриба умрет. Но путем постепенного повышения концентрации поваренной соли в питательном растворе можно получить в конце концов мицелий, который будет отлично развиваться и при 20% содержания соли.

Точно также и обратный переход от крепкого раствора поваренной соли к слабому удастся произвести лишь путем постепенного приучения мицелия к более слабым концентрациям.

Понятно, что в зависимости от промежутка времени, в течение которого совершается это приучение, оно может закончиться в период жизни одного поколения (простая модификация) или нескольких поколений (индуцированная модификация). Это обстоятельство дает ключ к пониманию соотношения между изменчивостью организма и его приспособляемостью к внешним условиям.

Мы знаем, что важнейшие внешние факторы развития растения, как тепло, свет, вода и химический состав субстрата чрезвычайно изменчивы на поверхности земли в пространстве и во времени. В силу своей внутренней организации растение предъявляет известные требования к минимальному и максимальному количеству каждого из факторов. Поэтому понятно, что растительная жизнь невозможна на расплавленной лаве вулканов, а жизнь зеленых растений в глубинах океанов, куда не достигает солнечный свет.

Однако, в действительности таких мест на поверхности земли, где совершенно отсутствовали бы растения, чрезвычайно мало. Несмотря на огромную разницу климатов, химического состава почвы и водных растворов в естественных водоемах, всюду мы встречаем растительный покров, всюду мы находим представителей растительного царства.

Для такого совершенного использования земной коры, которое мы наблюдаем в действительности, растение должно обладать огромной амплитудой пластичности.

В самом деле, мы находим растения в полярных морях и океанах, где температура известных слоев воды никогда не поднимается выше 0° , а также в горячих ключах и источниках с температурой до 80° С и даже выше. Зимние сезоны холодов с морозами до -70° С в умеренном и полярных поясах не препятствуют развитию даже крупной лесной растительности.

Чрезвычайно широка амплитуда пластичности в отношении концентрации минеральных солей в воде. Вряд ли найдется на земле такой водоем, где растения не могли бы развиваться из-за повышенного осмотического давления соленосного раствора. Точно также вряд ли окажется много таких мест, которые были бы совершенно необитаемы из-за сухости почвы.

Мы находим растения при самых разнообразных содержаниях кислорода в среде, начиная от обычного его содержания в воздухе и кончая полным отсутствием в известных слоях почвы и воды. Наконец, мы находим растения как в наиболее ярко освещенных местах, так и в почве и на таких глубинах вод, куда совершенно не достигают солнечные лучи.

Если прибавить к этому, что содержание или напряженность каждого из важнейших внешних факторов для роста растений подвержены непрерывным колебаниям во времени, то нельзя не признать необычайной гибкости растительного организма, успешно справляющегося со всеми этими переменами и ведущего свою физико-химическую работу в одном строго определенном направлении. Если бы видовая пластичность охватывала всевозможные комбинации внешних условий, которые осуществляются на поверхности земли, то мы везде находили бы одни и те же виды растений. Наблюдение показывает, однако, что амплитуда пластичности отдельных видов изменяется в весьма широких пределах, вследствие чего и видовой состав растительности изменяется вместе с изменением в комбинациях внешних факторов.

Исходя из представления, что современное богатство видов есть результат эволюционного движения и развития если не одной, то немногих первичных форм, мы должны допустить наличие эволюции и в приспособляемости возникших новых видов к внешним условиям среды.

Эволюция эта могла идти как в сторону расширения амплитуды пластичности, так и в сторону сужения ее.

Приспособляемость каждого отдельного вида к внешним условиям среды может быть определена амплитудой его пластичности. Чем шире амплитуда пластичности, тем совершеннее приспособляемость данного вида к различным комбинациям внешних условий.

От приспособляемости следует отличать приспособленность, так как эти два понятия нередко смешиваются. Приспособленность неизбежно связана с уменьшением амплитуды пластичности, так как чем лучше приспособлен данный вид к определенной комбинации внешних условий, тем меньше шансов у него пережить радикальную перемену в этих условиях.

Выше мы уже указывали, что некоторые бактерии, напр., чахоточный бацилл, в совершенстве приспособлены к температурным условиям среды. Бацилл туберкулеза развивается лучше всего при 38° С с колебаниями в пределах 0,5° С в ту и другую сторону, что вполне отвечает температуре тела у лихорадящих больных. Максимальная температура для того же бацилла равна 41° С, что опять-таки вполне отвечает возможной максимальной температуре тела у больного человека. Наконец, минимальная температура для чахоточного бацилла 29° С значительно выше той, которая свойственна огромному большинству бактерий и лишь на 7½° С ниже нормальной температуры человеческого тела.

На основании этих данных нельзя не признать, что чахоточный бацилл в совершенстве приспособлен к тем небольшим температурным колебаниям крови в теле человека, которые наблюдаются при развитии чахотки. Эта приспособленность, однако, достигнута на счет приспособляемости, так как общая температурная амплитуда для этого бацилла ограничивается всего 12° С; ниже 29° С и выше 41° С нормальное развитие его становится невозможным.

Так как приспособленность тесно связана с определенными и притом наследственными изменениями организации, то для нас важно выяснить, насколько это позволяют современные научные данные, каким образом достигается приспособленность и какую роль она вообще может играть в процессе эволюции видов.

Рассмотрим вкратце относящийся сюда фактический материал.

В эволюции растительного мира без сомнения сыграл огромную роль переход от хемосинтеза к фотосинтезу. Растение приобрело в солнечном луче огромную рабочую силу и потому переход к фотосинтезу нельзя не рассматривать как крупный прогрессивный шаг в организации. Свет сделался необходимым внешним фактором развития, но амплитуда пластичности сузилась, так как для фотосинтетиков сделались недоступными слабо освещенные и не освещенные места.

Замечательно, однако, то, что переход к фотосинтезу не сопровождался таким же крупным шагом вперед в смысле усложнения формы и строения растения. В самом деле, использование света наблюдается уже у пурпурных и зеленых бактерий, а типичные фотосинтетики из группы синезеленых водорослей построены не сложнее многоклеточных бактерий. Дальнейшее усложнение организации, которое можно отнести на счет фотосинтеза, свелось к обособлению фотосинтезирующего аппарата в форме пластид. Но эта черта появляется уже у одноклеточных зеленых водорослей и ничего принципиально нового у высших растений не наблюдается. Напротив, использование света для фотосинтеза наложило печать крайнего однообразия на клетки хлорофиллоносной ткани с того момента, когда пластиды приняли одинаковую дискообразную форму. Таким образом, коренное изменение внутренней организации физикохимического аппарата растения, тесно связанное с приспособлением к условиям среды, само по себе не послужило источником возникновения новых разнообразных форм.

Напротив, переход от одноклеточных форм к многоклеточным без сомнения сыграл решающую роль в процессе усложнения морфологического строения растения. Между тем, переход этот никак нельзя связать с какой-либо определенной физиологической функцией и отнести на счет приспособления к условиям внешней среды.

Зеленые одноклеточные водоросли, у которых имеется половое размножение, по существу располагают всеми теми основными физиологическими функциями, которые наблюдаются у наиболее высокоорганизованных многоклеточных зеленых водорослей. Таким образом, если хары по своей организации стоят чрезвычайно высоко по сравнению, напр., с *Chlamydomonas*, то это обстоятельство никак нельзя связать с эволюцией организации в направлении приспособления к внешним условиям среды.

Следующим капитальным переворотом в жизни растения был переход от водного существования к сухопутному. На первый взгляд может показаться, что этот переход, сопровождавшийся возникновением новой функции испарения и проведения воды, действительно мог бы послужить источником происхождения новых форм.

На самом деле и здесь основные черты строения, тесно связанные с приспособлением к среде, несут удивительную печать однообразия.

Переход к сухопутному образу жизни без сомнения способствовал более резкому обособлению основных органов, корня, стебля и листа, а также их внутренней дифференцировке. Резкое морфологическое различие между стеблем и листом, отсутствующее у высших водорослей, мощное развитие корневой системы и стебля с проводящей системой сосудисто-волокнистых пучков, а также устьичный аппарат эпидермиса — таковы основные черты строения, которые мы наблюдаем у высших растений, перешедших к сухопутному образу жизни, и которые можно рассматривать как результат приспособления к среде. Вместе с тем именно эти черты по своему принципу строения являются наиболее однообразными. Начиная с папоротников, устьичный аппарат, напр., ни на шаг не изменился у всех высших растений. Точно также с переходом сосудисто-волокнистых пучков с одними трахеидами к пучкам с настоящими сосудами принцип строения проводящей системы сохранился неизменным у всех высших сосудистых растений.

Подобное же однообразие мы находим и в основных приспособительных чертах, относящихся к половому размножению растений.

Слияние двух половых клеток и образование одноклеточной зиготы, с которой начинается развитие нового индивидуума, морфологически остается неизменным решительно у всех растений с половым размножением. Начиная с одноклеточных водорослей происходит дифференцировка гамет на мужские и женские, при чем мужские гаметы приобретают подвижность. Весьма замечательно, что эта подвижность сохраняется весьма упорно уже после того, как значительная часть высокоорганизованных растений приспособилась к сухопутному образу жизни и когда фактически опыление, т. е. перенос микроспор на женские половые органы, заменило активное передвижение сперматозоидов.

Наличность жгутиков у сперматозоидов саговников и гинко вряд ли можно считать целесообразным приспособлением; скорее это остаток старой организации, сохранившейся вопреки новым условиям жизни, исключаящим передвижение сперматозоидов для отыскания женских гамет.

Значительным шагом вперед по пути к приспособлению к новым внешним условиям полового акта было развитие пыльцевой трубки и превращение подвижных сперматозоидов в неподвижные генеративные ядра. Начиная с хвойных и хвойниковых, приспособление это сохранилось неизменным у всех высших растений.

Перечисленные здесь основные черты приспособительного характера, будучи весьма древнего происхождения, в то же время отличаются весьма большой устойчивостью, вследствие чего они налагают на строение растительного организма печать однообразия.

Современные научные данные, касающиеся истории развития растительного мира, не позволяют нам проследить шаг за шагом постепенное возникновение и формирование этих черт. Некоторое представление о последовательности возникновения того или иного основного приспособления мы получаем лишь путем сравнения низших и высших растений. Само собою разумеется, что при таком способе исследования мы наталкиваемся постоянно на весьма существенные пробелы, которые невозможно заполнить.

Так, напр., существующие растения не дают нам возможности точно восстановить картину дифференцировки пластид, возникновения устьичного аппарата или пыльцевой трубки, или настоящих сосудов в ксилемной части сосудистоволокнистых пучков. Однако, при сравнении существующих растений мы можем с большой вероятностью заключить, что каждая из основных приспособительных черт возникала не сразу в законченной форме, а проходила через известные ступени постепенного формирования. Так, напр., с большой вероятностью можно сказать, что дифференцировка пластиды началась с обособления пигментированных участков протоплазмы (синезеленые водоросли, *Hydrodictyon*), что участки эти вначале имели неопределенную форму, затем форма их фиксировалась и была разнообразной у разных видов (зеленые водоросли, диатомеи, бурые водоросли), пока эволюция не остановилась на подвижном дискообразном хроматофоре (мхи и высшие растения).

Точно также можно наметить постепенный подход к формированию типичного устьичного аппарата, первичные упрощенные формы которого наблюдаются, напр., у печеночных мхов (*Lunularia*, *Marchantia*).

Не трудно видеть, однако, что сохранившиеся у современных растений более простые формы каждой из основных приспособительных черт дают нам лишь общее представление о ходе эволюции и о возможных промежуточных ступенях ее, но отнюдь не фактические данные о тех действительных первичных формах, которые послужили основанием к развитию каждой отдельной черты.

В самом деле, чтобы получить точную картину развития, напр., устьичного аппарата, нам необходимо восстановить всю ту прямую линию предков современных высших растений, через которую действительно прошло развитие этого аппарата. Между тем, именно этого исследования сделать нельзя при современном состоянии наших знаний о родословном древе растений.

Неясность картины происхождения и исторического развития основных приспособительных черт нередко затрудняет и проведение границы между приспособительными и организационными признаками. Так, напр., реснички сперматозоидов без сомнения являются приспособительным признаком, так как они служат органами передвижения именно мужским гаметам, тогда как женские гаметы лишены их. Мы знаем, что гаметы одноклеточных водорослей, мужские и женские, одинаково снабжены ресничками, напр., у *Chlamydomonas*. Можно поэтому предполагать, что дальнейшее приспособление выразилось лишь в том, что женские гаметы потеряли реснички и превратились в неподвижные яйца. С развитием пыльцевой трубки и мужские гаметы потеряли реснички. Все эти факты как нельзя лучше согласуются с представлением о ресничках, как об органах приспособительного характера. Вместе с тем реснички являются также весьма важным организационным признаком и, как мы видели выше, их число, расположение у зооспор и сперматозоидов играет значительную роль для систематической характеристики отдельных групп растений. У голосемянных, сохранивших подвижные сперматозоиды, реснички последних без сомнения уже не имеют того значения, какое они имеют для низших растений, у которых нет опыления. У саговников и гинкговых, благодаря опылению, сперматозоиды, переносятся на такое близкое расстояние к яйцам, что казалось бы, слияние могло бы быть обеспечено и без специальных органов передвижения. Реснички сперматозоидов в данном случае являются как бы остатком прежней организации и по существу могут быть отнесены к организационным признакам, сохраняющимся вопреки изменившимся условиям внешней среды.

Подобный же характер организационных признаков носят устьица на спорогоне листовых мхов, сосуды у подводных высших растений, воспринимающих воду и минеральные соли непосредственно через эпидермис, и пр.

Во всех только-что указанных случаях за органами приспособительного характера сохраняется хотя и в слабой степени их функциональное отправление: сперматозоиды саговников и гинкговых двигаются в капле жидкости, окружающей яйца, устьица на спорогоне мхов вероятно облегчают газовый обмен для внутренней спороносной ткани.

Но у некоторых подводных высших растений (напр., у *Zanichellia*, *Althemia*, *Elodia*, и др.) сосуды формируются лишь на ранних стадиях развития и затем разрушаются или сохраняются в форме нефункционирующих остатков. Подобные нефункционирующие более органы или остатки их носят название рудиментарных.

Рудиментарные органы, как лишенные функционального отправления, без сомнения, являются чисто организационными признаками, указывающими на характер организации данной формы растения и его происхождение. Таким образом современные, правда, скудные данные позволяют нам установить два важных момента в эволюции каждой основной приспособительной черты: во-первых, известную постепенность в формировании отдельных черт, вследствие чего каждая черта проходит через ряд этапов, приближающих ее к некоторой универсальной форме; во-вторых, сохранение приспособительных черт уже после того, как в силу изменившихся внешних условий реальная необходимость в них миновала.

Отсюда ясно, что каждая приспособительная черта, возникая в качестве ответной реакции организма на условия внешней среды, затем переходит в категорию организационных черт, сохраняемых вне зависимости от внешних условий. Именно это обстоятельство и спутывает реальную границу между приспособительными и организационными признаками. Каждая из основных приспособительных черт настолько глубоко входит в основной план организации растения, что ее по всей справедливости нельзя не отнести к организационным признакам. Существенной особенностью организационных признаков этой категории является, однако, то обстоятельство, что они, будучи функциональными в физиологическом смысле, обнаруживают однообразие в основных принципах строения, вследствие чего они служат как раз теми признаками, которые сближают наиболее крупные группы форм, в остальном весьма отличных друг от друга.

Как уже замечено выше, можем составить лишь гадательное представление об истории возникновения основных приспособительных черт и по существу приспособительная деятельность растения, выразившаяся в процессе их выработки, вероятно надолго, если не навсегда, останется для нас неизвестной. Но мы можем получить некоторые руководящие указания при изучении приспособительных черт, имеющих частный или вторичный характер и находящихся в прямом соответствии с определенными факторами внешней среды.

Рассмотрим некоторые наиболее характерные факты из этой категории.

Температура внешней среды без сомнения является одним из основных факторов развития растения, имеющим одинаковое значение для всех форм. Принимая во внимание свойство белков свертываться при 60—70° С и свойство воды застывать при 0° С, естественно ожидать, что развитие растения должно быть заключено в эти рамки при амплитуде в 60—70°.

На самом деле температурные границы для развития растений гораздо шире.

Опыт показал прежде всего, что точка замерзания соков в растениях ниже нуля и, что еще более замечательно, соки живого растения замерзают при более низкой температуре, чем соки растения предварительно убитого.

Приведем данные, полученные *Максимовым*:

	Точки замерзания	
	Мертвой ткани.	Живой ткани.
Черешки листьев красной капусты . . .	1,4° С	2,8° С
" " <i>Tussilago Farfara</i> . . .	1,1° "	3,1° "
" " <i>Primula acaulis</i> . . .	1,8° "	5,5° "
" " <i>Helleborus niger</i> . . .	2,1° "	5,9° "

Нужно заметить, что образование льда начинается не внутри, и снаружи клетки; по мере того, как идет нарастание кристалликов льда на оболочке клетки, к ним притекает вода из вакуоли с клеточным соком. Живая протоплазма в этом случае пропускает воду лишь медленно, вследствие чего процесс замерзания задерживается; мертвая же протоплазма такого сопротивления не оказывает и потому мертвая ткань замерзает при той температуре, при которой замерзают находящиеся в ней растворы. Во всяком случае приведенные цифры показывают, что в живом растении растворы могут сохранить жидкое состояние даже при -6° С, а может быть и ниже.

Опыт показывает далее, что такая основная функция, как дыхание, у растений совершается при гораздо более низких температурах; по данным *Жюмеля* лишайники продолжают дышать при -10° С, а *Максимов*, экспериментируя с хвоей сосны, ели, пихты, листьями омелы и почками таволги (*Spiraea sorbifolia*) нашел, что у всех этих растений дыхание не прекращается в Петрограде всю зиму, т. е. даже при морозах до -20° С. Энергия дыхания при температурах ниже 0° сильно падает и *Максимов* отмечает, что у сосны при -12° энергия дыхания составляет всего 25%, а у таволги даже только 1%, если принять за 100 энергию дыхания при 0° .

Не подлежит сомнению во всяком случае, что приспособительная деятельность растения не направилась в сторону значительного расширения температурных границ ниже 0° . Существует лишь небольшая группа бактерий и водорослей, которые обитают арктические моря и океаны и у которых полный цикл развития совершается при температуре близкой к 0° или даже ниже на $1-2^{\circ}$.

Огромное большинство растений в приспособлении к низким температурам среды пошло по другому пути, именно по пути периодического ослабления или полной остановки жизнедеятельности на время понижения температуры. Этому направлению приспособительной деятельности, повидимому, способствовало то обстоятельство, что в умеренных и холодных климатах земного шара происходит периодическая смена теплого и холодного сезонов. Процесс развития совершается в течение теплого сезона, когда температура среды стоит значительно выше нуля, а затем с наступлением холодного сезона растения впадают в состояние зимнего покоя.

У огромного большинства растений, обитающих в холодные и умеренные поясы или высокогорные области, зимний покой проходит в тех покою-

щихся формах, которые вообще составляют неотъемлемую стадию покоя в нормальном цикле развития.

Низшие растения часто зимуют в виде спор, облеченных обычно толстыми оболочками и содержащих минимальное количество воды. Семянные однолетние растения зимуют в виде семян, а травянистые многолетники в виде клубней, луковиц, корневищ или корней с зимними почками. Наконец, у деревьев зимуют в сущности все части растения, если не считать взрослых листьев, сбрасываемых лиственными породами перед началом зимы; вместо взрослых листьев зимуют молодые, находящиеся в зимних почках.

Выше уже было указано, что зимний покой складывается из фазы вынужденного и фазы органического покоя. Стадию органического покоя, как и покоящиеся формы, которые выработаны растением, можно рассматривать как следствие приспособительной деятельности растительного организма к изменчивым условиям внешней среды. Однако, мы не можем связать причинную связью стадию органического покоя с каким-либо определенным или даже несколькими факторами внешней среды. Наравне с основными приспособительными чертами стадия органического покоя сделалась организационным признаком, независимым от условий внешней среды. Прямым приспособлением к температурным условиям внешней среды можно считать вынужденный покой, способность протоплазмы переносить замораживание, а также то чередование стадий развития, которое дает возможность растению проводить зимний покой в виде особых покоящихся форм, свойственных стадии органического покоя.

У некоторых растений способность впадать временно в фазу вынужденного покоя зашла так далеко, что они могут переносить длительное замораживание на любой стадии развития. Так, напр., по данным *Чельмана* один арктический вид хрена, *Cochlearia fenestrata*, способен зимовать на стадии незаконченного цветения, перенося охлаждение до -46°C , и затем, по наступлении теплого времени, снова продолжает прерванное развитие с той стадии, на которой его застала зима. Многие альпийские (напр., *Ranunculus glacialis*, *Gentiana nivalis* и др.), а также арктические растения способны без вреда переносить временное замораживание по почкам в стадии цветения. Одним из наиболее распространенных приспособлений для предохранения протоплазмы от вымерзания является обезвоживание клетки. Действительно, многие покоящиеся формы растений, как споры и семена, отличаются весьма малым содержанием воды. Опыты показали вместе с тем, что сухие семена и споры выдерживают без вреда самые низкие температуры, которые вообще можно получить при помощи сжиженных газов. *Беккерель* запаивал высушенные споры грибов в стеклянные трубочки, из которых был предварительно выкачан воздух, и охлаждал их до -190°C в течение 3 недель, а затем выдерживал их 3 суток при -253°C ; после этой операции споры прорастали нормальным образом.

Отсюда можно заключить, что при некотором весьма малом содержании воды для протоплазмы растений не опасна даже температура между-

планетного пространства. Причиной вымерзания протоплазмы при значительном содержании воды, повидимому, является образование льда, которое ведет к свертыванию белков и нарушению внутренней физической конституции коллоидов протоплазмы.

Замечательно, что растение не выработало специальных защитных средств против охлаждения живой протоплазмы. Правда, более или менее толстые покровы из пробковой ткани, развивающиеся на надземных частях многолетних растений, а также выделение смолистых веществ, покрывающих почечные чешуи древесных пород, замедляют быстрое охлаждение живых тканей и могут служить средством защиты при кратковременном понижении температуры. Все эти средства, однако, совершенно недействительны при сколько-нибудь продолжительных морозах, так как растение лишено способности поддерживать температуру своего тела на определенной высоте. В северных широтах при зимних морозах в -20°C и ниже древесина больших деревьев промерзает насквозь, несмотря на сравнительно толстую оболочку из коры. Кроме того, как мы видели выше, некоторые растения способны переносить временное замораживание на стадии цветения без всяких внешних средств защиты.

Новейшие исследования показали, что холодостойкость протоплазмы при нормальном содержании воды в живой ткани достигается химическими средствами защиты, именно накоплением таких веществ, которые препятствуют свертыванию белков при замерзании ткани. Такими защитными веществами являются углеводы из группы сахаров, многоатомные спирты и соли органических и минеральных кислот.

Максимову удалось путем выдерживания живых растений на растворах этих веществ значительно повышать холодостойкость протоплазмы. Так, например, нежное тропическое растение *Tradescantia discolor*, вымерзающее уже при -2°C , выдерживало следующие температуры после выдерживания на растворах:

Глюкозы	-32°C	Маннита	$-7,8^{\circ}\text{C}$
Сахарозы	$-17,3^{\circ}$	Поваренной соли	$-11,1^{\circ}$
Глицерина	$-17,3^{\circ}$	Молочнокалиевой соли	$-11,1^{\circ}$

Подобные же результаты были получены также в опытах с красной капустой.

Наблюдения показали вместе с тем, что у многих растений умеренного климата, зимующих на открытом воздухе, с наступлением зимы значительно повышается осмотическое давление клеточного сока, вследствие накопления в нем сахаров и глюкозидов.

Существуют ли у арктических и альпийских растений, переносящих охлаждение до -70°C , какие-либо новые вещества, повышающие холодостойкость протоплазмы, неизвестно, хотя образование подобных специальных веществ не лишено вероятности.

Во всяком случае обезвоживание протоплазмы и химические средства защиты против ее вымерзания можно рассматривать как некоторый шаг

к расширению амплитуды пластичности в сторону низких температур. Вместе с тем средства эти носят пассивный характер, так как они дают возможность растению лишь пережить неблагоприятный период на счет крайнего замедления или даже полного прекращения процесса развития. Что касается действия высоких температур, то понятно, что они должны вызывать свертывание белковых веществ протоплазмы, и потому оно аналогично действию низких температур.

Это подтверждается также тем фактом, что способность переносить нагревание до высокой температуры повышается вместе с уменьшением воды в протоплазме. Так, например, споры грибов и бактерий, а также воздушно-сухие дрожжи, легко переносят нагревание выше 100°C ; совершенно сухие семена высших растений переносят нагревание до 100°C , а кратковременное даже до 120°C .

При обычном же содержании воды в живой ткани растения быстро отмирают даже при температуре ниже 60°C . По данным Юарта мхи при нагревании до 40°C во влажной атмосфере умирают через сутки. Сакс, производивший опыты с *Nicotina rustica*, *Cucurbita Pepo*, *Zea Mays*, *Mimosa pudica*, *Tropaeolum majus*, *Brassica Napus*, нашел, что ни одно из этих растений не выносит нагревания до 51°C в воздухе.

Таким образом, вообще можно сказать, что растения более чувствительны к высоким температурам; если отмирание при 60°C и выше можно приписать свертыванию белков, то отмирание при более низких температурах остается в сущности необъяснимым. Однако, существует группа термофильных бактерий, которые могут развиваться при $70\text{--}75^{\circ}\text{C}$; некоторые зеленые водоросли живут в горячих источниках при 70°C , а синезеленые даже в источниках с температурой воды до 85° и даже 93°C . Эта, правда, небольшая группа термофильных растений приспособилась к температуре значительно выше той, при которой начинается свертывание белков в растворах. За отсутствием специальных исследований, вопрос о механизме этого приспособления остается открытым.

В тропических странах, в жарких песчаных и скалистых пустынях надземные части растений могли нагреваться до 60°C и выше при действии прямых лучей солнца; подобное перегревание представляло бы значительную опасность для живой ткани, однако, оно, повидимому, устраняется обильным испарением воды, благодаря которому температура надземных частей растения понижается иногда на 1°C ниже температуры воздуха.

К сожалению, мы не располагаем детальными исследованиями в этом направлении; возможно, что у растений, обитающих особенно жаркие места, имеются приспособления, аналогичные приспособлениям термофильных бактерий и водорослей. Не следует во всяком случае упускать из виду, что значительное перегревание живой ткани в воздухе может произойти лишь при действии прямых лучей солнца, которые изменяют свое направление и нагревают лишь в течение некоторой части суток. Поэтому покровы из волосков и пробковой ткани в данном случае могут

играть роль средства защиты против быстрого перегрева. Во всяком случае солнечные ожоги стволов и листьев у высших растений представляют далеко не редкое явление.

Наряду с расширением температурных рамок для нормального развития, главным образом, в сторону более высоких температур, приспособительная деятельность растения выразилась в целом ряде явлений приспособленности к температурным условиям среды.

Приспособленность по отношению к температуре обнаруживается, во-первых, общим сокращением амплитуды между критическими температурами для нормального развития, как показывают нижеследующие цифры:

	Амплитуда		Амплитуда
<i>Bacillus subtilis</i>	52° C	<i>Bacillus anthracis</i>	31°
Гниlostные бактерии	45°	<i>Vaucheria repens</i>	30°
Термофильные бактерии	42°	<i>Mucor racemosus</i>	29°
Дрожжи	40°	Уксусные бактерии	28°
Кукуруза	37°	<i>Pinus silvestris</i>	27°
<i>Aspergillus niger</i>	36°	<i>Ulothrix zonata</i>	24°
<i>Cucumis sativus</i>	35°	<i>Bacillus cyaneo-fuscus</i>	22°
<i>Penicillium glaucum</i>	34°	<i>Acer platanoides</i>	19°
<i>Cucurbita Pepo</i>	32°	<i>Hydrurus foetidus</i>	16°
		<i>Bacillus tuberculosis</i>	12°

Приведенные цифры весьма наглядно свидетельствуют, что температурная амплитуда для нормального развития не только меньше той, которая представляется вероятной на основании высказанных выше теоретических соображений (0°—60° C), но у разных видов она подвергается весьма значительному сокращению. Наибольшее сокращение наблюдается у форм, живущих в среде, температура которой подвергается весьма слабым колебаниям (туберкулезный бацилл).

Далее, приспособленность выражается в передвижениях минимальной, максимальной и оптимальной температур для нормального развития, как видно из нижеследующих данных:

	Минимум	Оптимум	Максимум
<i>Hydrurus foetidus</i>	0° C	10°	16°
<i>Bacillus cyaneo-fuscus</i>	0°	10°	22°
<i>Ulothrix zonata</i>	0°	15°	24°
<i>Mucor racemosus</i>	4°	25°	33°
<i>Acer platanoides</i>	7°	24°	26°
<i>Eurolium repens</i>	7°	30°	38°
<i>Phaseolus multiflorus</i> }	9°	34°	46°
<i>Zea Mays</i> }			
<i>Bacillus anthracis</i>	12°	37°	43°

	Минимум	Оптимум	Максимум
<i>Cucurbita Pepo</i>	14°	34°	46°
<i>Cucumis sativus</i>	15°	37°	50°
<i>Aspergillus fumigatus</i>	15°	40°	60°
<i>Bacillus tuberculosis</i> }	29°	38°	41°
<i>Diplococcus gonorrhoeae</i> }			
Термофильные бактерии	{ 33°	{ 60°	75°
	{ 50°		

Эти цифры показывают, что особенно сильному сдвигу подвергается температурный минимум, который у термофильных организмов выше максимума для целого ряда растений. Вместе с передвижением минимума в сторону более высоких температур наблюдается соответствующее передвижение оптимума и максимума. Оптимум и максимум, однако, могут быть сдвинуты в сторону более низких температур, независимо от минимума. Подобный сдвиг, например, наблюдается у *Hydrurus foetidus* и *Bacillus cyaneo-fuscus*. У синезеленых водорослей, обитающих в горячих родоемах, по видимому, сдвинут только максимум в сторону высоких температур, так как эти водоросли могут развиваться и при обыкновенной температуре.

На основании приведенных данных мы можем, следовательно, прийти к заключению, что приспособительная деятельность растения по отношению к температуре среды выразилась быть может некоторым расширением амплитуды лишь в сторону высоких температур. На низкие температуры растение реагирует временным прекращением или ослаблением процесса развития, при чем защита протоплазмы от вымерзания достигается либо ее обезвоживанием, либо накоплением защитных веществ.

У огромного большинства растений процесс развития заключен в те температурные рамки (0°—60° C), которые естественно вытекают из физических свойств растительной клетки и которые вместе с тем отвечают нормальным температурным условиям, господствующим на поверхности земли в тропиках весь год, а в умеренном и холодном поясах в течение теплого сезона. У отдельных форм наблюдаются явления приспособленности к определенным температурным условиям, которые выражаются, с одной стороны, в сокращении температурной амплитуды, а, с другой, в передвижении минимума и максимума либо в сторону низких, либо в сторону высоких температур.

Приспособление к температуре среды, по видимому, сводится к определенной перестройке химического аппарата растения и не отражается на внешней форме и организации его. Действительно, уже среди бактерий мы находим все градации приспособленности к температурным условиям. Среди бактерий встречаются психрофильные и термофильные виды, а также виды с наиболее широкой и наиболее узкой амплитудой.

Та или иная форма приспособленности к температуре среды не стоит ни в какой определенной связи со сложностью организации растения,

вследствие чего мы вправе сделать вывод, что приспособительная деятельность растительного организма в данном случае не могла быть источником возникновения более сложных форм. Приспособительная деятельность шла независимо от процесса эволюции растительных форм и их усложнения.

ГЛАВА LXI.

Вода, как фактор, вызывающий приспособительную деятельность растения. Приспособления, связанные с поглощением воды. Осмотическое давление клеточного сока. Корневая система и приспособления, связанные с ее развитием. Приспособления к поглощению воды надземными частями. Приспособления, связанные с испарением воды. Приспособления, связанные с передвижением воды по телу растения. Водные растения. Растения амфибии, гигрофиты, мезофиты, ксерофиты. Видовая пластичность по отношению к условиям водоснабжения.

Наряду с температурой среды столь же важным фактором роста и развития растения является вода, которая служит главным растворителем для веществ, входящих в круговорот химического обмена растительного организма со средой.

Содержание воды в живой ткани разных растений и разных частей одного и того же растения колеблется в весьма широких пределах. Наиболее бедными водой оказываются покоящиеся формы; так, напр., воздушно-сухие семена содержат от 12 до 15% воды, споры бактерий до 40%. Органы и части растений, находящиеся в состоянии полной тургесцентности, гораздо богаче водой; напр., листья древесных пород содержат от 60 до 70%, бактерии от 80 до 85%, листья лука огородного до 91%, а качанного салата до 94% воды. Наконец, у некоторых водорослей содержание воды достигает 98% свежего веса. При высушивании семян в эксикаторе до постоянного веса в них все же остается еще от 1 до 3% воды, которую можно удалить лишь нагреванием в сухом воздухе до 100—110° С. Эта вода, повидимому, связана химически с протоплазмой; в пользу этой мысли говорит тот факт, что высушенные в эксикаторе споры, бактерии, кусочки мхов, дрожжи, семена высших растений сохраняют жизнеспособность после более или менее продолжительного пребывания в абсолютном спирту. Сухие споры грибов, дрожжи и бактерии хорошо сохраняются также в серном эфире, бензоле и серо-углероде.

Если бы вода, остающаяся в этих объектах после высушивания в эксикаторе не была связана химически, то по мере проникновения спирта внутрь клеток происходило бы свертывание белков и отмирание протоплазмы, что действительно и наблюдается при действии водного спирта на те же объекты.

Во всяком случае, если вода и связана химически с протоплазмой, то количество этой связанной воды ничтожно по отношению к общему запасу ее, который мы находим в жизнедеятельных органах и тканях растения. Весьма вероятно, что для нормального процесса роста и раз-

вития различные растения нуждаются в различном содержании воды в протоплазме; однако, произвести учет воды, пропитывающей только протоплазму, технически не представляется возможным. Нам остается учитывать только общее количество воды, содержащейся как в мертвых, так и в живых частях клетки. Поэтому при изучении пластичности приходится ограничиваться исследованием тех приспособлений, которые растение обнаруживает по отношению к поступлению воды внутрь клетки, отдаче избытка ее, передвижению по телу растения, а также приспособлений, связанных с переживанием временного, периодического недостатка воды в среде. В противоположность температуре, вода принадлежит к разряду тех внешних факторов, которые оказывают весьма существенное влияние на форму и строение растения, и потому все приспособления, связанные с водоснабжением растения, обыкновенно так или иначе отражаются на внешних признаках растительного организма.

У всех растений, без исключения, вода может поступать внутрь живой клетки только в капельножидком виде. Поэтому общее значение для всех растений имеет концентрация тех водных растворов, которые встречаются на поверхности земли в естественных водных бассейнах и в толще почвы. Мы уже знаем, что скорость поступления воды внутрь клетки определяется концентрацией клеточного сока, которая должна быть выше по осмотическому давлению концентрации раствора среды.

Концентрация раствора клеточного сока, выраженная в атмосферах осмотического давления, у разных растений колеблется в весьма широких пределах, как показывают нижеследующие опытные данные:

	Осмотическое давление в атмосфер.	
Черешок листа <i>Gunnera scabra</i>	5,3	до 7,2
Черешок листа <i>Rheum hybridum</i>	8,1	
Стебли ворсянки (<i>Dipsacus fullonum</i>)	9,0	
Верхушки стебля <i>Helianthus tuberosus</i>	10,3	
Молодые ягоды рябины (<i>Sorbus Aucuparia</i>)	13,5	
Сочленение листа фасоли	20,2	
Камбиальные клетки сосны	18	до 24
Клетки сердцевинных лучей сосны	24	до 30

Пфееффер в стеблевых узлах злаков находил давление до 50, а Фиттинг у некоторых растений пустынь даже до 100 атмосфер.

У некоторых плесневых грибов при искусственном выращивании осмотическое давление может быть доведено до 300 и более атмосфер.

Рацборскому удавалось выращивать *Aspergillus niger* на совершенно насыщенных растворах поваренной соли, а один вид *Torula* на концентрированном растворе хлористого лития.

Отсюда мы вправе сделать вывод, что вряд ли на поверхности земли найдутся такие концентрированные водные растворы в естественных водоемах, вода которых была бы совершенно недоступна для растения.

Наблюдение и опыт показывают вместе с тем, что наряду с такой широкой родовой амплитудой пластичности, отдельные виды обладают специфической приспособленностью к растворам определенной концентрации. Большинство сухопутных растений, черпающих воду из почвенных растворов, приспособилось к относительно слабым концентрациям. Наилучшей концентрацией минеральных растворов для высших растений является концентрация солей от 0,2 до 0,5%. К очень слабым концентрациям приспособлены также растения, обитающие в водоемах пресных вод.

Вода морей и океанов содержит от 1 до 3%, изредка до 4% (Красное море) минеральных солей. Поэтому морские водоросли, будучи хорошо приспособленными к этой концентрации, плохо развиваются или вовсе не развиваются на слабых растворах солей. На основании имеющихся в настоящее время отрывочных сведений можно думать, что для отдельных видов растений существуют вполне определенные минимумы и максимумы концентраций растворов, из которых они успешно могут добывать воду. Подобно тому, как это уже было отмечено для температуры среды, приспособленность растения к определенной концентрации растворов выражается в сокращении амплитуды видовой пластичности, а также в сдвигах минимума и максимума.

Так, напр., если морскую светящуюся бактерию, приспособленную к жизни в растворах 3—4% солей, перенести в более слабый раствор, то свечение тотчас же прекращается; тот же эффект наблюдается, если пресноводную светящуюся бактерию перенести в 3—4% раствор солей.

У морской бактерии, очевидно, сдвинут минимум в сторону более сильной концентрации, а у пресноводной наоборот, сдвинут максимум в сторону более слабой концентрации. Некоторые грибы могут успешно развиваться только на очень крепких растворах, к каковым по данным *Клебса* относится, напр., *Erotium repens*. Опыты *К. Бернара* с орхидными показали, что семена некоторых видов этих растений могут прорасти только на концентрированных растворах сахара.

У большинства высших сухопутных растений очень сильно сдвинут максимум в сторону слабых концентраций; но и среди высших растений есть целый ряд так называемых галофитов или солончаковых растений, приспособившихся жить на солончаковых почвах и по берегам морей и соленых озер.

У этих форм, помимо общего сдвига максимума в сторону более сильных концентраций растворов, наблюдается еще приспособленность к сильным периодическим колебаниям солености раствора, из которого приходится черпать воду. Так, по данным *Келлера*, солерос (*Salicornia herbacea*), растущий на мокрых солончаках Крыма, в молодом состоянии имеет осмотическое давление 15—20 атм., а во взрослом 80—90 атм. Объясняется это периодическими изменениями солености солончаков; весной, во время таяния снегов соленость солончаков сравнительно слаба и этой степени солености соответствует осмоти-

ческое давление молодых проростков солероса; к концу лета соленосность солончаков сильно увеличивается и растение повышает осмотическое давление в тканях.

Нужно заметить, что солерос успешно развивается и на почвах бедных растворимыми солями; таким образом, у него минимум не сдвинут в сторону высоких концентраций почвенного раствора. У других солончаковых растений, встречающихся исключительно на солончаках, повидимому, вместе с максимумом сдвинут и минимум; однако, точных экспериментальных данных на этот счет не имеется.

Нельзя не заметить здесь же, что растворы минеральных солей, помимо осмотического действия, оказывают определенное влияние и чисто химически, вследствие чего в отдельных случаях вопрос об одном осмотическом действии раствора должен быть решен экспериментально. К сожалению, систематических исследований в этом направлении до сих пор не было сделано, и потому весь вопрос о минимумах и максимумах осмотического давления растворов для отдельных видов растений в связи с их приспособленностью нуждается в основательной экспериментальной разработке.

Само собой разумеется, что в процессе приспособления к концентрации растворов среды главную роль играют выработка растением осмотически действующих веществ и накопление их в клеточном соке. Чем выше концентрация питательного раствора, тем выше должно быть осмотическое давление сока в клетках, поглощающих воду. Несмотря на то, что осмотическое давление клеточного сока представляет собой величину изменчивую у одного и того же растения, новейшие исследования обнаружили наследственность этого физиологического признака. Максимов и его сотрудники нашли, что у летних растений, развивающихся в окрестностях Тифлиса в период засухи, осмотическое давление сока выше, чем у растений весенних, которые заканчивают свой рост до наступления засушливого периода. Приведем несколько цифровых данных.

Растения весенние.	Осмотич. давление в атм.	Растения летние.	Осмотич. давление в атм.
<i>Lepidium vesicarium</i>	11	<i>Artemisia fragrans</i>	19
<i>Erodium ciconium</i>	11	<i>Alcea ficifolia</i>	23
<i>Senecio vernalis</i>	15	<i>Centaurea ovina</i>	27
<i>Nonnea lutea</i>	19	<i>Daucus pulcherrimus</i>	30
		<i>Dianthus fimbriatus</i>	34

Так как определение осмотического давления сока было сделано одновременно в начале лета, то не подлежит сомнению, что более высокое давление у летних растений составляет их специфическую наследственную особенность. Таким образом, мы легко можем себе представить, что приспособленность растений к концентрации растворов, из которых они черпают воду, в сущности основывается на деятельности химического

аппарата растения, при помощи которого осмотическое давление клеточного сока всегда поддерживается на определенной высоте.

Гораздо более сложны соотношения между условиями внешней среды и морфологическими особенностями растения, связанными с поглощением воды.

При прочих равных условиях количество поглощенной воды находится в прямой зависимости от величины поглощающей поверхности. В этом отношении между подводными и сухопутными растениями существует большое различие. Вторые, благодаря испарению воды надземными частями, нуждаются в сильном поглотительном аппарате, который и представлен у них в форме сильно разветвленной корневой системы.

Мощное развитие корневой системы, ее сильное ветвление и образование корневых волосков, без сомнения, являются результатом приспособительной деятельности растения к новым условиям водоснабжения, в смысле увеличения поглощающей поверхности.

Интересно при этом отметить, что развитие корневой системы идет впереди развития надземных частей, вследствие чего соотношение между массой корней и массой надземных частей в течение роста растения, изменяется, как показывают нижеследующие данные *Габерланда*.

	Процентное отношение корней к надземным частям		
	Время от начала прорастания		
	I-й период 16 дней	II-й период 30 дней	III-й период 50 дней
Яровая пшеница	148	20	9
„ рожь	93	14	8
Ячмень	90	16	7
Овес	83	12	6

Таким образом, корневая система достигает значительного развития в первый период роста растения, а затем прирост корневой массы отстает от прироста надземных частей.

Масса корней сама по себе еще не дает представления о величине поглощающей поверхности корневой системы. В этом отношении чрезвычайно важна степень разветвления корней. Определение длины всех корней одного экземпляра растения и учет их поглощающей поверхности представляют большие технические трудности. Сделанные в этом направлении исследования показывают, однако, с достаточной ясностью, что степень ветвления корней и величина их поглощающей поверхности у различных видов растений колеблются в весьма широких пределах, при чем эти признаки, несмотря на их количественный характер, находятся в прямом соотношении с приспособленностью растения к более или менее влажной почве и передаются по наследству.

Так, напр., по данным *Ноббе* общая длина корней у однолетних сеянцев пихты, ели и сосны выражается следующими цифрами:

Пихта	1,00 метр
Ель	1,94 ..
Сосна	11,78 ..

Из этих трех пород только сосна способна развиваться на сухих местах; пихта и ель, напротив, требуют влажной почвы. В соответствии с такой приспособленностью стоит и длина корней, которая достигает у сосны огромной величины.

Помимо ветвления, очень большое значение для сухопутных растений имеет глубина проникновения корней в почву и строение корневой системы.

Опыт показывает, что длина корней в вертикальном направлении вовсе не стоит в прямом отношении к высоте надземных частей, как видно из следующих данных:

	Длина корней.
Пшеница	1,36 метра
Ячмень	1,90
Подсолнечник	1,45
Хлопчатник	0,95
Картофель	0,60
Люцерна	2,65

Таким образом, люцерна, которая по высоте стеблей занимает последнее место среди перечисленных растений, обладает вместе с тем наиболее длинными корнями и потому наиболее приспособлена черпать воду из глубоких слоев почвы.

В естественных условиях растение нередко может добывать воду лишь на определенной глубине почвы, где залегает водоносный слой. Виды с поверхностной корневой системой понятно могут существовать только на таких местах, где верхний слой почвы заключает достаточное количество влаги. Многолетние же растения с глубоко идущими корнями хорошо растут на таких местах, где верхние слои почвы подвергаются сильному высыханию, и где однолетники с мелкой корневой системой осуждены на вымирание.

Наряду с длиной корней большое значение имеет и самое строение корневой системы. Мы уже знаем, что существует два главных морфологических типа корневой системы: корень стержневой и мочковатый. Наблюдение показывает, однако, что независимо от этих морфологических, существуют еще биологические типы корневой системы, рассчитанные на поглощение воды из разных горизонтов почвы. Типы эти характеризуются обильным ветвлением на определенном расстоянии от основания корня.

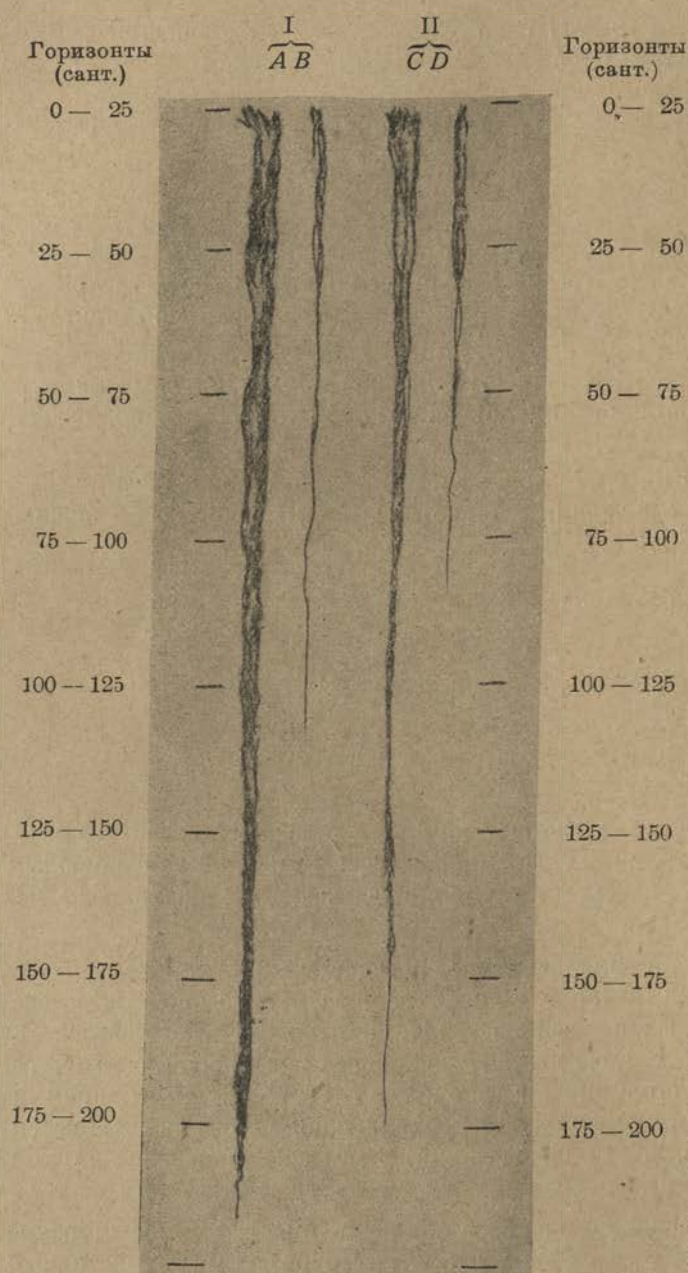


Рис. 657. Метрические различия корневых систем.
 I. Овсы. А—чистая линия из „Гигантск. развесистого“ (*Avena orientalis* var. *flava*) (№ А-305Г, из поздних); В—чистая лин. из „Немерчанского“ овса (*Av. diffusa* var. *mutica*, из очень скороспелых, № А-4114 с).
 II. Яр. пшеницы. С—*Triticum dicoccum* var. *farrum*. (№В-81). D—*Tr. vulg.* var. *ferrug.* № (III № А-129). (По Модестову).

Так, например, сосна, ель, пихта и бук имеют один и тот же морфологический тип корня, а именно стержневой корень. Однако, только у пихты рост главного корня все время опережает рост его боковых ветвей, вследствие чего получается глубоко идущая корневая система. У сосны подобная корневая система получается лишь на глубоких песчаных почвах; на болотах же рост главного корня через некоторое время замедляется и преимущественное развитие получают боковые ветви; в результате вся корневая система приобретает поверхностный характер.

У бука в первые годы его жизни развивается главный корень с небольшим количеством главных веток; начиная с 3-го года ветви эти сильно разрастаются и дают богатую сетку разветвлений; на 5-м и 6-м году главный корень перестает расти, уступая свое место боковым корням, из которых преимущественное развитие получают два или

три. К 30 годам останавливаются в росте и эти корни, и начинают усиленно развиваться их боковые поверхностные ветки. В конце концов, старое дерево бука приобретает чрезвычайно сильно развитую в горизонтальном направлении корневую систему, но вместе с тем очень неглубокую, так как главная масса корней залегает не глубже 1 метра.

Подобная поверхностная корневая система очень типична также для ели. Кто путешествовал по лесам северной и средней России, тому наверное запомнился вид опрокинутой бурей старой ели с тонким пластом земли, вывороченным вместе с корневой системой.

Поверхностная, сильно развитая в горизонтальном направлении корневая система весьма характерна для кактусов, обитающих подтропические американские пустыни. Кактусы обладают способностью сохранять в своем теле значительные запасы воды, которую они запасают в период дождей. Понятно, что в этом случае более целесообразной является поверхностная корневая система, дающая возможность быстро собрать из поверхностных слоев почвы метеорную влагу до ухода ее в более глубокие слои.

Растения же, приспособившиеся к малому количеству воды как в поверхностных, так и в глубоких слоях почвы, имеют корневую систему, сильно развитую в горизонтальном и вертикальном направлениях. Примером таких растений может служить по данным *Коллина* типичное для штата Аризона пустынное травянистое растение *Larrea tridentata*, у которой корневая система распространяется в горизонтальном направлении на расстояние 3 метр. по радиусу и углубляется в почву до 2 метр.

Биологические типы корневой системы, без сомнения, носят наследственный характер и принадлежат к категории приспособительных признаков, закрепленных наследственностью. Прямые опыты *Модестова* с чистыми линиями овса показали, что при культуре в одних и тех же условиях ветвление и углубление корневой системы составляет наследственную особенность каждой линии (рис. 657).

Но у одного и того же вида под влиянием внешних условий развитие корневой системы может сильно колебаться в пределах видовой пластичности, как показывают нижеследующие данные *Модестова*, который культивировал лен в водном растворе и на разных почвах.

	Длина корней в сантим.	Объем корней в кубич. сантим.
Водная культура	15,0	5,0
Супесь	85,0	0,9
Суглинок	85,0	1,1
Торф	106,0	2,2

Опыты *Модестова* с тем же льном показали, что наибольшего развития корневая система достигает при некоторой средней влажности почвы; отклонения в сторону большей или меньшей влажности от этого оптимума подавляют рост корней.

Наряду с выработкой биологических типов корней, приспособительная деятельность растения отразилась также и на развитии корневых волосков, служащих для увеличения поглощающей поверхности корня.

Целый ряд водных и болотных растений совершенно лишены корневых волосков; таковы, например, *Butomus umbellatus*, *Caltha palustris*, *Hippuris vulgaris*, *Menyanthes trifoliata*, *Myriophyllum spicatum*, *Nymphaea alba*, *Victoria regia* и др.

Очень мало волосков образуют хвойные, за исключением тисса. Зато у других растений корневые волоски развиваются в таком изобилии, что поглощающая поверхность корня, по данным Шварца, может быть увеличена:

у <i>Zea Mays</i>	в $5\frac{1}{2}$ раз.
„ <i>Pisum sativum</i>	12 $\frac{1}{4}$
„ <i>Trineea bogotensis</i>	6 $\frac{1}{2}$
„ <i>Scindapsus pinnatus</i>	19

При культуре сухопутных растений в водных растворах корневые волоски весьма слабо развиваются или даже вовсе отсутствуют. Что же касается почвы, то существует оптимальная влажность, при которой волоски образуются в наибольшем числе; отклонения от этого оптимума в сторону понижения и повышения влажности в одинаковой мере подавляют развитие волосков.

Таким образом, образование волосков, будучи наследственным свойством, вместе с тем подвержено большим количественным колебаниям под влиянием внешних условий.

На поглощение воды корнями растений оказывает существенное влияние температура ее и присутствие кислорода. Имеющийся в настоящее время опытный фактический материал, однако, слишком скуден, чтобы можно было отдать себе ясный отчет в приспособительной деятельности растения по отношению к этим факторам. Присутствие воздушных полостей и каналов в подземных частях болотных растений, а также описанные выше дыхательные корни не могут быть поставлены в прямую связь с процессом поглощения воды; эти приспособления по своему характеру должны быть отнесены к той категории приспособлений, которые обслуживают газовый обмен растения вообще.

Поглощение воды надземными частями у огромного большинства сухопутных растений не играет существенной роли. Тем не менее, мы находим у некоторых форм весьма любопытные приспособления в этом направлении. У многих эпифитных бромелиевых, особенно распространенных в тропических лесах южной Америки, функция поглощения воды, как показали специальные опыты, переходит почти целиком к листьям. Растение при этом из листьев строит особые резервуары, в которых задерживается дождевая вода. Особенно любопытны кувшинчатые листья *Dischidia Rafflesiana*, в которых собирается довольно много воды, при чем во внутреннюю полость листа вырастают корни (рис. 129).

У *Tillandsia usneoides* корни совершенно не развиваются, и вода поглощается стеблями и листьями, на которых развиваются в изобилии специальные поглотительные волоски.

Сюда же относятся приспособления к конденсации водяных паров, распространенные у мхов и высших эпифитных растений.

У так называемых белых (*Leucobryceae*) и торфяных (*Sphagnaceae*) мхов в ткани листьев имеются специальные клетки, которые рано теряют живое содержимое и превращаются в воздухоносные камеры, сообщающиеся с окружающей атмосферой при посредстве особых отверстий (рис.

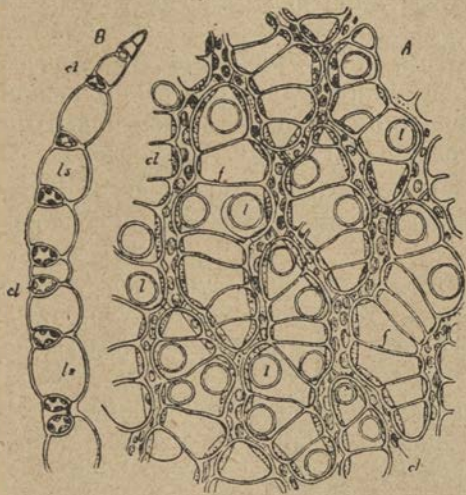


Рис. 658. *Sphagnum acutifolium*: А—часть листа сверху, *cl*—длинные хлорофиллоносные клетки, *f*—водоносные клетки со спиральными утолщениями и порами *l*. В—поперечный разрез через лист, *cl*—хлорофиллоносные, *ls*—водоносные клетки.

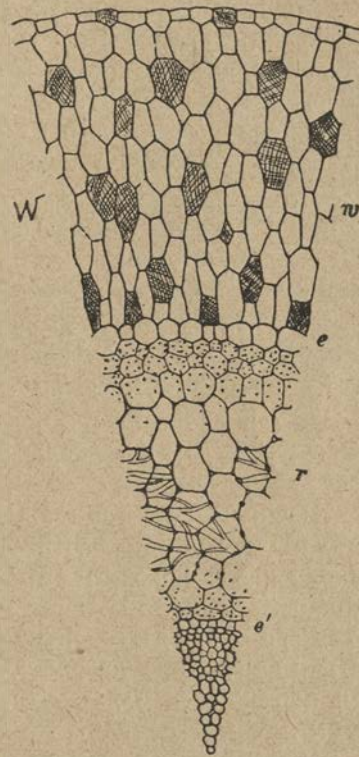


Рис. 659. Часть поперечного разреза через воздушный корень *Stanhopea oculata*: W—поглощающая ткань, *e*—экзодермис, *r*—кора, *e'*—эндодермис. Увел. в 150 раз.

658). У высших эпифитных растений подобные воздухоносные клетки облекают толстым слоем воздушные корни (рис. 659). Сеть воздухоносных камер служит не только для сгущения водяных паров, но также и для быстрого поглощения капельножидкой воды, выпадающей в виде дождя.

Независимо от этих специальных приспособлений, стебли и листья мхов вообще обладают способностью сгущать водяные пары в сильной степени; у некоторых форм той же цели служат особые волоски, развивающиеся на листьях и стеблях.

Как особую форму приспособления к периодическому поглощению воды, следует рассматривать способность мхов и лишайников легко переносить высыхание на любой стадии развития. Способность эта в осо-

бенно сильной степени развита у лишайников, которые используют исключительно метеорную влагу и не имеют органов поглощения воды из почвы. В то время, как высшие растения (за исключением семян) при высыхании до воздушно-сухого состояния умирают, мхи и лишайники вполне сохраняют свою жизнеспособность.

Чисто физический процесс испарения воды надземными частями сухопутных растений в связи с необходимостью энергичного газового обмена для фотосинтеза вызвал ряд довольно сложных приспособлений морфологического характера. Принцип этих приспособлений сводится к возможному ограничению потери воды через испарение при обеспечении достаточно быстрого газового обмена.

Этому принципу вполне отвечает уже самое анатомическое строение листа, в котором непосредственно испаряющие воду клетки заключены как бы в футляр из более или менее сильно кутинизованных клеток эпидермиса, плотно сомкнутых друг с другом. Благодаря этому приспособлению и хорошо развитой системе межклетников, непосредственно испаряющая воду ткань помещается в насыщенном водяным паром пространстве, которое при посредстве устьиц сообщается с внешней средой.

Дальнейшие приспособления в сторону ограничения испарения, как уже упомянуто выше, сводятся к усилению кутинизации внешних оболочек клеток эпидермиса.

Насколько действительно это средство, видно из опытов *Габерландта*, который нашел, что кутикула на верхней стороне листьев плюща ослабляет испарение воды в 157 раз по сравнению с испарением свободной поверхности воды.

Испарение, далее, может быть ограничено путем уменьшения числа устьиц на единице поверхности листа и расположением их только на нижней поверхности его, менее ярко освещенной и менее нагреваемой прямыми лучами солнца.

Действительно, обычно у сухопутных растений число устьиц на 1 кв. миллиметр поверхности листа колеблется в пределах между 100 и 300. У водяных растений оно сильно поднимается; напр., у *Nymphaea alba* до 460, у *N. terminalis* до 625, у *Typha latifolia* даже до 1326. Напротив, у растений со слабым испарением оно падает ниже 100; напр., у *Avena sativa* до 40, у *Sedum acre* до 21, у *Sempervivum tectorum* до 11.

Очень часто число устьиц на нижней стороне листа бывает больше, чем на верхней; у некоторых же растений на верхней стороне листа вовсе нет устьиц, как напр. у *Nerium Oleander*, *Tradescantia zebrina*, *Salix Caprea*, *Populus nigra*, *P. tremula*, *Pirus communis* и др.

Не следует упускать из виду, что устьица играют большую роль в обмене газов при фотосинтезе и потому понятно, что уменьшение их числа не может идти дальше известного предела без ущерба фотосинтеза. До настоящего времени мы не располагаем достаточным запасом опытных данных, на основании которых можно было бы установить, в какой мере число устьиц является наследственным признаком и под влиянием каких внешних факторов оно изменяется у одного и того же растения. Вряд ли,

однако, можно сомневаться, что оно находится в прямом соотношении с условиями водоснабжения и приспособленностью разных видов к более или менее экономной трате воды через испарение.

Независимо от числа устьиц, ограничение испарения может быть также достигнуто путем замыкания щели устьичного аппарата. Для строения этого аппарата чрезвычайно характерно то обстоятельство, что замыкающие клетки устьища сохраняют зеленые пластиды даже в том случае, когда остальные клетки эпидермиса имеют только лейкопласты. Присутствие зеленых пластид, повидимому, стоит в связи с накоплением в замыкающих клетках осмотически деятельных веществ путем фотосинтеза. Опыты *Ильина* показывают, что осмотическое давление клеточного сока в замыкающих клетках устьиц действительно значительно превосходит осмотическое давление сока прочих клеток эпидермиса. Приведем некоторые полученные этим автором данные:

	Осмотическое давление в атмосферах	
	Замыкающ. клетки	Паренхима эпидермиса
<i>Genecio Doria</i>	80,0	22,5
<i>Centaurea orientalis</i>	53,7	21,4
<i>Iris pumila</i>	98,0	13,0
<i>Verbascum Lychnitis</i>	80,5	17,9

Если бы такое различие в давлении неизменно сохранялось, то, вообще говоря, замыкание щели устьища могло бы произойти лишь при полном засыхании растения. На самом деле щель устьища, судя по опытам того же автора, в полуденные часы дня, когда усиливается испарение, оказывается замкнутой, а осмотическое давление в замыкающих клетках почти равным давлению в прочих клетках эпидермиса. Таким образом, осмотическое давление в замыкающих клетках может изменяться в широких пределах и вызывать то раскрытие, то замыкание щели. По данным *Ильина* при перенесении растения из влажной атмосферы в сухую понижение осмотического давления, необходимое для полного замыкания щели, наступает через 1—2 часа. Это сравнительно быстрое колебание в давлении сока достигается быстрым превращением в замыкающих клетках сахара в крахмал и обратно. Так как это превращение совершается при посредстве энзим, то, в конце концов, регулятором в замыкании и открывании щелей устьиц является энзиматический аппарат, который и реагирует определенным образом на содержание воды в теле растения. Нельзя не заметить, впрочем, что механизм функционирования устьичного аппарата изучен далеко еще не в достаточной степени, и потому остается неясной причина замыкания устьиц при перенесении растения в темноту.

Само собой разумеется, что ограничение испарения путем замыкания устьиц может идти лишь до известного предела без ущерба для фотосинтеза. Поэтому у растений сухих мест мы находим ряд приспособлений, направленных к тому, чтобы задержать испарение без ограничения газового обмена.

Если атмосфера находится в спокойном состоянии, то водяной пар по выходе из устьиц образует слой, одевающий растение; эта оболочка из насыщенного водяными парами воздуха значительно задерживает дальнейшее испарение воды через устьица. Иначе обстоит дело при ветре, который непрерывно разрушает эту оболочку; при этом сухой наружный воздух непосредственно соприкасается с воздухом камеры устьица, и испарение усиливается.

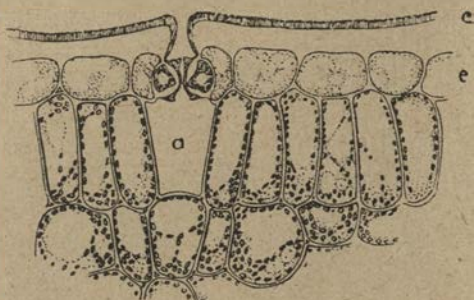


Рис. 660. Часть поперечного разреза листа гвоздики; с—кутикула, е—эпидермис, а—воздушная полость под устьицем. (Из Negi).

Защитой против этого иссушающего действия ветра является помещение устьиц в особые углубления, имеющие форму опрокинутых воронок; иногда эти углубления имеют вид двухэтажной камеры, этажи которой сообщаются узким отверстием. У *Aristida ciliata*, по данным Волькенса, устьица покрываются кутинизованными волосками, которые ориентируются таким образом, что над устьицем образуется камера, сообщающаяся очень маленьким отверстием с наружным воздухом (рис. 660 и 661).

Сами по себе волоски, покрывающие кожу листа, когда они развиты в достаточном количестве, также могут играть роль защитного средства против иссушающего действия ветра, так как покров из волосков создает как бы неподвижную воздушную оболочку, одевающую лист (рис. 662).

К средствам, ограничивающим испарение, далее следует отнести образование воскового покрова на листьях. Габерландту удалось путем довольно грубого метода соскабливания воскового налета показать, что лист, лишенный его, испаряет сильнее, чем лист нормальный.

У растений с многолетними надземными частями эпидермис на стеблевых органах заменяется пробковой тканью, которая и принимает на

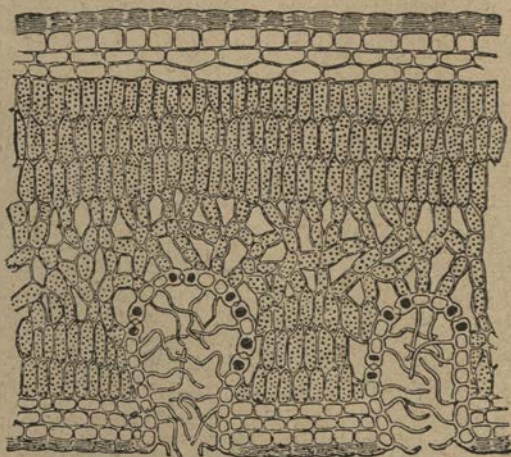


Рис. 661. Поперечный разрез через лишненную жилочную часть листа олеандра: кутикула, трехслойный эпидермис, столбчатая и губчатая паренхима, защищенные волосками ямки, на дне которых находятся устьица. (Из Кернера).

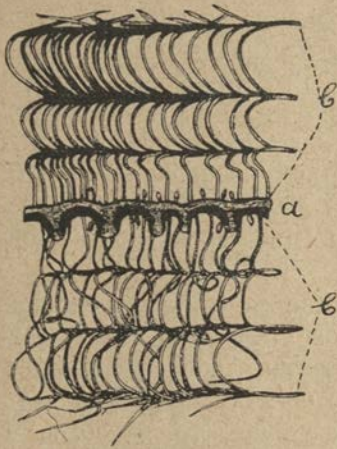


Рис. 662. Поперечный разрез через лист *Espeletia*; *a*—ткань листа, *b*—покров волосков, образующих своими изгибами трехслойную покрывку над каждой стороной листа. Увеличено 8 раз.

себя роль защиты живых тканей от излишней потери воды через испарение. Лишь очень немногие кустарники, напр., омела (*Viscum*) сохраняют эпидермис и не образуют пробковой ткани (рис. 663). Весьма любопытно, что образование этой ткани у кустарников и деревьев не ограничивается над-

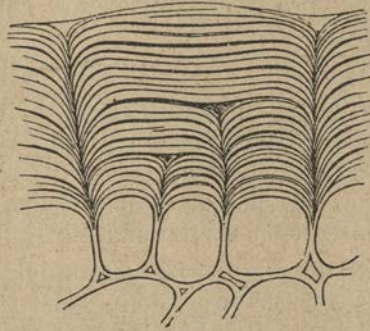


Рис. 663. Эпидермис многолетнего стебля *Viscum album*.

земными частями, но распространяется также и на корни, которые, казалось бы, в достаточной мере защищены почвой от излишнего испарения воды.

Развитие пробковой ткани вызвало образование специальных продуцтин в ней в виде чечевичек или очагов скважистой пробки, служащих для поддержания газового обмена дыхания.

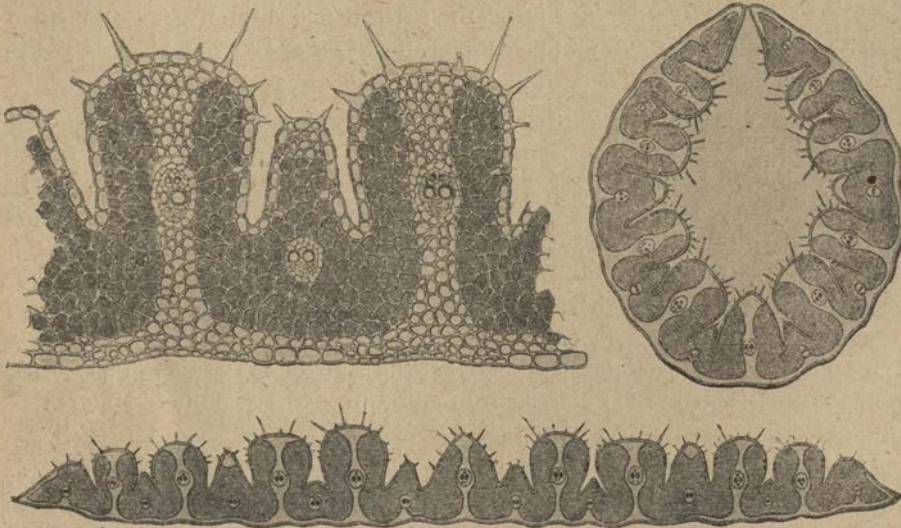


Рис. 664. Поперечный разрез листа ковыля: внизу развернутый, вверху справа скрученный; слева часть разреза при сильном увеличении, чтобы показать расположение устьиц. (Из Кернера).

У целого ряда растений мы наблюдаем уменьшение поверхности испаряющих органов, которое также можно поставить в связь с защитой от излишней потери воды через испарение. Известны многочисленные растения, у которых листья имеют цилиндрическую форму, либо вообще отличаются значительной толщиной. Таковы, напр., растения из сем. толстянковых (*Crassulaceae*), некоторые орхидные (*Brasavola cordata*, *B. tuberculata*, *Dendrobium junceum*, *Vandateres* и др.), разные виды алоэ, многие зонтичные, сложноцветные, портулаковые и протейные, обитающие сухие места.

Уменьшение испаряющей поверхности достигается также частичной или полной редукцией листьев, при чем стебли берут на себя их главные функции; листья же либо превращаются в колючки, либо сохраняются в форме ничтожных чешуек, как рудиментарные органы.

Некоторые из растений, принадлежащих к семействам кактусов и молочайных, при этом принимают весьма оригинальные внешние формы.

Редукция листовых пластинок, однако, далеко не всегда может быть поставлена в связь с экономией воды при испарении. Дело в том, что с этим явлением мы встречаемся также у целого класса хвощей, отдельные виды которых являются обитателями влажных мест, где не может быть недостатка в воде. Кроме того, редуцированные листья до рудиментарных чешуек мы находим также у растений с филлокладиями (*Ruscus aculeatus*, *R. Hypoglossum*, *Colletia cruciata*, *Phyllanthus speciosus* и др.), при чем здесь уже вряд ли может быть речь об уменьшении испаряющей поверхности.

Экономия в потере воды через испарение достигается также ориентировкой пластинок листа не перпендикулярно, а параллельно лучам падающего света. Эта типичная для так называемых компасных (напр., североамериканского *Silphium laciniatum*) растений особенность распространена у растений австралийской флоры (виды *Eucalyptus*, *Leucadendron*, *Melaleuca*, *Protea*, *Banksia* и др.).

Той же цели могут служить движения листьев, а именно складывание листовых пластинок. Так, напр., у нашей обыкновенной кислицы (*Oxalis Acetosella*) тройчатые листья при освещении прямыми лучами солнца складываются таким образом, что нижние, несущие устья, стороны листьев прикладываются друг к другу. У многих злаков (*Sesleria*, *Stipa*, *Festuca*), несущих устья только на верхней стороне листа, в жаркие часы пластинки листьев свертываются в трубку таким образом, что верхняя сторона листа оказывается в более или менее замкнутой полости (рис. 664). Подобное же свертывание листовых пластинок под влиянием сухости воздуха наблюдается также у листовых мхов (*Polytrichum*, *Barbula*).

Механизм свертывания листовых пластинок до настоящего времени экспериментально еще не изучен; он, повидимому, основан на осмотической деятельности определенных клеток или тканей пластинки, так как мертвые листья оказываются уже неспособными к правильному свертыванию и разворачиванию пластинок.

К приспособлениям, ограничивающим испарение воды, следует отнести также и складчатость листовых пластинок в почках. У молодых листьев обычно раньше развиваются нервы, заключающие сосудистоволокнистые пучки; эти нервы и служат опорными элементами для складок листовой пластинки.

Кроме того, у многих растений почки имеют еще и специальные защитные покровы, представленные листьями низовой формации или прилистниками и имеющими форму кожистых, часто пропитанных смолистыми веществами чешуек. Эти почечные чешуи образуют более или менее плотный футляр вокруг молодых листьев и при развитии побега обыкновенно сбрасываются. Молодые листочки, выходящие из почек у многих растений (напр. у березы, липы и др.), имеют лаковые покровы из смолистых веществ или покровы из волосков, густым войлоком одевающие молодую ткань. Эти покровы также можно причислить к приспособлениям, имеющим целью ограничение испарения.

Таковы в общих чертах те разнообразные способы, которые растение выработало в интересах экономии воды, теряемой через испарение. Само собой разумеется, что в результате такой приспособительной деятельности такой приспособительной деятельности получается более или менее сильное ограничение испарения по сравнению с испарением свободной поверхности воды.

По данным *Ливингстона* отношение между энергией испарения с единицы площади листа и такой же единицы площади воды колеблется между 0,785 (у *Allionia incarnata*) и 0,008 (у *Euphorbia capitellata*). Уже из этих цифр видно, как велико может быть значение тех средств, которыми растение располагает для ограничения испарения. Амплитуда родовой пластичности здесь необычайно широка, хотя и не может быть вполне точно установлена за недостатком специальных исследований. Еще менее известно об амплитуде видовой пластичности у разных видов растений.

Помимо поглощения, большое значение для успешности водоснабжения живых тканей имеет также система проведения воды по телу растения. Естественно, что у одноклеточных растений мы не находим никаких специальных приспособлений для передвижения воды. Отсутствует проводящая система также у низших сухопутных растений, напр. у грибов, хотя плодовые тела некоторых трутовиков достигают до 1 метра в диаметре. В своей простейшей форме проводящая система имеет вид тяжа, построенного из вытянутых клеток; такова, напр., проводящая система листовых мхов.

Дальнейшее приспособление сводится к ранней потере живого содержимого в проводящих воду клетках, вследствие чего они начинают функционировать, как простые капиллярные трубки. Примитивной формой таких трубок являются трахеиды, которые, впрочем, могут достигать значительной длины (до 120 мм. у *Nelumbium*). Развитие пор на боковых стенках, и в особенности развитие окаймленных пор, является прямым приспособлением к обеспечению более легкой фильтрации воды в поперечном направлении.

Переход от трахейд к сосудам можно рассматривать как результат приспособительной деятельности в сторону удлинения капиллярных трубок. Действительно, если для трахейд 12 сант. является величиной предельной, то 10 сант. можно считать средней длиной сосудов. В древесине ложной акации (*Robinia Pseudacacia*) встречаются сосуды до 1 метра, у дуба до 2 метр., а у растений вьющихся и лазающих до 3—5 метр. длиной. Развитие сосудов в длину и в ширину находится в определенном соотношении с потребностью растения в более или менее быстром передвижении воды и вместе с тем является наследственным признаком.

В нижеследующей табличке сведены данные о диаметре сосудов у лиан (по данным *Вестермайера* и *Амбронна*) и параллельно у некоторых наших древесных пород (по данным *Визнера*):

Лианы	Диаметр сосудов	Наши деревья	Диаметр сосудов
<i>Hypanthera guareva</i>	0,7 мм.	Дуб	0,30 мм.
<i>Calamus Rotang</i>	0,35	Вяз	0,16
<i>Anisosperma Passiflora</i>	0,30	Ясень	0,14
<i>Passiflora edulis</i>	0,20	Береза	0,08
<i>Glycine sinensis</i>	0,20	Ольха	0,08
<i>Aristolochia spec.</i>	0,14	Лица	0,06
		Груша	0,04

Так как главнейшей функцией сосудов является проведение воды с достаточной быстротой по телу растения, то естественно ожидать, что у водных растений развитие сосудов будет слабо. Действительно, наблюдение показывает, что у многих водных растений, хотя и происходит на молодых стадиях развития заложение кольчатых и спиральных сосудов, но впоследствии сосуды растворяются, и на их месте образуется межклеточный канал. Подобное явление наблюдается у различных видов *Potamogeton*, *Zanichellia*, *Althemia* и др. У этих растений сосуды сохраняются только в узлах стебля, у *Elodea canadensis* они исчезают даже в узлах, а у *Ceratophyllum*, по данным *Санио*, не происходит даже заложения сосудов.

Наряду с этими наследственными особенностями организационного характера в развитии сосудов проявляется также и видовая пластичность. *Коль* прямыми опытами доказал зависимость развития сосудов от энергии испарения воды (путем выращивания в сухой и влажной атмосфере *Lamium album*, *Isopyrum thalictroides*, *Aster chinensis* и *Lycopus europaeus*).

Образование настоящих сосудов можно считать прогрессивным шагом в смысле приспособления проводящих путей к более быстрому проведению воды. Однако, хвойные, древесина которых построена из трахейд, и в настоящую эпоху успешно конкурируют с растениями, снабженными настоящими сосудами.

Что касается архитектоники построения проводящей системы, то в этом отношении наблюдается большое разнообразие, так как основной

принцип сводится к образованию сети сосудистоволокнистых пучков, пронизывающих тело растения и соединяющих органы поглощения воды с надземными, испаряющими органами. Вместе с отсутствием кругового замкнутого тока в теле растения, мы наблюдаем в строении сосудистоволокнистого пучка примитивные черты соединения водоносных путей с ситовидными трубками, служащими для проведения органических веществ. Это соединение вместе с тем дает возможность растению пользоваться водоносной системой для передвижения органических веществ из вместилищ запасов. Повидимому, в связи с функцией передвижения воды стоит изоляция сосудистой системы корня от паренхимы коры посредством эндодермы, построенной по типу эпидермиса и снабженной особыми пропускными клетками. К сожалению, отсутствие специальных опытных данных не дает возможности составить себе более ясное представление о функции эндодермы.

Точно также остается невыясненным экспериментально вопрос о том раз'единении флоэмы и ксилемы, которое столь типично для настоящих корней. Благодаря этому раз'единению, сосуды получают возможность непосредственного сообщения через эндодерму с поглощающей паренхимой коры корня. Правда, между эндодермой и сосудами обычно бывает еще один или несколько слоев паренхимных клеток перидермы; но во всяком случае на пути сообщения сосудов с поглощающей паренхимой коры не стоят прозенхимные элементы флоэмы, как это имело бы место, если бы расположение ксилемы и флоэмы в корне было таким же, как в стебле.

Проводящая система у травянистых растений сохраняет свое основное строение в виде сети сосудистоволокнистых пучков; этот же тип сохраняется и у древовидных однодольных растений, тогда как у двудольных наступают вторичные изменения, приводящие к образованию сплошных масс древесины и флоэмы. Эти вторичные изменения, однако, вряд ли могут быть поставлены в прямую связь с водоснабжением растения. Утолщение ствола двудольных может иметь значение, главным образом, в смысле увеличения запасного резервуара воды, которая пропитывает древесину и которая может расходоваться растением для поддержания баланса между приходом и расходом воды. Что растения действительно пользуются скопленной в стволе древесины водой для покрытия недостатка ее притока через корни, об этом свидетельствуют опыты и наблюдения о периодическом осушении древесины в жаркие летние месяцы во время засухи у некоторых лиственных пород.

Так как различные приспособления, связанные с водоснабжением, затрагивают анатомическую структуру и внешнее морфологическое строение растения, то понятно, что они оказывают большое влияние на весь габитус растения. В этом отношении, без сомнения, совершенно особый тип представляют высшие растения, приспособившиеся к подводному образу жизни.

Есть немало оснований предполагать, что приспособление это вторичного характера, и что высшие подводные растения развились из растений-

амфибий, которые ведут полуводный образ жизни. Действительно, весь механизм полового размножения высших растений рассчитан на то, чтобы цветок развивался в воздухе и потому понятно, что водные высшие растения не могут совершить полного цикла развития под водой. В связи с этим мы находим у этих растений целый ряд регрессивных признаков: преобладание вегетативного размножения, редукцию проводящей водоносной системы, отсутствие устьиц, упрощение в строении стеблей и листьев вплоть до превращения всей вегетативной части индивидуума в нечто подобное словищу водорослей (напр., у *Lemna*, *Podostemaceae*).

Вместе с тем для водных растений очень характерны обширные воздухоносные вместилища в виде ходов и каналов; запасы скопленного таким образом газа служат не только для облегчения газообмена, но главным образом для правильной ориентировки стеблей и листьев в воде.

Водные растения, без сомнения, расходуют минимальное количество воды. За ними следуют растения - амфибии, приспособившиеся к полупогруженному в воду состоянию. У этих растений погруженные в воду листовые органы нередко приобретают особую форму и строение.

К растениям-амфибиям примыкают гигрофиты, развивающиеся во влажной атмосфере и при достаточном притоке воды из почвы. Растения этого типа можно охарактеризовать как растения, приспособившиеся к относительно слабой транспирации воды через надземные органы, вследствие избытка паров воды в атмосфере. У этих растений, как анатомическая структура, так и общее строение скорее рассчитаны на усиление транспирации.

Полную противоположность гигрофитам составляют ксерофиты, которые характеризуются особенно сильным развитием различных приспособлений, направленных к ограничению транспирации. Развиваясь в сухой атмосфере и условиях внешних наиболее благоприятных для транспирации, эти растения также приспособлены к относительно слабой транспирации, как и гигрофиты, но уже вследствие не избытка, а недостатка воды в атмосфере и почве.

Промежуточную группу между гигрофитами и ксерофитами составляют мезофиты, у которых при достаточном снабжении воды из почвы транспирационная функция достигает наивысшего развития.

Само собою разумеется, что указанные биологические типы, которые характеризуются определенной структурой приспособительных черт, закреплены наследственностью, вследствие чего ксерофитное растение сохраняет свои ксерофитные признаки, в каких бы условиях мы его не выращивали. Признаки эти, однако, благодаря видовой пластичности, могут сглаживаться в такой степени, что при этом значительно изменяется и самый внешний вид растения. Так, напр., ксерофитный кустарник *Genista anglica*, имеющий при нормальном развитии колючки, совершенно лишается их, если его выращивать во влажной атмосфере. Растения в нормальных условиях своего существования, имеющие прикорневую розетку листьев, как напр. *Bellis perennis*, *Capsella Bursa pastoris*, виды *Sempervivum* при выращивании во влажной атмосфере разви-

вают длинные междуузлия стебля, вследствие чего розетка исчезает, уступая место обычному побегу, покрытому удаленными друг от друга листьями. Подобные же существенные изменения наблюдаются и в отношении анатомического строения.

Приспособительные признаки, связанные с условиями водоснабжения, во всяком случае вырабатываются независимо от внутренней организации растения, вследствие чего виды, весьма удаленные друг от друга в систематическом отношении, могут, напр., приобрести одинаковую ксерофитную структуру, если они приспособились к условиям скудного водоснабжения. Точно также сходные анатомические признаки мы находим у подводных растений, независимо от принадлежности их к той или иной систематической группе.

ГЛАВА LXII.

Приспособления к содержанию зольных элементов в среде. Приспособления к питанию органическими веществами. Приспособления к свету. Максимум и минимум светового довольствия. Содержание хлорофилла в хлоропластах. Ориентировочные приспособления. Приспособления, связанные с размножением растений.

В предыдущей главе мы пытались кратко охарактеризовать главные типы приспособлений к условиям водоснабжения. Экспериментальным исследованиям в этой области предстоит еще большая работа, так как значение многих структурных особенностей, которые так или иначе связаны с водоснабжением растения, далеко еще не может считаться выясненным. Кроме того, существует немало приспособлений, которые удовлетворяют одновременно нескольким потребностям и которые, поэтому, не могут быть поставлены в прямую причинную связь с механизмом водоснабжения.

Так, напр., во многих случаях мы наблюдаем большие скопления воды внутри тела растения. Эти водные запасы нередко сохраняются в особой бесцветной паренхиме, которую некоторые авторы называют *водной тканью* (рис. 665). В клетках этой ткани часто содержится значительное количество слизи, что задерживает быструю отдачу воды: истинное физиологическое значение ткани и ее функции, однако, еще мало выяснены. Большие количества воды мы находим также в органах вегетативного размножения, как клубни, луковицы и корневища, которые нередко дают ростки без всякого притока воды извне.

Наконец, значительные запасы воды встречаются также в мясистых плодах; значение этих запасов для производящего растения неизвестно.

Изучение приспособлений, связанных с водоснабжением, нередко затрудняется еще тем, что в нормальных условиях развития растение поглощает вместе с водой также и растворенные в ней вещества, которые сами по себе могут оказывать определенное влияние на структуру растения. Здесь на первом плане следует поставить минеральные соли. Как мы знаем, всего 6 зольных элементов необходимы для нормального развития растения. Некоторые грибы, водоросли и бактерии обходятся без

кальция; высшие растения следовательно оказываются уже более требовательными. Помимо безусловно необходимых, растения обычно накапливают более или менее значительные количества безразличных зольных элементов и в этом направлении наблюдается специфическая приспособленность. Так, напр., галофиты и морские растения накапливают большие количества хлора и натрия. Злаки, хвощи и диатомовые водоросли накапливают значительные количества кремния, некоторые плауны (*Lycopodium clavatum*, *L. complanatum*), виды *Chamaecyparis*, *Symplocos*, *Oritis*,

— алюминия, водные и болотные растения — марганца, морские водоросли — иода и пр.

Более подробные исследования в этом направлении, без сомнения, обнаружили бы специальные группы растений, накапливающих различные, но определенные, не необходимые элементы, которые служат стимуляторами для роста или выполняют известную биологическую роль в развитии организма (как, напр., кремний у диатомей).

Зольные элементы далеко не во всякой форме могут усваиваться растением; так, напр., сера и фосфор могут восприниматься лишь в виде высших окислов (солей серной и фосфорной кислот); лишь некоторые грибы способны использовать низшие окислы серы.

Далее, большое значение имеет также реакция раствора; высшие сухопутные растения приспособлены к слабокислой, тогда как водяные лучше развиваются при слабощелочной реакции. В этом направлении, без сомнения, существует градация приспособленности к разной степени кислотности и щелочности раствора у разных видов растений.

Подобная же градация приспособленности существует и по отношению к мини-

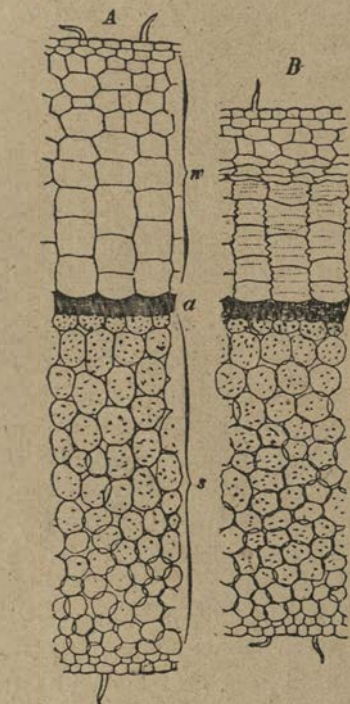


Рис. 665. Поперечный разрез через листья *Perogonia trichospora*; А — через свежий лист. В — через оторванный лист после 4-дневного увядания при температуре 18—20° Ц. W — водная ткань, а — клетки, богатые хлорофилловыми зернами, S — губчатая паренхима.

мальному содержанию необходимых зольных элементов в питательном растворе или почве.

Различные растения при развитии в одних и тех же условиях накапливают различное количество зольных элементов. Обычно количество зольных элементов составляет от 1,5 до 5% сухого вещества, нередко, однако, достигает 10%, а в отдельных случаях 30%. По количеству накапливаемой зольных элементов нельзя судить об истинной потребности растения в количестве необходимых зольных

элементов; однако, обычно богатые золой растения предъявляют и более высокие требования в этом отношении.

В природных условиях вода различных водоемов и почвы содержит весьма различные количества минеральных солей. Наряду с очень крепкими растворами солончаковых вод, соляных озер и морей, мы находим также и растворы очень слабые в горных ручьях и на обнажениях первичных горных пород. Наблюдение показывает, что на слабых растворах поселяются низшие растения, как лишайники и синезеленые водоросли. Эта наименее требовательная растительность на более крепких растворах сменяется зелеными водорослями, мхами и папоротниками, за которыми следуют высшие зеленые растения, еще более требовательные.

К сожалению, мы не располагаем специальными исследованиями, которые дали бы нам возможность установить в цифрах границы родовой и видовой пластичности по отношению к количеству зольных элементов. Не подлежит во всяком случае сомнению, что и здесь наблюдаются различные явления специфической приспособленности, как в отношении общего количества питательных минеральных солей, так и в отношении содержания отдельных зольных элементов. Опыт сельского хозяйства показал, что различные виды культурных растений ставят совершенно определенные и различные требования по отношению к содержанию калия, фосфора и азота в почве. В культуре уже давно выделена, напр., группа типичных поташных растений, предъявляющих высокие требования к содержанию калия в почве, накапливающих большие количества этого элемента в золе.

Очень мало разработаны с точки зрения пластичности растения и его приспособленности также явления отравления солями тяжелых металлов и стимулирования роста этими ядами. Весьма показательны, напр., весьма ярко выраженное стимулирующее действие солей цинка специально на рост плесневых грибов. Нельзя не заметить, впрочем, что чисто физиологическая роль зольных элементов до настоящего времени представляет ряд загадок, и весь процесс усвоения этих элементов чрезвычайно сложен.

Гораздо более ясны отношения к органическим веществам, которые утилизируются растениями в качестве питательного материала. Помимо хемо- и фотосинтетиков, не нуждающихся в притоке готовых органических веществ извне, существует, как мы знаем, довольно многочисленная группа растений, которая утратила способность к синтезу органического вещества. Растения эти приспособились к питанию органическими веществами и как раз среди них мы находим самые разнообразные градации в приспособленности утилизировать соединения вполне определенного химического состава. Наряду с всеядными плесневыми грибами мы встречаем здесь чрезвычайно узких специалистов, приуроченных к одному или к группе весьма близких по химическому составу органических веществ. Выше уже были приведены примеры специализации в питании сапрофитов; подобную же специализацию мы находим также и в группе паразитов, о которых речь будет ниже. Приспособительная деятельность растения ясно сказалась также и в выработке способов для добывания необходимой кинетической энергии. У огромного большинства растений этой цели служит

функция кислородного дыхания, основанная на поглощении свободного кислорода атмосферы. Однако, как мы знаем, существуют формы, приспособленные к ограниченному доступу кислорода или даже полному отсутствию его. Типичные аэробы и типичные анаэробы связаны длинной цепью промежуточных форм с различной амплитудой видовой пластичности по отношению к содержанию кислорода в окружающей среде.

Синтез органического вещества при посредстве поглощаемой энергии солнца явился источником целого ряда первичных и вторичных приспособлений, которые весьма определенно сказались на структуре и габитусе растения.

Первичные приспособления выразились в выработке хлорофилла и хлорофиллоносного аппарата, а также в построении листа, как ассимилирующего органа. Вторичные приспособления связаны с напряженностью света. Обычно различают два типа растений: светолюбивые и теневыносливые; последние иногда называют тенелюбивыми или тенелюбами. Все эти термины, однако, не охватывают того разнообразия в отношении растений к напряженности света, которое наблюдается в действительности и которое характеризуется различными степенями приспособленности. Для зеленого растения, без сомнения, существует определенный минимум в напряженности освещения, который необходим для успешной работы хлорофиллоносного аппарата. Абсолютная величина этого минимума, однако, весьма различна для разных видов; у тенелюбивых растений она значительно ниже, чем у светолюбивых.

С другой стороны, для работы фотосинтетического аппарата существует определенный максимум напряженности света, за пределами которого работа ослабевает или вовсе прекращается. Абсолютная величина этого максимума опять-таки различна: будучи высокой для светолюбивых растений, она может быть значительно понижена для тенелюбов.

Прямые лучи солнца, когда оно стоит в зените, дают наибольшую напряженность света, которая вообще встречается в природных условиях роста; величина эта, однако, сильно варьирует даже на одной и той же широте места в зависимости от чистоты воздуха и толщи атмосферы, через которую проходят солнечные лучи. Опыт показывает, что при оптимальной для фотосинтеза температуре прямые лучи полуденного солнца даже в умеренных широтах дают напряженность света выше оптимальной для успешной работы фотосинтетического аппарата; фотосинтез замедляется, и потому понятно, что растение будет страдать при таком ярком освещении. В природных условиях, однако, напряженность освещения непрерывно меняется в зависимости от положения солнца над горизонтом, а также от облачности неба и вообще изменчивых состояний прозрачности атмосферы. До настоящего времени еще не выработан точный метод, который дал бы возможность определить количество света, падающего на растение и, тем более, количество утилизируемого им. Это обстоятельство лишает нас возможности выразить в цифрах границы родовой и видовой пластичности по отношению, как к общему количеству света, так и к его напряженности. Первая серьезная попытка к ре-

шению этого вопроса была сделана *Визнером*, который произвел ряд определений максимальной и минимальной напряженности падающего света на растения, развивающиеся в различных условиях местообитания и природного освещения.

Если принять за единицу максимальную напряженность падающего дневного света для данной местности при наиболее благоприятных условиях освещения, то напряженность света, падающего на растение, в тот же момент составит некоторую часть этой единицы. Из соотношения этих двух величин *Визнер* и выводит числовые величины, которые по его мнению могут характеризовать световое довольствие различных видов растений. Несмотря на ряд весьма существенных недостатков, измерения *Визнера* все же дают некоторое представление о приспособительной деятельности растения по отношению к свету. Особенно интересны данные, касающиеся минимальной напряженности света, которая необходима для нормального развития растения. Эта минимальная напряженность соответствует той, которая определяется фотометрическим измерением, если фотометр поместить внутри ветвей растений, где еще находятся листья.

У травянистых растений пустынь, степей и тундр, по данным *Визнера*, ветви и листья располагаются таким образом, что совершенно или почти не затеняют друг друга. Для этих растений минимум напряженности света совпадает с напряженностью полного дневного освещения. Листья у них не имеют фиксированного положения, определяемого направлением наиболее яркого света; ориентировка листьев сводится лишь к повороту морфологически верхней стороны кверху (олигофотометрические листья по терминологии *Визнера*).

Большинство растений, однако, вынуждено довольствоваться меньшей напряженностью света, и в соответствии с этим мы находим различные степени приспособленности к минимуму напряженности. По данным *Визнера* минимальная напряженность света, необходимая для нормального развития разных видов, выражается следующими величинами:

Минимальная напряженность
в долях напряженности
полного дневного света

I-я группа:

<i>Buxus sempervirens</i>	1/108
<i>Fagus silvatica</i>	1/85
<i>Aesculus Hippocastanum</i>	1/83
<i>Picea pungens</i>	1/63
<i>Carpinus Betulus</i>	1/56
<i>Acer platanoides</i>	1/55
<i>A. campestre</i>	1/43
<i>Picea excelsa</i>	1/36

Минимальная напряженность
в долях напряженности
полного дневного света

II-я группа:

<i>Acer Negundo</i>	1/28
<i>Quercus pedunculata</i>	1/26
<i>Ailanthus glandulosa</i>	1/22
<i>Thuja occidentalis</i>	1/20
<i>Populus alba</i>	1/15
<i>P. nigra</i>	1/11

III-я группа:

<i>Betula verrucosa</i>	1/9
<i>Populus monilifera</i>	1/6
<i>Fraxinus excelsior</i>	1/5,8
<i>Larix decidua</i>	1/5

Как видно из приведенных данных, требование различных растений к минимальной напряженности света чрезвычайно различны, вследствие чего является полная возможность установить две крайние биологические группы растений светолюбивых и теневыносливых, которые соединяются друг с другом промежуточной группой, приспособленной к среднему освещению. В приложенной выше таблице мы сделали попытку установить условно границы между указанными группами.

Для полной характеристики каждой группы и каждого вида крайне важно было бы установить также максимальную напряженность света, при которой еще возможно нормальное развитие. Определение максимума, однако, весьма затруднительно, так как для большинства растений максимальная напряженность, повидимому, превосходит напряженность полного дневного света.

Для целого ряда теневых растений максимум лежит, несомненно, ниже напряженности полного дневного света, как видно из следующих данных *Визнера*:

	Максимум напряженности, выраженной в долях напряженности полного дневного света	Минимум
<i>Parmelia saxatilis</i>	1/2	1/50
<i>Pertusaria amara</i>	1/3	1/56
<i>Taeniophyllum Zollingeri</i>	1/2	1/32
<i>Asplenium Nidus</i>	1/4	1/38
<i>Prenanthes purpurea</i>	1/10	1/30

Как видно из приведенных цифр, для некоторых растений максимум лежит значительно ниже напряженности полного дневного света. Кроме того, не трудно видеть, что у разных видов различна амплитуда

пластичности; из указанных в списке растений самая широкая амплитуда наблюдается у *Parmelia saxatilis*, а самая узкая у *Prenanthes purpurea*.

Таким образом, мы встречаемся по отношению к свету с теми же явлениями приспособленности, которые уже были описаны по отношению к температуре.

В пределах между минимумом и максимумом напряженности света рост и развитие растения совершаются с неодинаковой скоростью и энергией, которые достигают наивысшей степени при некотором оптимальном освещении.

Потребность одного и того же вида растения в свете не остается постоянной, но изменяется на разных стадиях развития. По данным *Комба* у высших растений потребность в свете возрастает с момента прорастания семян и достигает максимума на стадии цветения и образования плодов. Стадия цветения нередко выпадает, если напряженность света не достигает необходимой степени. Так, напр., по измерениям *Визнера*, *Dactylis glomerata* произрастает при напряженностях света от 1 до $\frac{1}{30}$ полного дневного освещения; образование цветов наблюдается, однако, при напряженности света не ниже $\frac{1}{30}$; при более слабом свете цветения не происходит.

Приспособление растения к свету, без сомнения, основано на тех фотохимических процессах, которые совершаются в организме и которые далеко не ограничиваются одним фотосинтезом. Особенно показательна в этом отношении различная приспособленность к свету у бактерий и грибов, лишенных способности к фотосинтезу. Целый ряд форм из этой группы растений нормально развиваются в отсутствии света, при чем свет является задерживающим фактором и, в зависимости от напряженности, либо замедляет развитие, либо вызывает смерть. Лучи более преломляемой половины видимого спектра и особенно ультрафиолетовые оказываются в этом случае особенно активными; на бактерицидном действии ультрафиолетовых лучей основаны некоторые способы стерилизации при помощи света. Однако, уже у этих форм, отрицательно относящихся к освещению, обнаруживается различная приспособленность переносить более или менее яркое освещение.

Так, по данным *Рих. Визнера*, бактерии, нормально живущие на открытом воздухе, хорошо переносят солнечный свет. Напротив, целый ряд патогенных форм более или менее быстро умирает при освещении прямыми лучами солнца. Чтобы дать представление о различной чувствительности бактерий к свету, приведем данные *Ларсена*, который освещал разводки бактерий светом вольтовой дуги (35 амр. и 46 вольт).

	Время в секундах для задержки развития	Время в минутах для умерщвления
<i>Bacillus typhi muris</i>	10	60
<i>Bacterium coli commune</i>	20	45
<i>Staphylococcus pyogenes albus</i>	10	35
<i>Bacterium cyanogenus</i>	5	15

Многие бактерии, как известно, вырабатывают пигменты, которые выделяются клеткой наружу. Свет оказывает влияние на образование пигментов, при чем у одних форм они образуются только в темноте, тогда как у других (*Micrococcus ochroleucus*) только на свету.

Отношение грибов к свету экспериментально еще не достаточно изучено. У низших форм наблюдается отрицательное или безразличное отношение к свету (*Penicillium glaucum*, *Aspergillus niger*, *Mucor stolonifer* и другие).

У многих гименомицетов, однако, в отсутствии света не происходит образования плодовых тел. Некоторые формы обнаруживают явления этиолирования в темноте, а также гелиотропические изгибы при одностороннем освещении.

Принимая во внимание, что бесхлорофилльные растения, питающиеся готовыми органическими веществами, могут добывать необходимую для них кинетическую энергию на счет сжигания этих веществ, нельзя и ожидать у них явлений той общей приспособленности к свету, которые мы наблюдаем у зеленых растений. Тем не менее, уже у них мы встречаемся с утилизацией солнечной энергии в отдельных случаях. У пурпурных и зеленых бактерий, накапливающих пигменты в плазме, эта утилизация принимает вполне определенный положительный характер.

У хлорофиллоносных растений свет естественно становится необходимым фактором развития. Замечательно вместе с тем то обстоятельство, что приспособленность к свету усиливается по мере того, как мы поднимаемся по лестнице усложнения организации от низших форм к высшим.

Приспособленность к напряженности света обнаруживается уже у низших зеленых растений; по крайней мере среди водорослей можно различать светолюбивые и тенелюбивые формы. Однако, у низших растений процесс зеленения не зависит от света, между тем, как у высших зеленение не может совершаться в темноте. Мало того, высшие растения при искусственном питании готовыми органическими веществами не могут утилизировать их и нормально развиваться без участия световой энергии. Начиная с фотосинтеза, приспособление к использованию лучистой энергии пошло дальше и распространилось на такие процессы обмена веществ, которые уже не имеют с ним прямой связи. Отсюда влияние света на рост и внешнюю форму, на образование цветов и плодов, на испарение воды и другие функции растения.

Если исключить явления этиолирования, как явления специального характера, то в пределах нормального развития крайне затруднительно наметить внешние черты тех биологических типов светолюбивых и теневыносливых растений, которые явились результатом приспособления и которые можно было бы поставить в параллель с ксерофитами и гигрофитами.

Выше уже было замечено, что у светолюбивых растений листья мало чувствительны к направлению наиболее яркого света. Напротив, у растений теневыносливых листья всегда ориентируются перпендикулярно к

направлению наиболее яркого света (эуфотометрические листья по терминологии *Визнера*). К явлениям движения листовых черешков и пластинок нередко присоединяется неравномерный рост пластинок и черешков у листьев одного и того же побега, вследствие чего получается весьма характерное расположение листовых пластинок, известное под названием мозаики листьев. При этом листья располагаются так, что получают минимум затенения одного листа другим и вместе с тем все листья используют наиболее яркий свет.

Помимо этой характерной ориентировки листьев, светолюбивые и теневыносливые растения отличаются также количеством или, точнее концентрацией хлорофилла в хлоропластах.

Нужно заметить, что количество хлорофилла изменяется в довольно широких пределах у одного и того же растения в зависимости от условий освещения; достигая максимальной величины при некоторой оптимальной напряженности света, оно затем уменьшается как при усилении, так и при ослаблении света. Это максимальное количество хлорофилла, как показали опыты, у разных видов и даже у чистых линий одного и того же вида может быть очень различным и представляет собой наследственный признак. Растение в силу своих наследственных свойств не может накопить больше своего предельного максимального количества ни при каких условиях.

Приведем данные о количестве хлорофилла у некоторых теневыносливых и светолюбивых растений, полученные *Любименко*.

Количества хлорофилла в граммах на 1 килогр. живого веса листьев:

Тенелюбивые растения	Светолюбивые растения
<i>Corylus Avellana</i> 4,80	<i>Betula alba</i> 2,15
<i>Aesculus Hippocastanum</i> 4,60	<i>Cocos nucifera</i> 1,15
<i>Tilia parvifolia</i> 4,40	<i>Capparis spinosa</i> 1,83
<i>Hedera Helix</i> 3,66	<i>Calluna vulgaris</i> 1,60
<i>Buxus sempervireus</i> 3,55	<i>Dactylis glomerata</i> 2,12
<i>Aspidistra elatior</i> 4,00	<i>Avena pubescens</i> 2,27
<i>Asplenium Filix Femina</i> 3,40	<i>Capsella Bursa pastoris</i> 1,60
<i>Nephrodium Filix mas</i> 3,12	<i>Portulaca oleracea</i> 1,00
<i>Fragaria vesca</i> 3,00	<i>Cardamine pratensis</i> 0,96
Хвойные	Хвойные
<i>Taxus baccata</i> 2,44	<i>Pinus silvestris</i> 1,13
<i>Abies sibirica</i> 1,75	<i>Larix europaea</i> 1,15
<i>Picea Engelmanni</i> 1,92	<i>L. sibirica</i> 1,30

Опыт показал далее, что абсолютная величина оптимальной напряженности света для накопления хлорофилла тем выше, чем растение вообще меньше накапливает пигмента.

Приспосабливаясь к слабому свету, растение, усиливает в интересах фотосинтеза свой поглотительный аппарат путем увеличения концентрации пигмента в хлоропластах.

К этой же категории приспособлений в интересах фотосинтеза принадлежит и так называемая хроматическая адаптация морских водорослей. Известно, что зеленые водоросли обитают в морях верхний слой воды и дальше сравнительно небольшой глубины не идут. В более глубоких слоях встречаются бурые водоросли, и самые глубокие слои обитают красные водоросли.

Некоторые ученые рассматривают различную окраску пластид у этих трех типов водорослей, как специфическое приспособление к спектральному составу света, который изменяется в воде вместе с глубиной, вследствие избирательного поглощения лучей водой. Вода меньше всего задерживает красные лучи, и потому фотосинтез у багряннок совершается

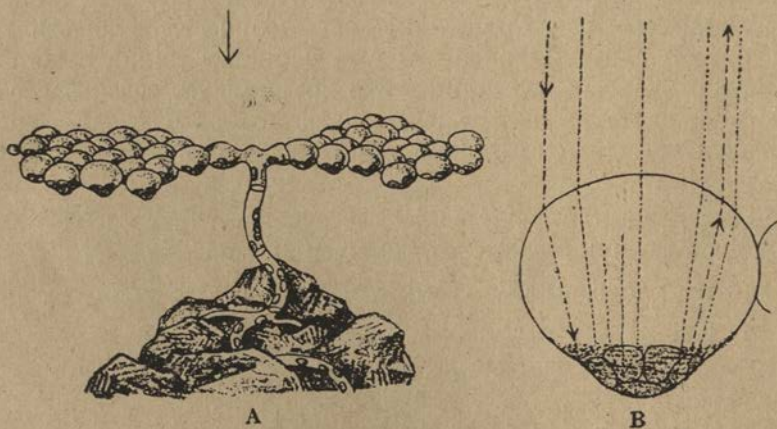


Рис. 666. *Schistostega osmundacea*; А—протонема. В—схема прохождения лучей в клетке протонемы.

главным образом энергией этих лучей. В соответствии с этим должна стоять и окраска пластид: пигментная система их должна быть приспособлена к поглощению преимущественно красных лучей. К сожалению, явление хроматической адаптации еще недостаточно изучено экспериментально.

Выше, в отделе об истории развития растения уже было указано, что свет оказывает весьма сильное влияние на структуру и форму растения. Влияние это внешним образом выражается в усилении дифференцировки тканей в надземных частях растения, а также в соотношении между развитием стеблевых и листовых органов и органов цветка. Истинное значение всех этих изменений с точки зрения приспособляемости растения, однако, остается неясным. Известно, например, что вместе с усилением напряженности света сильное развитие получает столбчатая паренхима в листе; на ярком свете у некоторых растений получается два

слоя столбчатой паренхимы, и толщина листа значительно увеличивается. Биологический смысл этой специфической структуры, однако, до настоящего времени остается невыясненным.

Существуют вместе с тем черты в строении, которые, несомненно, носят характер особых приспособлений к улавливанию лучей света; это особое строение внешних оболочек клеток эпидермиса, которые, повидимому, играют роль собирательных линз. Особенно типично это приспособление выражено на протонеме теневого мха *Schistostega osmundacea* (рис. 666). Аналогичные структуры, по данным *Габерланда*, встречаются и у многих других растений. К сожалению, весь вопрос о светочувствительных структурах эпидермиса еще не настолько разработан, чтобы можно было оценить их значение с точки зрения приспособляемости растения.

Так как использование света растением требует определенной ориентировки его органов, то явления геотропизма и гелиотропизма следует рассматривать как результат приспособительной деятельности растения.

Нужно заметить, однако, что в природных условиях роста ориентировка органов совершается под смешанным влиянием силы тяжести и света, вследствие чего трудно отделить действие каждого из этих факторов. Ориенти-



а



б

Рис. 667. а—стеноподобные корни *Numaena Courbaril* в лесу по р. Амазонке. (По Martius'у). б—неравномерное утолщение стеноподобного корня *Parkia africana* (поперечный разрез). (По Haberlandt'у).

ровочные движения растений, будучи следствием приспособления, вместе с тем принадлежат к основным чертам организации, общим огромному большинству растений. Наряду с этими общими чертами встречаются также и приспособления вторичного характера, к которым принадлежат специальные органы прикрепления у лазающих и вьющихся растений. К этой же категории вторичных приспособлений принадлежит специфическое строение корней у очень крупных деревьев, подвергающихся опасности опрокидывания бурей.

Согласно принципам механики, корни у основания ствола принимают вид досок, поставленных на ребро и подпирающих ствол. Подобные корни-доски наблюдаются у целого ряда крупных тропических деревьев; в наших широтах они развиваются у болотной сосны (рис. 667).

Особую категорию составляют приспособления, тесно связанные с размножением растений, так как зависимость между воздействием факторов среды и реакцией организма имеет здесь гораздо более сложный характер; кроме того, немало и таких приспособлений, которые нельзя поставить в связь с воздействием среды.

Если мы обратимся к половому размножению, то использование водной среды для передвижения половых клеток в целях их встречи и слияния представляется естественным результатом приспособления к среде. Реснички, которыми снабжены гаметы, действительно можно рассматривать как прямое приспособление, выработанное в интересах более быстрого передвижения половых клеток в жидкой среде. Однако, самое образование ресничек нельзя считать результатом прямого влияния на клетку жидкой среды, тем более, что уже у низших растений, развивающихся в воде, женские гаметы оказываются лишенными ресничек. Лишены ресничек также и мужские гаметы, например, у багрянков, несмотря на их водный образ жизни.

Неподвижность женских и подвижность мужских гамет можно считать основной приспособительной чертой в растительном царстве, выработанной в интересах полового акта. Однако, мы не можем назвать ни одного агента внешней среды, который можно было бы поставить в связи с выработкой этого приспособления.

В водной среде растение пользуется водой для передвижения мужских гамет и вырабатывает соответствующие органы движения; в воздушной среде подвижность переходит на микроспоры и достигается иными средствами, вследствие чего реснички сперматозоидов упраздняются. Но в том и в другом случае приспособительная деятельность стоит вне прямого влияния среды, опираясь на импульсы внутренней организации растения и приобретая таким образом определенный инициативный характер.

В этом отношении весьма любопытны приспособления вторичного характера, возникшие у высших растений, которые приспособились к водному образу жизни. У целого ряда таких растений развитие цветов и опыление совершаются в воздухе (*Hydrocharitaceae*, *Vallisneria*, *Hydrilla*, *Elodea* и др.), у других оба процесса совершаются под водой (*Ceratophyllum*, *Zostera marina*, *Cymodocea aequorea*, *Halophila*, *Posidonia Caulini* и др.). Особенно интересно опыление у *Vallisneria spiralis*, у которой женские цветы ко времени распускания достигают поверхности воды, между тем, как мужские цветы отделяются от цветоножек, всплывают и плавают на подобие маленьких челноков, нагруженных пыльцой. Столкнувшись

с женским цветком, мужской цветок освобождает соединенную в клубочки пыльцу, которая попадает на рыльце женского цветка. После того, как совершилось оплодотворение, цветоножки женского цветка скручиваются спирально, и развитие плода идет уже под водой (рис. 668).

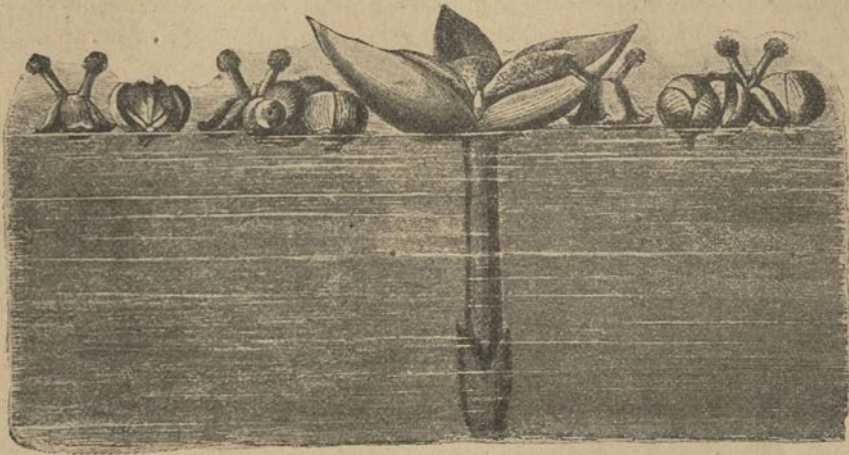


Рис. 668. Цветы *Vallisneria spiralis*. По середине женский цветок. По обе стороны его несколько мужских цветов в различных стадиях развития. Один мужской цветок прикасается к женскому и оставляет на его рыльце свою пыльцу.

У растений с подводным опылением пыльца совершенно лишена наружной утолщенной оболочки (эксина), но зато имеет совершенно необычную удлинненную форму и удельный вес весьма близкий к удельному весу воды, вследствие чего она может перемещаться вместе с токами воды.

Мы видим в данном случае, что специфические условия водной жизни повели к разнохарактерным приспособлениям у разных растений, при чем ни одно из этих приспособлений нельзя поставить в прямую причинную связь с действием водной среды.

Еще менее поддаются анализу описанные выше многочисленные и разнообразные приспособления у сухопутных растений к опылению ветром и животными, а также к распространению семян и плодов.

При общем обзоре всех относящихся сюда приспособительных черт получается впечатление, что растение изобретало разнообразные способы использования различных агентов внешней среды с вполне определенной целью обеспечить встречу и слияние гамет или поставить семена в благоприятные условия для развития. Слабая экспериментальная разработка этого направления приспособительной деятельности растения не дает нам возможности выделить действующие причины и установить соотношения между ними и пластичностью растительного организма. По этой причине мы вынуждены всю относящуюся сюда группу явлений

связывать с внутренними пока совершенно неизвестными факторами развития и ограничивать рассмотрение только описательной стороной.

Изложенный выше фактический материал во всяком случае позволяет сделать некоторые общие выводы о характере и главнейших чертах по крайней мере той приспособительной деятельности растительного организма, которая возбуждается главнейшими внешними факторами роста и развития.

Мы видели, что по отношению к каждому отдельному фактору амплитуда видовой пластичности изменяется у разных видов в широких пределах, вследствие чего мы можем различать виды с широкой и узкой амплитудой пластичности.

Изменения в величине амплитуды находятся в прямой связи с явлениями приспособления к определенным колебаниям в количестве или напряженности внешнего фактора; чем уже эти колебания, тем теснее границы видовой пластичности у видов приспособленных.

Сужение амплитуды пластичности естественно повышает потребность организма к известному постоянству условий среды и тем понижает его устойчивость. По этой причине виды в совершенстве приспособленные к какой-либо узко органиченной комбинации внешних факторов естественно ограничены в своем распространении теми местами, где колебания в напряженности или количестве факторов не превосходят амплитуды пластичности. Таким образом приспособленность достигается организмом в ущерб устойчивости.

Далее, чрезвычайно важно то обстоятельство, что приспособленность не стоит ни в каком прямом соотношении со сложностью организации. Поэтому мы встречаем виды в совершенстве приспособленные к тому или иному фактору среды решительно на всех ступенях растительного царства, начиная от одноклеточных и кончая многоклеточными, наиболее сложно построенными растениями.

Приспособленность к некоторым агентам среды вовсе не отражается на внешнем, морфологическом строении тела. Такова, напр., приспособленность к температуре, к концентрации минеральных солей. Вода и свет, напротив, являются агентами, по отношению к которым сильно реагирует внешнее строение растения.

Одна и та же цель достигается у разных форм различными приспособлениями. Чаще, однако, наблюдается сходство в приспособительных признаках, которое накладывает известную печать однообразия на структуры растений, принадлежащих по своей организации к различным систематическим группам. Особенно рельефно выступает однообразие приспособительных признаков, выработанных в интересах водоснабжения, вследствие чего является возможность установить специальные приспособительные типы растений.

ГЛАВА LXIII.

Приспособление, как фактор эволюции. Гипотеза Ламарка. Теория Дарвина. Естественный отбор, как фактор эволюции видов. Фактические данные о приспособленности растений. Первичные и вторичные приспособления. Приспособление и усложнение организации. Мутации и теория де-Фриза. Гибридизация, как источник новых видов. Прогрессивная эволюция в растительном царств.

Изложенные выше фактические данные о приспособительной деятельности растения достаточно убедительно говорят за то, что растительный организм обладает способностью изменять свойства идиоплазмы в соответствии с условиями внешней среды и в интересах сохранения жизни.

Нам остается теперь выяснить, каким образом достигается изменение наследственных свойств при выработке приспособительных признаков, и каково значение приспособления в общем ходе эволюции растительного царства.

Явления приспособленности, ведущие к удивительной целесообразности в строении животных и растений, не могли не останавливать внимания ученых задолго до того, как изменчивость и наследственность организмов сделали предмет систематического экспериментального изучения.

Богатый зоологический материал дал основание *Ламарку* высказать гипотезу, по которой целесообразное строение организма в смысле приспособления к условиям среды получается как результат упражнения органов. Необычайно длинная шея жираффы по *Ламарку* есть результат определенного упражнения этого органа в целях добыть листву с деревьев, которой питается названное животное. Органы неупражняемые и не выполняющие своей функции мало-по-малу превращаются в рудиментарные и, наконец, вовсе исчезают.

Типичной иллюстрацией к этому положению может служить недоразвитие глаз у животных, ведущих жизнь в темноте.

Те или иные условия жизни в своей непрерывной изменчивости могут служить следовательно непосредственным импульсом, вызывающим соответствующие целесообразные изменения в строении организма. Но инициатива изменения принадлежит самому организму, стремящемуся сохранить жизнь.

Гипотеза *Ламарка* была основана на фактических данных влияния упражнения и неупражнения органов на строение и развитие индивидуума. Наблюдая индивидуальные модификации, легко было предположить, что они закрепляются наследственностью, чем и достигается гармоничность между внешними условиями жизни организма и его строением. Распиряя гипотезу *Ламарка* мы можем сказать, что под влиянием условий среды в организме возникают индивидуальные отклонения, которые закрепляются наследственностью в ряде поколений и превращаются в приспособительные признаки. Пресноводная водоросль, живущая

в устье реки, может таким образом мало-по-малу приспособиться к жизни в соленой воде моря. Ее осмотический аппарат, путем упражнения в работе все с более и более высокими концентрациями минеральных солей, постепенно будет изменяться, и эти изменения, закрепляемые наследственностью, могут привести к полному его приспособлению для работы в соленой воде моря.

Ламарк (род. в 1744 г., ум. в 1829 г.) выступил с своими теоретическими идеями в эпоху, когда в биологии господствовало воззрение о постоянстве видов, и потому он не нашел признания у своих современников.

Сходное представление об изменяемости видов было развито также *Эразмом Дарвином*, дедом знаменитого *Чарльза Дарвина*, выдвинувшего естественный отбор в качестве основного фактора эволюции. Идея о естественном отборе одновременно была разработана также *Уоллесом*.

Сочинение *Чарльза Дарвина* «О происхождении видов» вышло 1859 г.; оно положило начало новой эпохе в развитии воззрений на эволюцию животного и растительного мира. Высказанные в нем идеи получили общую формулировку в форме теории *Дарвина—Уоллеса* и под термином *дарвинизм* быстро завоевали признание в ученом мире.

Так как теория постоянства видов продолжала еще господствовать, то *Дарвину* пришлось сначала доказать изменчивость видов. Для этого он воспользовался данными из практики искусственного разведения животных и растений.

Искусно подобранный многочисленный и разнообразный фактический материал давал очень ясную картину изменчивости любого вида одомашненных животных и растений.

Практика выведения рас и сортов была основана на искусственном отборе тех индивидуумов, которые обнаруживали желаемое отклонение в своей организации. Повторяя отбор из поколения в поколение, практики получали суммирование желаемого отклонения, и в конце концов создавалась порода с ярко выраженными, характерными для нее признаками.

Это обстоятельство навело *Дарвина* на мысль, что и в природе происходит явление отбора, который, в противоположность искусственному, можно назвать естественным отбором.

Наблюдая размножение любого вида животного или растения, не трудно убедиться в колоссальной энергии этого процесса, которая ведет к перепроизводству индивидуумов.

Если бы не существовало никаких ограничений, то уже в самое короткое время потомство одного вида покрыло бы собой всю землю. В действительности, однако, огромное большинство зародышей или молодых особей погибают, не достигнув стадии зрелости; выживают лишь очень немногие, которые дают новое потомство. Особенно резко это явление вымирания молодых индивидуумов можно наблюдать в чистых насаждениях лесных древесных пород. Следя за молодым сосновым лесом, легко убедиться, что число деревьев быстро уменьшается вместе с возрастом, и на том месте, где были десятки тысяч всходов, остается одно крупное дерево.

Ясно, что между индивидуумами должна происходить ожесточенная борьба за место; тысячи молодых деревьев на различных стадиях отмирания, которые мы наблюдаем в молодом сосновом лесу, ярко иллюстрируют наличность этой борьбы.

Победа остается на стороне наиболее сильных, наилучше приспособленных к данным условиям места. Таким образом совершается естественный отбор наиболее устойчивых и жизнеспособных индивидуумов.

Представим теперь себе, что у некоторых индивидуумов появилось отклонение в организации, которое дает им некоторое преимущество перед другими. В таком случае понятно, что именно эти индивидуумы одержат победу и дадут потомство. Повторяясь в потомстве, отклонение может усилиться и превратиться в приспособительный признак; понятно, что путем естественного отбора индивидуумы с этим признаком сохраняются в ряде поколений и дадут новую расу, которая вытеснит прежнюю, менее приспособленную. Совершенно таким же образом должна происходить борьба между видами с одинаковыми потребностями. В результате виды, наилучше приспособленные, одержат победу над менее приспособленными.

У видов с разными потребностями борьба становится все менее и менее напряженной; но естественный отбор и в этом случае обнаруживает свое действие: все те отклонения в организации, которые не соответствуют внешним условиям, неизбежно осуждаются на уничтожение; сохраняются только полезные черты, вполне отвечающие данным условиям.

В результате естественный отбор как бы совершенствует организацию вида, оставляя в ней черты, наилучшим образом отвечающие внешним условиям жизни. Совершенствование это достигается, однако, вымиранием огромного количества индивидуумов и видов, которые недостаточно устойчивы в борьбе за жизнь.

Действие естественного отбора изложено у *Дарвина* с поразительной ясностью и подкреплено большим числом фактических данных. Но зато вопрос о самом процессе изменчивости остается без надлежащего освещения. Роль естественного отбора по существу есть роль механическая; появление же полезных уклонений в организации и выработка приспособительных признаков, очевидно, принадлежит организму. *Дарвин* склонен придавать известное значение идеям своего деда и *Ламарка* об упражнении органов; но все же, по его имени, полезные уклонения в организации, появляются случайно наряду с уклонениями вредными.

По его представлению организация есть нечто изменчивое, текучее; она постоянно меняется во всех возможных направлениях. Первоначальные изменения очень малы, но, повторяясь в ряде поколений, они могут суммироваться и вести к формированию более крупных отличий и черт, полезных или вредных, отвечающих или не отвечающих внешним условиям жизни.

В противоположность *Ламарку*, который придавал большое значение целесообразной деятельности организма в выработке приспособительных

черт, *Дарвин* склонен представлять организм как арену, где сталкиваются различные силы и где случай играет большую роль в результатах этого столкновения. Если бы не было естественного отбора, то организация животных и растений приняла бы самые разнообразные и фантастические направления; но вытекающая из перепроизводства индивидуумов необходимость борьбы за существование и естественный отбор отбрасывают все нецелесообразное и дают определенное направление развитию организации. Смелый поход против приверженцев идеи о постоянстве видов и новизна идеи о действии естественного отбора были причиной огромного успеха дарвинизма не только в ученых кругах, но также и далеко за их пределами.

Приверженцы дарвинизма видели в нем не одно правильное объяснение целесообразного приспособления организации животных и растений к внешним условиям, но и удовлетворительное разрешение проблемы эволюции растительного и животного царства, на что не рассчитывал сам *Дарвин*. Не было недостатка также и в противниках идей *Дарвина*, которые подвергали его обобщения суровой критике и указали на многие слабые места. Тем не менее идеи *Дарвина* остаются господствующими еще и в настоящее время, и потому нам необходимо остановиться на тех существенных поправках, которые внесены дальнейшим развитием науки.

Мы видели выше, что экспериментальное изучение наследственности дало чисто фактическое опровержение унаследования так называемых благоприобретенных признаков, т. е. тех индивидуальных модификаций, которые возникают под влиянием условий среды. По наследству передаются не отдельные модификации, но вся их сумма, отвечающая пластичности данного вида. Если внешние условия требуют такого изменения организации, которое выходит за пределы пластичности вида, то индивидуум, попавший в эти условия, просто погибает. Морская водоросль, занесенная течением в пресную воду реки, погибает, так как концентрация минеральных солей здесь выходит за пределы возможной пластичности ее осмотического аппарата. Та же участь постигает пресноводную водоросль, занесенную течением в соленые воды моря.

Искусственный или естественный отбор в данном случае бессилён, так как для выработки соответствующего приспособления необходимо предварительное изменение свойств осмотического аппарата водоросли. Такое изменение свойств, как выходящее за пределы пластичности вида, требует, однако, изменения идиоплазмы. По *Дарвину* идиоплазма изменчива и в каждом поколении происходит небольшое изменение ее, которое тотчас же и закрепляется.

Этому представлению вполне отвечает явление мутаций, которые могут захватывать один какой-либо признак или распространяться на целую серию признаков.

Как мы уже видели, появление мутаций обуславливается чисто внутренними, принадлежащими самому организму факторами, без какой-либо определенной связи с внешними условиями. Понятно поэтому, что мутационное уклонение, полезное в борьбе за существование, может

возникнуть только случайно, как одно из многочисленных возможных уклонений. Именно так и представляет себе *Дарвин* первоначальное появление приспособительных черт в строении организма.

Опыт показывает, однако, что мутации, вообще говоря, явление очень редкое в жизни вида. Еще более редко должно быть появление полезных уклонений; а так как для сформирования полезной приспособительной черты требуется суммирование малых уклонений, то это еще более уменьшает шансы, с чисто математической точки зрения, на возможность осуществления подобного процесса. Представим себе, например, что сформированный лист является более совершенным аппаратом фотосинтеза, чем пластичное слоевище неопределенной формы.

Для образования листа слоевище должно претерпеть целый ряд весьма существенных изменений в одном строго определенном направлении. Если каждое из этих изменений может появиться только случайно среди бесконечного числа всевозможных других случайных изменений, то понятно, что степень вероятности для образования полезного уклонения становится, вообще говоря, чрезвычайно малой. Повторение же полезного уклонения и многократное суммирование подобных уклонений в одном строго определенном направлении среди бесконечного числа всяких других направлений становится бесконечно мало вероятным. При таком порядке формирования листа из пластинчатого слоевища необходим бесконечно длинный промежуток времени для того, чтобы сменился ряд поколений с малыми уклонениями в сторону образования листа. Между тем, по определениям геологов промежуток времени в жизни нашей планеты, начиная с момента, когда температура понизилась до 5° С и до наших дней, не превышает 2 миллиардов лет.

Но независимо от этих соображений, элемент случайности в изменениях организации и свойств идиоплазмы вряд ли вообще может быть применим без ограничения к организму. Все наши сведения об организации даже наиболее простых растений говорят за то, что внутренний механизм всей той работы, которую выполняет, напр., одноклеточное растение, чрезвычайно сложен, а эта сложность исключает произвольное изменение частей в любом направлении.

Правда, по смыслу теории *Дарвина* уклонения могут быть чрезвычайно малы. Но если они так малы, что совершенно ускользают от наблюдения, то наличность их, вообще говоря, становится недоказуемой. Если же они подходят по размерам к мутациям, то они не могут принять какое угодно направление без нарушения нормального хода развития организма и полного разрушения его организации.

Существующая организация естественно налагает печать ограничения на возможные изменения отдельных частей. В этом, собственно, и кроется истинный смысл гипотезы *Ламарка*, если применять ее к современному уровню наших знаний.

Попадая в определенные условия, организм, с своей стороны, располагает определенной первичной организацией, которая допускает лишь из-

вестную вполне ограниченную серию изменений в своих частях, подобно тому как пружина допускает лишь известную степень растяжения.

Растяжение, превосходящее сопротивляемость пружины, разрывает ее; точно также и изменение одной какой-либо части в организме, выходящее за пределы возможного, губит организм, не давая возможности ему развиваться.

Таким образом, случайность и произвол в изменениях организации ограничивается самым строением организма еще до того момента, когда на сцену выступают внешние условия, а с ними и естественный отбор.

С другой стороны, наличность индуцированных модификаций, сохраняющихся в течение ряда поколений, весьма ясно говорит в пользу гипотезы *Ламарка*. Физико-химический аппарат растений, работая в определенных условиях среды, естественно перестраивается в соответствии с этими условиями. Поэтому возникновение всякой приспособительной черты необходимо должно идти под непосредственным влиянием внешних агентов. Внешние агенты есть та сила, которая непосредственно действует на отдельные части организма и которая побуждает организм к соответствующему их изменению. И если представить себе, что эта внешняя сила действует в одном направлении на длинный ряд поколений, то становится вполне возможным переход вызванной ею индуцированной модификации в мутацию, ведущую к образованию приспособительного признака. Особенно показательны в этом отношении те случаи необычайного сокращения температурной амплитуды, которые наблюдаются у растений, развивающихся в среде с постоянной или очень слабо изменяющейся температурой (напр., у *Бацилла туберкулеза*), а также случаи узкой специализации в питании готовыми органическими веществами.

Мы видели выше, что приспособленность к тому или иному внешнему агенту суживает амплитуду пластичности; физико-химический аппарат растений путем упражнения, согласно формулировке *Ламарка*, перестраивается таким образом, что лишается способности работать в условиях, резко отличных от тех, в которых он привык работать. Сужение амплитуды пластичности указывает на потерю некоторых свойств; повидимому, во внутренней организации физико-химического аппарата, некоторые части, за отсутствием упражнения, переходят в рудиментарное состояние, подобно рудиментарным органам высшего растения.

Из приведенного выше краткого очерка фактических данных о приспособительной деятельности растения видно, что целый ряд наиболее совершенных приспособлений основан именно на сужении амплитуды пластичности.

Этот путь формирования приспособительных черт, без сомнения, более короткий и быстрее ведущий к цели, чем путь появления случайных, ничем не направленных отклонений.

Но если целый ряд приспособительных признаков мы можем отнести на счет одностороннего и длительного влияния внешних агентов среды и удовлетворительно объяснить процесс их формирования, опираясь на гипотезу *Ламарка*, то существует немало таких приспособлений, для

которых это объяснение совершенно неприменимо. Сюда относится как раз категория приспособлений, сопровождающих процесс полового размножения растений. Как и сам половой акт, так и большая часть многочисленных приспособлений, выработанных растением в интересах слияния половых клеток, в своем историческом развитии лежат вне прямого воздействия агентов среды.

Источником этих приспособлений следует признать внутренние силы организма и особенности его внутренней организации. Вряд ли возможно и здесь целесообразность приспособительных признаков отнести на счет накопления мелких случайных отклонений. Против такого допущения говорит однообразие основных приспособлений у растений разнообразных систематических групп. Реснички сперматозоидов или пыльцевая трубка являются столь распространенными приспособлениями, что математически весьма мало вероятно, чтобы их формирование у самых различных растений произошло чисто случайным сочетанием малых отклонений в одном и том же направлении.

Гораздо более вероятной представляется мысль, что формирование подобных приспособительных черт совершается по некоторому общему плану, определяемому внутренней организацией протоплазмы.

Мы видели выше, что под влиянием условий среды эти основные приспособления могут соответствующим образом изменяться. Так, напр., цветковые растения, приспособляясь к подводному образу жизни, переходят к вегетативному размножению (напр., *Elodea*) или дают пыльцу с тонкими оболочками, не всплывающую на поверхность воды, или, наконец, отрывающиеся мужские цветы (напр., у *Vallisneria*).

Таким образом, каждый или почти каждый первичный приспособительный признак, выработанный растением под влиянием внутренних факторов или сил, является объектом новых изменений, приспособлений вторичного порядка, которые формируются в соответствии с внешними условиями и при прямом или косвенном их участии.

Согласно такому взгляду, вся приспособительная деятельность растения представляется результатом взаимодействия двух главных сил: одной внутренней, направляющей изменения организации по некоторому определенному пути; и другой, внешней, приводящей эти изменения в согласование с внешними условиями.

И в том, и в другом случае инициатива для изменения организации принадлежит самому организму, который получает импульсы как изнутри, так и извне.

Что касается механизма изменения идиоплазмы, то он остается пока совершенно неизвестным. Допустим ли мы вместе с *Дарвином*, что идиоплазма изменяется в каждом поколении и у каждой особи скачками, подобными мутациям, или же представим вместе с *Ламарком*, что она перестраивается под влиянием внешних условий, подобно формированию индицированных модификаций; и в том, и в другом случае необходимо допустить наличие в организме деятельного начала, которое идет в разрез с наследственностью.

Наличность этого деятельного начала особенно резко выступает, если мы обратимся к самому процессу видообразования.

Под влиянием естественного отбора, вычеркивающего из жизни все недостаточно совершенное, с одной стороны, и приспособительной деятельности организма, с другой, организация всех существующих видов должна быть вполне приспособлена к внешним условиям местообитания. Опыт и наблюдение показывают, что действительно организация каждого из существующих видов вполне отвечает условиям жизни и в этом отношении нет различия между бактерией и высшим цветковым растением.

Правда, нередко сложность организаций связывают с совершенством приспособления организма к условиям среды, вследствие чего более сложным формам нечувствительно приписывается и большая устойчивость в борьбе за существование.

Но мы видели выше, что при выработке приспособлений, по крайней мере по отношению к определенным агентам среды, сложность организации сама по себе не играет никакой роли. Устойчивость вида определяется амплитудой его пластичности: чем шире амплитуда, тем больше шансов у вида сохранить жизнь при наибольших колебаниях внешних агентов, тем большее пространство на земле он может захватить.

Опыт показывает вместе с тем, что, амплитуда пластичности вовсе не увеличивается вместе с усложнением организации. Так напр., по отношению к температуре среды высшие растения несколько не выносливее, чем бактерии. С другой стороны, в каждой группе растений, независимо от сложности ее организации, мы находим различные степени приспособленности, достигаемой сужением амплитуды пластичности; это явление особенно ясно выступает по отношению к температуре среды.

И если поставить вопрос, приобрело ли растение путем усложнения организации большую устойчивость по отношению к температуре среды, то на этот вопрос приходится ответить отрицательно.

Такой же отрицательный ответ пришлось бы дать и в отношении других агентов внешней среды.

Усложнение организации, тесно связанное с многоклеточным строением растения, без сомнения, способствовало увеличению массы индивидуума и его долговечности. Это положительное приобретение, однако, вряд-ли имеет какое-либо существенное значение для устойчивости вида. Действительно, увеличение массы индивидуума и его долговечности идет далеко не всегда параллельно усложнению организации у многоклеточных существующих растений, как это легко обнаружить при сравнении травянистых видов с древесными породами. Кроме того, из данных палеонтологии следует, что виды с крупными и долговечными индивидуумами сплошь и рядом вымирают раньше мелких травянистых видов.

Таким образом, процесс усложнения организации, наблюдаемый в историческом ходе развития растительного царства никак нельзя связать с приспособительной деятельностью, с достижением более целесообразного и устойчивого в борьбе за существование строения тела. Процесс этот приходится рассматривать, как самостоятельное движение в массе органи-

ческой материи, как процесс развития движимый внутренними, нам пока совершенно неизвестными силами.

Если бы целью эволюции было создание совокупности видов, в совершенстве приспособленных к условиям среды для успешного существования на нашей планете, то вся флора могла бы быть представленной известным числом видов бактерий и одноклеточных фотосинтезирующих организмов. Никакого дальнейшего усложнения организации не потребовалось бы для успешной борьбы за существование и сохранение растительной жизни на земле. Вместе с тем сущность процесса видообразования не ограничивается созданием видов с постепенно усложняющейся организацией. Существующая флора дает нам многочисленные образчики видов, хорошо отличающихся друг от друга рядом организационных признаков и вместе с тем стоящих на одном и том же уровне по сложности своей организации.

Достаточно вспомнить обильные видами роды злаков или сложноцветных, чтобы убедиться, что виды могут обособляться в историческом развитии рода без всякого заметного прогресса в усложнении организации.

Наконец, образование новых видов нередко ведет не к усложнению, а к упрощению организации, возвращающему новые формы к более примитивным типам. Эти отступления назад, к более примитивному строению, наблюдаются в каждой более или менее крупной систематической группе растений.

До настоящего времени мы не располагаем какой-либо теорией или даже гипотезой, которая дала бы нам сильное объяснение, как самого процесса видообразования, так и основных, действующих в нем сил. Мы вынуждены признать наличность в живой материи особого активного творческого начала, которое и является ближайшим источником возникновения новых форм, новых видов.

Современные фактические сведения об изменчивости видов еще слишком скудны для ясного представления о деятельности этого активного начала. Пока в нашем распоряжении имеются лишь данные о мутациях, быстро ведущих к обособлению новых форм, как напр., мутации, изученные *Де-Фризом*.

По мнению *Де-Фриза* в жизни каждого вида можно различать два периода: период сохранения первичной организации и период быстрых изменений ее в форме мутаций. Наступление периода мутаций обуславливается внутренними причинами, хотя не исключена возможность отраженного влияния внешних условий.

Это представление сглаживает то противоречие между изменчивостью и наследственностью, которое возникает при допущении, что оба взаимноисключающие друг друга начала действуют одновременно в организме.

На основании современных данных о существующих формах растений приходится признать, что огромное большинство видов находятся теперь в периоде покоя. Мутационная изменчивость в смысле *Де-Фриза* представляется явлением очень редким. Гораздо чаще наблюдаются мутации,

которые сводятся к полной или частичной потере одного какого-либо признака; таково, напр., появление альбиносов и пестролистных растений, наблюдавшееся у многих видов. Подобные мутации, быть может правильное рассматривать, как ненормальности или уродства, получающиеся вследствие расстройств аппарата наследственной передачи признаков. Мутации этого порядка во всяком случае носят не прогрессивный, а регрессивный характер и потому они вряд ли могут быть источником усложнения организации.

Некоторые ученые склонны придавать большое значение гибридизации, как источнику новых форм и новых видов. Путем гибридизации без сомнения, могут создаваться новые комбинации признаков и, быть может, также формироваться признаки совершенно новые, когда скрещиваются удаленные друг от друга формы. Гибридизация, однако, может иметь значение лишь для тех растений, у которых размножение совершается половым путем; кроме того, плодущее потомство при скрещивании видов получается сравнительно лишь в редких случаях.

Таким образом, нельзя не признать, что наши сведения о процессе изменчивости и возникновения новых видов слишком ограничены, чтобы уже теперь можно было определенно указать на силы, действующее в нем, и ближайшие необходимые условия для его осуществления.

Принимая во внимание исторический ход развития растительного царства, мы вынуждены допустить, что эволюция в сторону усложнения организации совершалась в нем под влиянием внутренних импульсов, подобно тому, как совершается развитие высшего растения из оплодотворенного яйца. Эти внутренние импульсы или активная творческая сила были основной причиной возникновения многих видов путем расхождения потомков от предков.

Одни из возникших таким образом видов остались на первичной стадии развития организации; таковы, напр., существующие в настоящее время одноклеточные растения. Другие виды, напротив, обнаружили способность к прогрессивной эволюции и послужили источником новых форм с более сложной организацией. У разных видов эта способность обнаружилась в различной степени; в то время, как одни подвинулись весьма далеко вперед, другие оказались отставшими. Современная флора иллюстрирует нам этот различный ход прогрессивной эволюции у различных групп растений. Наряду с видами прогрессирующими мы находим также виды регрессирующие, или остающиеся на одной и той же стадии усложнения организации. Никакой ясной закономерности в появлении прогрессивных или регрессивных форм не наблюдается или, по крайней мере, она ускользает от нашего наблюдения.

Самый процесс изменения идиоплазмы, в результате которого происходит изменение организации, остается пока за пределами точного экспериментального исследования. Об этом процессе мы можем составить известное представление лишь по явлению мутаций. Известные из этой области факты дают основание думать, что деятельность творческого изменчивого начала ограничивается известными периодами в жизни вида.

Возникающие под влиянием этого начала новые формы затем подвергаются вторичным изменениям под влиянием среды и приобретают вторичные приспособительные признаки. Формы нежизнеспособные или мало устойчивые подвергаются уничтожению; таковы, напр., мутационные альбиносы, появляющиеся среди потомства зеленых растений. Будучи лишены хлорофилла, они обыкновенно погибают вскоре после того, как истощится запас органической пищи в семени.

Таким образом совершается в каждом поколении естественный отбор наиболее устойчивых, наиболее отвечающих данным жизненным условиям индивидуумов, которые дают новое потомство.

Так как каждому виду свойственна огромная энергия размножения, то в результате получается перепроизводство индивидуумов, между которыми может возникнуть соревнование за место.

Подобное же соревнование может возникнуть между индивидуумами разных видов, сталкивающихся на одном и том же месте. Исход этого соревнования может быть различен в зависимости от внешних привходящих обстоятельств. Вначале могут взять перевес более сильные индивидуумы, которые занимают господствующее положение, как это нередко наблюдается, напр., в чистых насаждениях какой-либо одной древесной породы. Под влиянием различных внешних причин или специфических условий местообитания эти индивидуумы могут быть уничтожены, и тогда их место занимают сохранившиеся более слабые.

Соревнование само по себе входит как одно из многочисленных условий в тот комплекс факторов, которые определяют в каждом отдельном случае судьбу индивидуума. Процесс соревнования до настоящего времени еще очень мало изучен; вряд ли, однако, можно сомневаться, что в жизни вида соревнование индивидуумов играет второстепенную роль, так как истинный смысл перепроизводства индивидуумов заключается не в борьбе их друг с другом, а в обеспечении за данным видом возможно большего пространства, возможно более широкого распространения.

Соревнование или борьба между разными видами при одинаковых потребностях и сходной организации по существу мало отличается от борьбы между индивидуумами одного и того же вида. Если же сталкивающиеся виды различны в указанных отношениях, то между ними могут возникнуть связи на почве совместного обитания, которые могут повести к выработке особых приспособительных признаков. В таком случае существование одного вида по отношению к другому приобретает значение особого условия среды.

Приспособительная деятельность растения основана на импульсах, которые оно получает от внешних факторов среды. В простейших случаях, выражающихся в разных видах приспособленности и сужении амплитуды пластичности, приспособления формируются, повидимому, по схеме, данной *Ламарком*, т. е. путем индуцированных модификаций. Это приспособления, так сказать, вторичного порядка.

Наряду с ними наблюдаются первичные приспособления, которые входят в основной план организации.

Развитие этих приспособлений совершается под влиянием внутренних, принадлежащих самому организму импульсов. Отдельные, полученные таким образом приспособленные черты затем под влиянием внешних агентов претерпевают новые изменения, вследствие чего каждое основное приспособление приобретает ряд вторичных приспособлений.

Будучи причиной определенных изменений организации, приспособление вместе с тем уменьшает ее разнообразие и ведет к выработке однообразных черт у самых различных видов. В процессе видообразования оно играет роль тормазы, задерживающего произвольное изменение форм. Правда, в отдельных случаях оно может повести к обособлению специфических форм, в совершенстве отвечающих той или иной комбинации условий среды; но это обособление, как показывает наблюдение, не стоит ни в каком определенном соотношении со сложностью организации и не служит импульсом для прогрессивной эволюции вида. Наоборот, чаще мы наблюдаем упрощение организации и возврат к первичному типу у высокоорганизованных растений, как результат приспособления к условиям среды.

Независимость приспособительной деятельности организма от общего хода эволюции и усложнения организации и является причиной того, что в каждую данную эпоху жизни растительного царства оно оказывается представленным формами самого разнообразного внешнего строения, начиная от самых примитивных и кончая наиболее сложными.

Подобно жизни отдельного индивидуума, жизнь каждого вида протекает под влиянием двух сил: внутренней, обуславливающей его общую жизнеспособность, и внешней, представляющей комплекс разнообразных влияний и воздействий среды.

Каждая из этих сил может сыграть решающую роль в судьбе вида, в его процветании и вымирании. Из тех скудных отрывков геологической летописи, которые имеются в нашем распоряжении, с совершенной ясностью выступает факт вымирания огромного числа видов, живших задолго до нашей эпохи. Мы не знаем истинных причин смерти отдельных видов; но было бы неосторожно приписывать ее исключительно изменению условий среды и недостаточному приспособлению со стороны растительного организма. У видов вымерших палеонтологи находят те же основные приспособительные черты первичного и вторичного характера, какие мы наблюдаем у существующих растений. Кроме того, и среди современной флоры известны виды вымирающие на наших глазах, несмотря на то, что их организация несколько не уступает организации видов процветающих, а климатические условия остаются неизменными.

Повидимому, внутренние силы, определяющие общую жизнеспособность вида, всего чаще бывают причиной его вымирания. Подобно прогрессивной эволюции, жизнеспособность свойственна разным видам далеко не в одинаковой степени.

Как видно из изложенных соображений, процесс эволюции растительного царства чрезвычайно сложен и многосторонен. Великой заслугой *Дарвина* было открытие такого общего действующего фактора, как есте-

ственный отбор. Но наши фактические сведения о процессе видообразования еще слишком ничтожны, чтобы можно было уже теперь построить теорию, которая объяснила бы нам все стороны эволюции растительного мира. Допускаемая же *Дарвином* случайность в явлениях изменения организации в связи с естественным отбором далеко не соответствуют той плановности исторического развития растительного организма, которая наблюдается в действительности.

Литература.

1. Системы растений:

- Baillon, H. Histoire des plantes. 13 vol. Paris. 1866—95.
Bentham et Hooker. Genera Plantarum. 3 vol. London. 1862—83.
Candolle, A. P. de. Regni vegetabilis Systema Naturale. Paris. 1818—1821.
Candolle, A. P. et Alph. de. Prodromus Systematis Naturalis regni vegetabilis. 17 vol. Paris. 1824—74.
Candolle, Alph. et Casim. de. Monographiae Phanerogamarum. 9 vol. Parisiis. 1878—96.
Endlicher. Genera Plantarum. Vindob. 1836—50.
Engler und Prantl. Natürliche Pflanzenfamilien. Leipzig. 1887—1908.
Engler. Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Leipzig. 1900.
Hooker, J. D. and Jackson, B. D. Index Kewensis. Enumeration of the genera and species of flowering Plants. 2 vol. et 3 suppl. Otonii. 1893—1908.
Inssieu. Genera Plantarum. Paris. 1789.
Linnaeus, C. Systema Naturae. Stockholm. 1735.
— Genera Plantarum. Lugd. 1737.
— Species Plantarum. Ed. II. Holm. 1762—1763.
Pfeiffer, L. Nomenclatur Botanicus. 2 vol. Cassel. 1871—75.

2. Систематика споровых.

- Agardh, J. G. Species, genera et ordines Algarum. 3 vol. Lund. 1848—1901.
Balsamo. Iconum Algarum Index. Neapoli. 1895—1901.
Berlese, A. N. Icones Fungorum omnium ad usum sylloges saccardianae etc. 3 vol. Patav. 1894—1905.
Boyer. Les champignons comestibles et veneneux de la France. Paris. 1890.
Brefeld. Botanische Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. Leipzig und Münster. 1872—1908.
Christ. Die Farnkräuter der Erde. Jena. 1897.
Christensen. Index Filicum s. enumeratio omnium generum specierumque Filicum et Hydropteridum. Havn. 1905—1906.
Cooke. Illustrations of British Fungi. (Hymenomycetes.) 8 vol. London. 1881—91.
Cornilet Babés. Les Bacteries. 2 vol. Paris. 1890.
Deby. Bibliography of the Diatomaceae. London. 1882.
De Toni, J. B. Sylloge Algarum omnium hucusque cognitorum. 5 vol. Patav. 1889—1907.

- Flügge. Die Mikroorganismen. 3 Aufl. Leipzig. 1896.
- Grevillea. Quarterly record of Cryptogamic Botany and its Literature. Ed. by Cooke and Masee. 22 vol. London. 1872—94.
- Grout. Mosses with Hand-lens and Microscope. New-York. 1907.
- Handbuch der technischen Mykologie. Herausgeg. von Lafar. Jena. 1904.
- Hedwig. Species Muscorum frondosorum. 1801—1842.
- Hedwigia. Журнал, посвященный споровым. Изд. Rabenhorst, Hieronymus, Hennings. Dresden. С. 1852.
- Hooker, W. J. Species Filicum. 5 vol. London. 1846—64.
- Jaeger et Sauerbeck. Genera et Index Muscorum. St. Gallis. 1873—79.
- Kryptogamen-Flora von Schlesien. Изд. Cohn, F. v. Breslau. 1878 bis 1908.
- Kützing. Phycologia generalis. Leipzig. 1843.
- Tabulae Phycologicae. Nordhausen. 1845—71.
- Die kieselhaltigen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen. 1844.
- Lanzi. Memorie sulle Diatomee. Roma. 1875—1900.
- Lowe. Ferns, British and exotic. 8 vol. London. 1872.
- The Ferns of Great Britain. 6 vol. London. 1893.
- Migula. System der Bakterien. Jena. 1897—99.
- Müller, C. Genera Muscorum frondosorum. Leipzig. 1901.
- Nordstedt. Index desmidiacearum atque Bibliographiy. 2 vol. Berol. 1897—1908.
- Nylander. Synopsis methodica Lichenum. Paris. 1858—61.
- Paris. Index Bryologicus. Paris. 1904—06.
- Pelletan. Les Diatomées. 2 vol. Paris. 1888.
- Rabenhorst. Kryptogamenflora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Leipzig. 1881—1908.
- Rolland. Atlas des champignons de France, Suisse et Belgique. Paris. 1908.
- Roth, G. Die europäischen Laubmoose. Leipzig. 1903—1905.
- Die europäischen Torfmoose. Leipzig. 1906.
- Revue Bryologique — издается с 1874.
- Saccardo. Fungi Italici autographice delin. Patavia. 1877—1886.
- Sylloge Fungorum omnium hucusque cognitorum. 18 vol. Patavia. 1882—1906.
- Schmidt, A. und M. und Fricke. Atlas der Diatomaceenkunde. 2 Aufl. Leipzig. 1874—1906.
- Sydow, P. et H. Monographia Uredinearum. Berlin. 1902—1903.
- Bruch, Schimper et Gumbel. Bryologia Europea. Stuttgart. 1836—66.

3. Приспособление растений к внешним факторам среды.

- Goebel, K. Ueber Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. München. 1898.

Температура.

- Askenasy, E. Ueber die Temperatur, welche Pflanzen im Sonnenlichte annehmen. (Botan. Ztg. 1875.)
- Brewer, W. H. Observation on the presence of living species in hot and saline waters in California. (The Americ. Journal of Science and Art. Sec. Séries. XLI; 1866.)
- Cohn, F. Ueber die Flora heißer Thermen. (Flora. 1862.)
- Cohn, F. (Beiträge zur Biologie der Pflanzen; II; 1877.)

- Davenport, C. W. (Archiv f. Entwicklungsmechanik; II; 1895.)
- De Bary. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. 1884.
- Detmer, W. Ueber die Einwirkung niederer Temperaturen auf die Pflanze. (Forschung. zur Agriculturphysik. 1888.)
- Dieudonné. Beiträge zur Kenntnis der Anpassungsfähigkeit der Bakterien an ursprünglich ungünstige Temperaturverhältnisse. (Arbeit. Kaiserlich. Gesundheitsamt. 1894.)
- Дорогоостанский. Matériaux pour servir à l'algologie du lac Baikal et de son bassin. (Bull. Soc. Imp. Natural. de Moscou. XVIII; 1905.)
- Еленкин, А. А. Пресноводные водоросли Камчатки. (Труды Камчатской Экспедиции Ф. П. Рябушинского. Ботан. Отд. Вып. II. Москва. 1914. Стр. 71-137.)
- Fischer, A. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Jahrbuch. f. wiss. Botan. XII; 1891.)
- Flügge. Die Mikroorganismen. III. Aufl. 1896.
- Göppert, H. Ueber das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen und Schutzmittel dagegen. Stuttgart. 1907.
- Hausgirt, A. Beiträge zur Kenntniss der böhmischen Thermalgenflora. (Oesterreich. botan. Ztschr. 1884.)
- Hilbrig H. Ueber den Einfluß supramaximaler Temperatur auf das Wachstum der Pflanzen. Leipzig. 1900.
- Irmischer. Ueber die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. (Jahrbuch. für wiss. Botan. L; 1912.)
- Just, L. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. II; 1877.)
- Kjellman, F. K. Aus dem Leben der Polarpflanzen. (Nordenskjöld. Studien und Forschungen veranlasst durch meine Reise im hohen Norden. Leipzig. 1885.)
- Kjellmann. Ueber die Temperatur in Meeren und Meerestiefen. (Bot. Ztg. 1875.)
- Kihlman. Die Pflanzenbiologischen Studien aus d. Russischen Lappland. Helsingfors. 1890.
- Klebs, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung etc. 1896.
- Kunisch, H. Ueber die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen auf die Pflanzen. Breslau. 1880.
- Lakon. Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. (Zeitschr. f. Botanik. 1912.)
- Löwenstein, A. Ueber die Temperaturgrenzen des Lebens bei der Termalalge *Mastigocladus laminosus* Cohn. (Ber. deutsch. botan. Ges. XXI; 1903.)
- Максимов, Н. А. О вымерзании и холодостойкости растений. СПб. 1913.
- Mez. Neue Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Jahrbuch. f. wiss. Botan. XII; 1897.)
- Molisch, H. Das Erfrieren der Pflanzen. Wien. 1911.
- Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena. 1897.
- Miehe. Die Selbsterhitzung des Heues. Jena. 1907.
- *Thermophilum sulfureum*, ein neuer Wärmepilz. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1907.)
- Müller-Thurgau, H. Ueber das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. (Landw. Jahrbuch. XV; 1886.)
- Noack. Beiträge zur Biologie der thermophilen Organismen. (Jahrbuch. f. wiss. Botan. LI; 1912.)
- Nobbe. Handbuch der Samenkunde. Berlin. 1876.
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. Leipzig. 1904. II.
- Rabinowitsch, L. Ueber die thermophilen Bacterien. (Ztschr. f. Hygiene. XX.)

- Sachs, J. Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation. (Flora. 1864.)
 — Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. (Landwirtschaftliche Versuchs-Stationen. II; 1860.)
- Schmidle, W. Ueber die tropische afrikanische Termalalgenflora. (Engler's Jahrbüch. f. Syst. u. Pflanz. Geogr. XXX; 1901.)
- Tilden, J. On some Algal Stalactites of the Yellowstone National Park. (Botan. Gazette. XXIV; 1897.)
- Tsiklinsky, P. (Annal. de l'Institut Pasteur. XIII; 1899.)
- Voigtländer, H. Unterkältung und Kältetod der Pflanzen. (Beiträge zur Biologie der Pflanzen. IX; 1909.)
- Vries De, H. Matériaux pour la connaissance de l'influence de la température sur les plantes. (Archives néerlandaises. V; 1870.)
- Weed, W. U. The vegetation of Hot Springs. (Americ. Naturalist. XXIII; 1889.)
- West, G. S. On some Algae from hot springs. (The Journ. of Botany. British and Foreign. London. XL; 1902.)

Вода.

- Askenasy, E. Ueber den Einfluß des Wachstumsmedium auf die Gestalt der Pflanzen. (Bot. Ztg. 1870.)
- Brenner. Klima und Blatt bei der Gattung Quercus. (Flora. LXXXIX; 1902.)
- Brenner, W. Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. (Flora. LXXXVII; 1900.)
- Cannon. The root habits of Desert Plants. (Carnegie Insitution. No. 131. Popular Science monthly. 1912.)
- Constantin, J. Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. (Ann. sc. nat. VI Série; Botan. I. 1884.)
 — Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. (Ibid. VII Série; III; 1881.)
 — Influence du milieu aquatique sur les stomates. (Bull. Soc. Botan. France. XXXII; 1893.)
 — Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques. (Ibid. XXXII; 1886.)
- Dombois, E. Einfluß der geringeren oder größeren Feuchtigkeit der Standorte der Pflanzen auf deren Behaarung. Saarbrücken. 1887.
- Eberhardt, Ph. Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la structure des végétaux. (Ann. Sc. nat. VIII-e Série. Botanique. XVIII; 1903.)
- Ewart, A. (Transact. of Liverpool Biol. Soc. XI; 1897.)
- Fitting, H. Wasserversorgung und osmotische Verhältnisse der Wüstenpflanzen. (Ztschr. für Botanik. III; 1911.)
- Flahault, Ch. Nouvelles observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. (Ann. Sc. nat. VI-e Série. Botanique. IX. 1878.)
- Freidenfelt. Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. (Flora. XCI. 1902.)
- Gain, E. Rôle physiologique de l'eau dans la végétation. Paris. 1895.
- Glück, H. Biologische und morphologische Studien über Wasser- und Sumpfgewächse. 1911.
- Goebel, H. Biologische Schilderungen; II; 1889—91.

- Heinricher, E. Ueber einige im Laube dikotyle Pflanzen trocken Standortes auftretende Einrichtungen etc. (Botan. Centralblatt; XXIII; 1885.)
- Henslow, G. The origin of plant-structures. London. 1895.
- Hildebrand, F. Ueber die Schwimmblätter von Marsilia und einigen anderen amphibischen Pflanzen. (Bot. Ztg. 1870.)
- Ильин, В. С. (Труды Петрогр. О-ва Ест. XLVI. 1916.)
- Johnow, Fr. Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. XV; 1884.)
- Irmischer. Ueber die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. (Jahrbüch. für wiss. Botan. 1912.)
- Jungner. Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den Gegenden der regenreichen Kamerungebirge. (Bot. Centralblatt; XLVII; 1891.)
- Klima und Blatt in der regio alpina. (Flora. LXXIX; 1894.)
- Karsten, G. Entwicklung der Schwimmblätter. (Bot. Ztg. 1888.)
- Костантен. Растение и среда. Перев. под ред. К. А. Тимирязева. Москва. 1908.
- Leist, K. Einfluß des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Bern. 1889.
- Lésage, P. Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. (Rev. gén. de botanique. II; 1890.)
- Sur les rapports des palissades dans les feuilles avec la transpiration. (Comptes rendus de l'Acad. des Sc. Paris. CXVIII; 1894.)
- Lothelier. Influence de l'état hygrométrique de l'air sur la production des piquants. (Bull. Soc. bot. France. XXXVII; 1890; & Rev. gén. botanique. II; 1890. V; 1893.)
- Lundström, A. Die Anpassung der Pflanzen an Regen und Tau. (Acta Soc. Reg. Upsala. 1884.)
- Молестов, А. П. Корневая система травянистых растений. Москва. 1915. С указателем литературы по корням.
- Müller. Untersuchungen über die Wasseraufnahme durch Moose etc. (Jahrbüch. f. wiss. Botanik; 1909.)
- Neger, Fr. W. Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung. (Ber. deutsch. Botan. Ges. 1912.)
- Poud. The biological relation of aquatic plants to the substratum. (U. S. Fisch Comm. report. 1903.)
- Rabe, Fr. Ueber die Austrocknungsfähigkeit gekeimter Samen und Sporen. (Flora. XCV. 1905.)
- Renner. Zur Morphologie und Oekologie der pflanzlichen Behaarung. (Flora. 1909. 1910.)
- Заленский, В. Материалы к количественной анатомии различных листьев одного и того же растения. (Записки Киевск. Политехнического Института. 1903.)
- Sauvageau. Anatomie et morphologie des Potamogetonacées, Hydrocharitacées etc. (Journ. de botanique. 1889; 1890; 1891; 1894.)
- Schenk, H. Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. (Bibliotheca botanica; I; 1886.)
- Ueber das Aerenchym. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. XX; 1889.)
- Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia rasemosa. (Flora; 1889.)
- Schilling, A. J. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. (Flora. LXXVIII; 1894.)

- Schimper, A. F. W. Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration. (Sitzungsber. der Akad. Berl. II; 1890.)
- Schröder, G. Ueber die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. (Untersuch. aus dem Botan. Institut. in Tübingen. II; 1886.)
- Stahl, Regenfall und Blattgestalt. (Ann. Jard. botan. Buitenzorg; XI; 1893.)
- Stopes. The xerophytic character of the Gymnosperma etc. (New Phytologist; 1907.)
- Steuer. Planktonkunde. Leipzig. 1910.
- Snell. (Flora. 1908.)
- Tschirch, A. Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. XIII; 1882.)
- Vesque, J. et Viet. De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. (Ann. Sc. nat. Botanique. VI-e Série. XII. 1881.)
- Volken's, G. Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. (Jahrbüch. Berlin. Botan. Garten III; 1884.)
- Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. 1897.
- Ueber Pflanzen mit lackierten Blättern. (Ber. deutsch. bot. Ges. VII; 1890.)
- Walliczek. Studium über die Membranschleime vegetativer Organe. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. XXV; 1893.)
- Weiss, A. Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. (Jahrbüch. für wiss. Botanik. IV; 1865. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Abth. I. XCIX; 1890.)
- Westermaier. Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hauptgewebesystems. (Jahrb. f. wiss. Botan. XIV; 1884.)
- Wiesner, J. Ueber ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. CII; Abth. I; 1893; CIII; 1894.)
- Wollny, W. Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum der Pflanzen. Halle. 1898.
- Treub, M. Les urnes du Dischidia Rafflesiana. (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg. 1883.)

Свет.

- Amelung, E. Ueber Etiement. (Flora. LXXVIII; 1894.)
- Артари, А. К вопросу о влиянии среды на форму и развитие водорослей. Москва. 1908.
- К физиологии и биологии хламидомонад. Москва. 1913.
- Askenasy, E. Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Farbe der Blüten. (Bot. Ztg. 1876.)
- Batalin, A. Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung der Blätter. (Botan. Ztg. 1871.)
- Barthold, G. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. XIII; 1882.)
- Bonnier, G. Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. (Rev. gén. botan. VII; 1895.)
- Chodat, R. Etude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. Genève. 1909.
- De-Candolle, C. Etude de l'action des rayons ultra-violet sur la formation des fleurs. (Arch. des Sc. Phys. et Natur. Genève. XXVIII; 1892.)
- Detmer, W. Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses der Samen. 1880.

- Elfving, F. Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze. Helsingfors. 1890.
- Figdor, W. Die Beeinflussung der Keimung von Gesneriaceen-Samen durch das Licht. (Ber. deutsch. botan. Ges. XXX; 1912.)
- Figdor. Die Erscheinung der Anisophyllie. Leipzig und Wien. 1909.
- Гайдуков, Н. М. О влиянии окрашенного цвета на окраску осциллярий. (Scripta botanica; XXII; 1903.)
- Gentner. Untersuchungen über Anisophyllie. (Flora. 1909.)
- Ueber den Blauglanz auf Blättern und Früchten. (Flora. 1909.)
- Godlewsky, E. Ueber die biologische Bedeutung der Etiolierungserscheinungen. (Biolog. Centralblatt. IX; 1889.)
- Goebel, K. Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. (Flora. LXXX; 1895.)
- Grantz, F. Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. Leipzig. 1898.
- Heinricher, E. Beeinflussung der Samenkeimung durch das Licht. (Wiesner-Festschrift. Wien. 1908.)
- Jesionek, A. Lichtbiologie und Lichtpathologie. Wiesbaden. 1912.
- Istvanffi, G. Influence of Light upon the Development of Flowers. 1890.
- Jost, L. Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. (Jahrbuch. f. wiss. Botan. XXVII; 1895.)
- Karsten, H. Die Einwirkung des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen etc. Jena. 1870.
- Keeble. The hanging foliage of certain tropical trees. (Ann. of Botany. 1895.)
- Klebs, G. Ueber künstliche Metamorphosen. (Abhandl. der Naturforsch. Gesellschaft zu Halle. XXV; 1906.)
- Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. 1896.
- Krabbe, G. Entwicklung, Sprossung und Theilung einiger Flechten-Apothecien. (Botan. Ztg. 1882.)
- Kraus, G. Versuche mit Pflanzen im farbigen Licht. (Sitzungsber. d. Naturforsch.-Ges. zu Halle. 1876.)
- Lehmann, E. Ueber die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. (Ztschr. für Botanik. IV; 1912.)
- Людименко, В. П. К вопросу о влиянии света на развитие плодов и семян у высших растений. (Зап. Имп. Никитск. Сада; III; 1910.)
- Содержание хлорофилла в хлорофилльном зерне и энергия фотосинтеза. СПб. 1910.
- О превращениях пигментов пластид в живой ткани растений. Петроград. 1916. (Зап. Имп. Акад. Наук. XXXIII; 1916.)
- Влияние света на усвоение органических веществ зелеными растениями. (Изв. Имп. Акад. Наук. СПб. 1907.)
- MacDougal, D. T. The Influence of Light and Darkness upon Growth and Development. (Memoirs of the New-York Botan. Garden. II; 1903.)
- Noll. Ueber das Leuchten der Schistostega osmundacea. (Arb. Bot. Inst. in Würzburg. III; 1887.)
- ~~Nordhausen, M. Ueber Sonnen- und Schattenblätter. (Ber. deutsch. botan. Ges. XXI; 1903.)~~
- ~~— Ueber Sonnen- und Schattenblätter. (Ber. deutsch. botan. Ges. XXX; 1912.)~~
- Pauchon, A. Recherches sur le rôle de la lumière dans la germination. (Ann. Sc. nat. Botan. X; 1880.)

- Sachs, J. Ueber den Einfluß des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. (Botan. Ztg. 1863.)
 — Wirkung farbigen Lichtes auf Pflanzen. (Botan. Ztg. 1864.)
 — Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. (Arb. Botan. Instit. in Würzburg. III; 1887.)
- Schindler, B. Ueber den Farbenwechsel der Oscillarien. (Ztschr. für Botanik. V; 1913.)
- Schultz, N. Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Sporen der Moose, Farne und Schachtelhalme. (Beihefte zum Botan. Centralbl. XI; 1901.)
- Stahl, Ueber den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Ztschr. für Naturwissenschaften. 1883.)
 — Zur Biologie des Chlorophylls. Jena. 1908.
- Stahl, E. Ueber den Einfluß des Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. 1883.
- Stahl, E. Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermäßige Insolation. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1909.)
- Tammes, Tine. Ueber den Einfluß der Sonnenstrahlen auf die Keimfähigkeit von Samen. (Landwirtsch. Jahrbüch. XXIX; 1900.)
- Teodoresco, E. C. Influence des différentes radiations lumineuses sur la forme et la structure des plantes. (Ann. Sc. nat. VIII-e Série. Botanique. X; 1899.)
- Treboux, G. Die Keimung der Moos-Sporen in ihrer Beziehung zum Lichte. (Ber. deutsch. botan. Ges. XXIII; 1905.)
- Vöchting, H. Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. (Jahrbüch. f. wiss. Botan. XXV; 1893.)
- Vogt, C. Ueber Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. Erlangen. 1898.
- Ward, H. M. The Action of Light on Bacteria. (Proc. Roy. Soc. of London. CLXXXV; 1895.)
- Wiesner, J. Ueber die Anpassung der Pflanze an das diffuse Tages- und das direkte Sonnenlicht. (Annales du Jard. botan. de Buitenzorg; III; 1910.)
 — Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig. 1907.

О приспособлениях к другим внешним факторам.

- Neger, Fr. W. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart. 1913, а также литература, приведенная в отделе о развитии растения.

4. Эволюция.

- Blaringhem, L. Mutation et traumatismes. Paris. 1907.
- Braeunig, K. Mechanismus und Vitalismus in der Biologie des 19. Jahrhunderts. Leipzig. 1907.
- Dacqué, E. Der Deszendenzgedanke und seine Geschichte. München. 1904.
- Дарвин, Ч. Происхождение видов. Изд. Ю. И. Лепковского. Москва. 1907. Перевод и предисловие К. А. Тимряева.
- Darwin and Modern Science. Изд. A. C. Seward. Cambridge University. Press. 1909.
- Detto, K. Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Jena. 1904.

- Driesch, H. Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Leipzig. 1905.
- Haeckel, E. H. Die Naturanschauung von Darwin, Goethe und Lamarck. 1882.
- Коржинский, С. И. Гетерогенезис и эволюция.
- Lamarck, J. B. Philosophie zoologique. 1809.
— Considérations sur l'organisation des corps vivants.
- Laurent, L. Les progrès de la Paléobotanique Angiospermique. (Progressus Rei Botanicae. I; 1907.)
- Lotsy, J. P. Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena. 1906—1908.
- Morgan, J. P. Evolution and Adaptation. New-York. 1903.
- Nägeli, K. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig. 1884.
- Plate, L. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig. 1908.
- Potonié, H. Aufzählung von Gelehrten, die in der Zeit von Lamarck bis Darwin sich im Sinne der Deszendenztheorie geäußert haben. (Oesterreich. botan. Ztg. 1881.)
- Scott, D. H. The present position of Paleozoic Botany. (Progressus Rei Botanicae. I; 1907.)
- Seward, A. C. Fossil Plants. (Cambridge University Press. I; 1898 & II; 1910.)
- Скотт, Д. Г. Эволюция растительного мира. Перев. с англ. Москва. 1914.
- Steinmann, G. Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig. 1908.
- Vries, H. de. Die Mutationstheorie. Leipzig. 1901—1903.
— Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin. 1906.
- Wagner, A. Geschichte des Lamarckismus. Stuttgart. 1910.
- Wallace, A. R. The World of Life. 1910.
— Natural Selection and Tropical Nature. London. 1895.
- Wettstein, R. v. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. 1900.)
- Wolff, G. Di Begründung der Abstammungslehre. München. 1907.
- Zeiler, R. Les progrès de la Paléobotanique à l'Ere des Gymnospermes. (Progressus Rei Botanicae. II; 1907.)

ОТДЕЛ XV.

Экология и география растений.

ГЛАВА LXIV.

Взаимоотношения между индивидуумами одного того же вида. Общественные виды. Паразитизм и его отношение к сапрофитизму. Взаимоотношения паразита и растения-хозяина. Паразиты из группы грибов и их характеристика. Паразиты из группы цветковых растений.

Как бы ни было идеально приспособлено растение к условиям среды, все же это не гарантирует нормальное развитие всех индивидуумов данного вида. Устойчивость в борьбе за существование без сомнения достигается наряду с приспособлением также и прогрессивным увеличением числа индивидуумов, которое получается путем размножения. В естественных условиях роста далеко не всякому зародышу удастся совершить свой полный цикл развития; большое число зародышей преждевременно погибает вследствие случайного неблагоприятного стечения внешних обстоятельств, исключающих возможность нормального развития. Эта естественная убыль отдельных особей с избытком покрывается процессом размножения, как бы рассчитанным на перепроизводство индивидуумов.

Выше уже были приведены некоторые примеры той поистине колоссальной энергии размножения, которая наблюдается у отдельных растительных форм и видов. Если бы вся флора земного шара была представлена одним единственным видом, то процесс размножения весьма быстро привел бы не только к полному и плотному заселению особями этого вида всех подходящих мест на земле, но также и к соревнованию за обладание местом. То обстоятельство, что растительный мир разбился на множество видов, отличающихся друг от друга не только морфологически, но и физиологически, не устранило соревнования за обладание местом между отдельными особями, но значительно усложнило взаимоотношения между особями разных видов.

В результате каждое растение в природных условиях вынуждено вести общественную жизнь и испытывать определенное влияние со стороны своих ближайших соседей. Таким образом, к той совокупности внешних факторов, роста и развития, которые зависят от мертвой среды, прибавляется еще один новый социального характера. Изучение влияния этого фактора на жизнь растений и составляет предмет экологии растений

в узком смысле этого слова. Это одна из самых молодых отраслей ботаники, главной целью которой является исследование жизни каждого вида так, как она складывается в природе в зависимости от условий среды и сожительства с другими видами.

Переходя к анализу социальных отношений между растениями, рассмотрим сначала ближайшие результаты перепроизводства индивидуумов одного и того же вида.

Каждый индивидуум для своего нормального развития нуждается в некотором минимальном пространстве и потому естественно, что на данной площади земли или в данном объеме субстрата не может жить больше известного максимального числа индивидуумов. Это максимальное число индивидуумов, однако не представляет постоянной цифры, но изменяется в зависимости от стадии развития. Так, напр., на десятине земли, где с успехом может разместиться 5 миллионов однолетних всходов сосны, едва хватает места для 500—600 старых деревьев. Отсюда понятно, что жизнь каждого чистого соснового насаждения, начиная от момента прорастания семян и кончая предельным возрастом взрослых деревьев, должна проходить в ожесточенной борьбе особей за место: вместе с ростом и увеличением объема отдельных особей, число их необходимо должно уменьшаться. Наличие этой борьбы легко наблюдать в природе, прослеживая развитие чистого насаждения любой древесной породы. В таком насаждении резко выделяются господствующие особи более высокого роста, с хорошо развитой кроной, а также особи более слабые угнетенные и находящиеся на различных стадиях засыхания.

Дарвинизм рассматривает подобное соревнование особей за место как один из важных биологических факторов в процессе видообразования. При равенстве всех прочих условий малейшее преимущество одного индивидуума над другим, малейшее полезное уклонение может быть использовано в интересах борьбы и обеспечить победу.

К сожалению, до настоящего времени вопрос о влиянии отдельных особей друг на друга при их очень тесном сожительстве еще не исследован экспериментально. Вряд ли, однако, борьба протекает так просто, как это рисуется на основании чисто теоретических соображений. Дело в том, что в действительности как раз и не бывает того постоянства условий среды, при котором решающее значение могло бы получить одно какое-либо полезное уклонение. Если вначале, как это всего чаще бывает, перевес получают наиболее быстро растущие особи однолетнего, напр., соснового насаждения, то в следующем году господство может перейти к более медленно растущим, но хорошо выносящим засуху или заморозки, или устойчивым против болезней и паразитов особям. Это постоянное вмешательство всевозможных комбинаций факторов внешней среды, комбинаций, сменяющих друг друга во времени настолько может спутать взаимоотношения между особями, оспаривающими друг у друга место, что первоначальное деление на господствующих и угнетенных с течением времени совершенно изменяется.

При большом числе особей одного вида, собранных на одном и том же месте, получается полная амплитуда видовой пластичности, выраженная в отдельных индивидуальных модификациях. Судьба отдельной особи, как посетительницы определенной модификации, очевидно, будет определяться не только взаимоотношением с соседними особями, но также и отношением этой модификации к переменчивым условиям внешней среды. Такова же должна быть и судьба всякого мутационного отклонения, вследствие чего сохранение его в потомстве приобретает характер случайности.

Наблюдение показывает во всяком случае, что далеко не все виды растений в природных условиях образуют сплошные чистые заросли особей, тесно сомкнутых друг с другом, оспаривающих друг у друга место. Подобные виды, которые можно было бы назвать общественными, представляют в сущности сравнительно редкое явление. Большая часть видов представлена одиночными особями или небольшими группами особей, где соревнование за место очень слабо или вовсе отсутствует.

Общественные виды встречаются на всех ступенях растительного царства, начиная от одноклеточных простейших и кончая высшими растениями. Способность жить очень тесными сообществами, составленными из большого числа особей, повидимому, основана на специальном приспособлении хорошо переносить продукты выделения, обычно вредно действующие на организм. Способность эта является вместе с тем одним из важных приспособлений для прочного закрепления места за данным общественным видом. В природных условиях роста общественные виды обыкновенно удерживаются на одном и том же месте из поколения в поколение. Поэтому истинное значение того соревнования за место, которое наблюдается между особями общественного вида, заключается, повидимому, не столько в отборе наиболее сильных индивидуумов, сколько в поддержании максимального числа их на всех стадиях развития заросли или насаждения.

Непрерывное же поддержание максимального числа индивидуумов на захваченном общественным видом месте служит наиболее прочной гарантией против захвата этого места особями других видов.

Из наших общеизвестных древесных пород общественными видами являются сосна, береза, ель, дуб; напротив, клен, ясень, рябина, вяз, липа никогда не образуют сплошных чистых насаждений и обычно растут группами или одиночными экземплярами. Из травянистых растений довольно много общественных видов среди злаков и осок. Очень тесные сообщества особей одного вида наблюдаются у многих видов листовых мхов, а также некоторых видов водорослей.

Благодаря прочному захвату места тесно растущими друг возле друга особями, общественные виды играют большую роль в общем пейзаже страны.

Гораздо более сложные взаимоотношения возникают при столкновении особей различных видов с различными физиологическими потребностями. Взаимоотношения эти выражаются в различных формах сожительства более или менее тесного двух или нескольких видов.

Наиболее тесной формой сожительства является паразитизм, когда особи одного вида черпают свою пищу из живых особей другого вида; первый вид в таком случае называется растением-паразитом, а второй — растением-хозяином.

Паразитный образ жизни совершенно не связан с определенной систематической группой растений и потому мы находим паразитов на всех ступенях растительного царства. Все же наибольшее количество паразитов встречается среди типичных бесхлорофилльных растений как бактерии и грибы.

Физиологически паразитизм основан на потере способности синтезировать органические вещества из минеральных, вследствие чего неизбежно возникает необходимость питаться готовыми органическими веществами. Выше уже было указано, что способность питаться готовыми органическими веществами свойственна всем растениям; если до настоящего времени еще не удалось вырастить нитрифицирующие бактерии на органической среде, то вероятно только потому, что нам пока неизвестна та форма органического соединения, которую синтезируют эти организмы на счет углекислого газа атмосферы.

Отсюда ясно, что потеря способности синтезировать органическое вещество у паразитов явилась как последствие питания готовым органическим веществом. Эта чисто отрицательная черта, однако не представляет по существу специальной особенности паразитов, так как ее мы встречаем также и у сапрофитов. Отличительным свойством паразитов является их способность проникать внутрь тела хозяина.

В историческом развитии растительного царства сапрофитизм и паразитизм, без сомнения, представляют вторичное явление специального приспособления на почве питания. Сапрофитизм является, повидимому, первичной формой, из которой затем развился паразитизм.

Мертвое органическое вещество, растворенное в воде водоемов и почвы, могло послужить, как оно служит и в настоящее время, естественной органической средой для развития самых разнообразных растений. Так, напр., многие синезеленые водоросли, принадлежащие к типичным фотосинтетикам, в природных условиях живут преимущественно в водоемах, богатых разлагающимися органическими остатками. Зеленые мхи из родов *Splachnum* и *Tetrapladon* поселяются на извержениях животных. Среди высших цветковых растений известна группа так называемых гумусовых растений, у представителей которой мы находим различные стадии деградации фотосинтезирующего хлорофиллоносного аппарата. Гумусовые растения получили свое название потому, что они поселяются на местах, богатых перегноем и разлагающимися органическими остатками. Одни представители этой группы, как, например, виды *Dentaria*, *Pyrola*, *Goodyera*, *Cephalanthera*, *Epipactis*, *Platanthera*, обладают нормальными зелеными листьями (рис. 669 и 670), тогда как другие, например, виды *Monotropa*, *Lymodorum*, *Neottia*, *Coralorrhiza*, *Epipogon*, *Voyria*, *Fletia*, *Pogonia*, *Voyriella* развивают только низовые листья с очень малым количеством хлорофилла или совершенно его не

содержащие (рис. 671 и 672). Деградиацию фотосинтезирующего аппарата в данном случае мы можем рассматривать как результат неупражнения органа в духе гипотезы Ламарка. Неупражнение получается у гумусовых растений не только вследствие восприятия готовых органических веществ через корни, но также и от недостатка света, так как большинство гумусовых растений поселяется в густой тени лесов, где накапливается большое количество разлагающихся растительных остатков.

К типичным гумусовым растениям наряду с многочисленными бактериями относится также и большое число высших шляпных грибов.

Физиология питания гумусовых растений до настоящего времени еще очень слабо изучена и та форма органических соединений, которая



Рис. 669. Грушанка одноцветная, *Pirola uniflora*.



Рис. 670. Грушанка двобокая, *Pirola secunda*.

непосредственно служит для питания высших шляпных грибов и цветковых растений, в сущности остается неизвестной. В природных условиях среди мертвых растительных остатков, без сомнения, главную роль играет по количеству клетчатки, наиболее устойчивый из углеводов. В настоящее время известна целая группа бактерий, которые гидролизуют клетчатку и готовят, таким образом, почву для других сапрофитов. Тот черный слой почвы, который при этом накапливается, состоит из так называемых гуминовых веществ и носит название гумуса. Питательная ценность гуминовых веществ, судя по имеющимся опытным данным, очень низка; однако, не подлежит сомнению, что очень большое число видов грибов питаются непосредственно гумусом. Что касается цветковых гумусовых растений, то у них условия питания более сложны, так как они, повидимому, воспринимают органические вещества гумуса не прямо, а через посредство сожительствующих с ними грибов. Само собою разумеется, что в природных условиях состав гумуса меняется в зависимости от места и времени; возможно, что в нем присутствуют вещества, которые непосредственно могут восприниматься корнями высших растений:

кроме того, как мы знаем, у высших растений клетчатка откладывается иногда в виде запасного вещества в семенах и потому понятно, что и высшие растения не лишены способности растворять ее.

Во всяком случае использование мертвого органического вещества, накапливающегося в природных условиях, уже в силу разнообразного химического состава входящих в него соединений не могло не повести к различным группировкам видов в смысле специализации по усвоению отдельных веществ и соединений.

Отдельные виды выработали путем прямого приспособления способность выделять энзимы, растворяющие те или иные стойкие органические



Рис. 671. Вергляница обыкновенная, *Monotropa hypopitys*.



Рис. 672. Ладьян обыкновенный, *Corallorhiza innata*.

вещества или производящие необходимую химическую обработку их. Имеющиеся опытные данные подтверждают мысль о способности сапрофитных грибов выделять наружу самые разнообразные энзимы. В таком случае легко понять, что вид, приспособившийся растворять клетчатку путем выделения из своих клеток цитазы, легко может проникнуть в ткань живого растения и превратиться из сапрофита в паразита.

В природных условиях, однако, существует еще и другой путь для перехода от сапрофитизма к паразитизму, это путь проникновения сапрофита в ткань живого растения через раны, открывающиеся посредством простого механического повреждения органа или его части. Подобные повреждения могут быть причиняемы градом, ветром, морозами, животными, а иногда и повышенным осмотическим давлением сока; повреждения последней категории особенно распространены у мясистых частей растения, ткани которых богаты сахаром, как плоды, клубни и пр. Сахаристые плоды многих растений при образовании на них ран, покрываются плеснями (например, *Penicillium glaucum*), которые затем проникают внутрь ткани и начинают вести паразитный образ жизни.

Типичным представителем подобных факультативных или условных паразитов может служить грибок склеротиния (*Sclerotinia Sclerotiorum*), которая может проделать и действительно проделывает весь цикл развития сапрофитно, а затем нападает на мясистые части растений и ведет паразитный образ жизни.

С другой стороны, целый ряд типичных паразитов (например, *Phytophthora omnivora*, многие бактерии) обнаружили способность успешно развиваться сапрофитно на искусственных органических средах. Таким образом, между сапрофитизмом и паразитизмом фактически не существует резкой грани и потому переход от сапрофитного питания к паразитному с чисто физиологической точки зрения представляется довольно легким.

Биологически, однако, паразитизм вносит весьма резкое изменение в соотношение между видами. В наиболее типичных случаях паразит, проникая в клетки растения хозяина, использует живое содержимое в качестве питательного материала и вызывает отмирание ткани. Обычно такое нападение паразита является причиной более или менее тяжелого заболевания, с которым растение-хозяин, так или иначе, справляется и заканчивает свой цикл развития; но нередко паразит настолько разрастается, что вызывает смерть пораженного им индивидуума.

Таким образом, биологически взаимоотношения между паразитом и хозяином нельзя иначе характеризовать, как резко враждебными, обуславливающими состояние непрерывной активной борьбы. Особенно богатая паразитами группа грибов дает нам также разнообразную серию специальных приспособлений, выработанных под влиянием паразитного образа жизни. Морфологически паразитные грибы можно разделить на внешних и внутренних. Мицелий внешних развивается прямо на поверхности пораженного органа, образуя местами особые выросты (гаустории, присоски), которые проникают внутрь клеток хозяина. Многочисленные примеры подобных внешних паразитов встречаются в семействе сумчатых грибов *Erysiphei*, производящих на листьях высших растений болезнь, известную под именем мучнистой росы. Листья при этом оказываются как бы посыпанными мукою; покрывающий их белый налет состоит из конидий гриба (рис. 511).

Что касается внутренних паразитов, то одни из них проникают в ткань растения-хозяина через естественные отверстия, именно через устьица и развивают свой мицелий в межклеточных ходах, опутывая им клетки снаружи; мицелий при этом обыкновенно дает отростки, проникающие внутрь клеток. Типичными представителями этой группы могут служить переноспоровые паразитные грибы (*Peronosporae*). У видов рода *Peronospora* проникающие внутрь клеток присоски имеют вид тонких разветвленных нитей, у рода же *Cystopus* они напоминают шпифтики; наконец, у картофельного гриба (*Phytophthora infestans*) мицелий вовсе лишен присосок. Другая категория внутренних паразитов прямо проникает в клет-

ки ткани хозяина, прободая клеточные оболочки. Сюда относятся паразиты, поражающие древесину деревьев (например, *Polyporus vaporarius*). Типичным примером внутриклеточного паразита может служить, между прочим, слизевик *Plasmodiophora Brassicae*, вызывающий у капусты болезнь корней, известную под названием килы. Плазмодии этого слизевика переходят из клетки в клетку, поедая живое содержимое клеток. Разросшийся плазмодий затем остается в одной клетке, заполняет ее полость и по созревании распадается на массу мелких спор. В пораженных местах корня начинается усиленное деление и разрастание клеток, которое приводит к образованию наростов самой разнообразной формы и величины, при чем развитие надземных частей задерживается. Киластые корни после сгнивания освобождают споры паразита, из которых весной выходят миксамебы; последние проникают в молодые корни капусты и там превращаются в плазмодии (рис. 439 и 440).

Промежуточное положение между внешними и внутренними паразитами занимают формы, дающие мицелий под кутикулой кожицы; сюда относятся сумчатые грибы из родов *Exoascus* и *Taphrina*.

Как уже замечено выше, проникновение паразита внутрь клетки хозяина происходит путем растворения клеточной оболочки энзимами, выделяемыми паразитом; это, так сказать, прямой путь нападения для извлечения живого органического вещества из клетки.

Очень часто паразиты пользуются, однако, естественными отверстиями, как устьица, или различными механическими повреждениями эпидермиса или наружных слоев ткани. Неповрежденный эндермис или пробковая ткань представляют достаточную защиту против нападения многих паразитов. С другой стороны, для успешного извлечения питательного материала паразиту нет необходимости проникать внутрь клетки; на примере грибка, вызывающего картофельную болезнь, мы видим, что мицелию достаточно одного простого соприкосновения с оболочками клеток, чтобы выкачивать из них необходимое органическое вещество. В данном случае паразит, повидимому, обладает особым приспособлением, облегчающим прохождение органических веществ через неповрежденные клеточные оболочки; сущность этого приспособления, как и вообще процесс питания подобных паразитов внутри ткани растения-хозяина, еще недостаточно выяснена.

Обычно паразит нападает на определенную часть растения. Так, например, указанный выше слизевик, вызывающий килу капустных растений, поражает только корни; существует немало грибных паразитов, которые, так сказать, специализировались в нападении на корни высших растений, при чем в одних случаях болезнь локализуется на корнях, тогда как в других она может распространиться и на стебель. Типичный пример последнего явления дает гриб *Trametes radiciperda*, нападающий на хвойные деревья и вызывающий болезнь древесины, известную под именем красной гнили.

Обширная группа ржавчинных грибов, состоящая исключительно из паразитов, специализировалась в нападении на листья и травянистые

стебли высших растений, при чем причиняемая ими болезнь, известная под именем р ж а в ч и н ы, обыкновенно локализуется только на этих органах.

Наконец, существует серия паразитов, которые нападают только на органы цветка. Типичным примером в данном случае может служить спорынья (*Claviceps purpurea*), поражающая завязи ржи и некоторых диких злаков. Из мицелия гриба при этом развивается особый склероций в виде удлиненного плотного рожка, занимающего место плода.

Подобная специализация паразитов очень часто наблюдается среди ржавчинных грибов, при чем нередко встречаются так называемые физиологические виды, которые, будучи тождественными по своим внешним морфологическим признакам, отличаются друг от друга тем, что каждый может питаться соками только одного определенного вида растений.

Так, например, обыкновенная хлебная ржавчина, *Puccinia graminis*, включает три физиологические формы: 1) на ржи, ячмене и пырее; 2) на овсе и некоторых диких злаках (*Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*); 3) на пшенице. Форма, поражающая пшеницу, известна с глубокой древности, между тем, как о ржавчине на ржи имеются сведения, относящиеся к XIX в. Замечательно при этом, что пшеничной ржавчиной изредка заражаются рожь, ячмень и овес, тогда как обратного заражения совершенно не происходит.

Весьма вероятно поэтому, что первоначальной формой является пшеничная ржавчина, от которой затем путем приспособления на почве питания произошли другие формы. Приспособление в данном случае, без сомнения, носит регрессивный характер и по существу сводится к сужению амплитуды пластичности того химического аппарата паразита, который принимает участие в питании.

К той же категории приспособлений относятся и те виды разнодомности, при которых одна стадия развития паразита приурочена к одному виду питающего растения, а другая к другому виду. Типичные примеры подобной разнодомности особенно многочисленны среди ржавчинных грибов. Помимо описанной выше хлебной ржавчины, можно указать виды: *Gymnosporangium*, которые переходят с хвойных на рябину, яблоню, грушу и другие *Potaceae*; *Melampsora Goeppertiana*, переходящую с брусники на пихту; *Cronartium ribicolum*, переходящий с разных видов *Ribes* на веймутову сосну и сибирский кедр. Как на пример сумчатых разнодомных грибов можно указать на *Sclerotinia heteroica*.

Между паразитом и растением-хозяином возникает обмен веществами, при чем выделения паразита нередко возбуждают деятельность клеток хозяина, которые начинают усиленно делиться, вследствие чего возникают различные уродливости и разрастания ткани, напоминающие галлы насекомых.

Таковы, например, так называемые кармашки слив, представляющие собой мешковидные образования, развивающиеся вместо плодов

под влиянием паразитного гриба *Taphrina Pruni*. При поражении почек получается усиленное образование веток, известное под названием ведьминых метел; таковы, напр., ведьмины метлы граба, образующиеся вследствие нападения грибка *Taphrina Carpini*. Различные разрастания уродливой формы вызываются особенно часто паразитными головневыми (*Ustilaginei*) грибами, причиняющими болезнь, известную под именем головни (рис. 520 и 521).

Помимо различных способов извлечения органической пищи из тела растения-хозяина и локализации мест нападения, у паразитов наблюдается дальнейшее приспособление, которое выражается в том, что данный вид паразита нападает на группу систематически близких видов растений или даже только на один определенный вид.

Всеядных паразитов, которые могли бы питаться соками любого растения, повидимому, вовсе нет, но есть виды, которые нападают, напр., на самые разнообразные виды высших сухопутных растений. Такова, напр., *Sclerotinia sclerotiorum* из группы дискомицетов; этот гриб паразитирует на корнях моркови, репы, на фасоли, подсолнечнике, земляной груше, конопле и многих садовых растениях. Чаще всего, однако, данный вид паразита нападает лишь на определенную группу видов, принадлежащих одному роду. Но нет недостатка и в таких паразитах, которые питаются соками особей только одного вида. Так, напр., принадлежащий к упомянутому выше роду *Sclerotinia S. Vaccinii* нападает только на бруснику (*Vaccinium Vitis idaea*). Родственная же бруснике черника, голубика и клюква каждая имеют в качестве паразита свой особый вид или форму *Sclerotinia*, которая конидиальное плодоношение дает на листьях голубики, а сумчатое на багульнике (*Ledum palustre*).

Здесь мы имеем как бы превращение отдельных стадий развития в самостоятельные организмы, приспособляющиеся к вполне определенным условиям питания. С другой стороны, необходимость переходить, для завершения полного цикла развития, с одного растения на другое, без сомнения, понижает устойчивость вида и вообще сокращает амплитуду его пластичности.

Все невыгодные стороны подобных приспособлений, сокращающих амплитуду пластичности вида, у паразитов в значительной мере компенсируются необычайной энергией их размножения. В этом отношении паразитные грибы, и особенно группа ржавчинных, достигли высокой степени совершенства. Здесь каждый вид обладает обыкновенно несколькими формами зародышей, приуроченных к разным сезонам года и разным стадиям развития питающего растения. Описанная выше хлебная ржавчина может служить типичным примером такого приспособления.

Что касается высших зеленых растений, то паразитные формы среди них представляют сравнительно редкое явление. Особую группу составляют вьющиеся паразиты из родов *Cassytha* (сем. *Lauraceae*) и *Cuscuta* (сем. *Convolvulaceae*).

Более подробно изучена биология видов повилики (*Cuscuta*), число которых доходит до 50; они паразитируют на травянистых растениях и кустарниках.

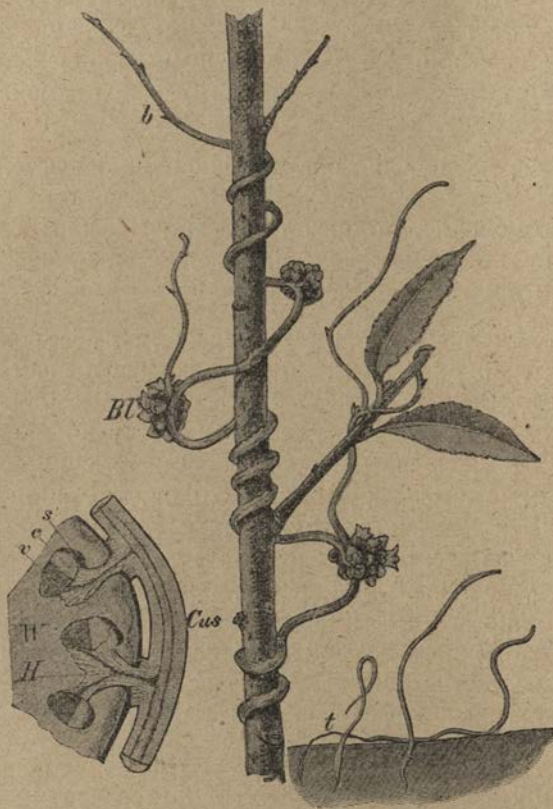


Рис. 673. Посредине ветка ивы, обвитая чужеродной повиликой (*Cuscuta europaea*). Из бородавчатых вздутый стебля повилики проникают в иву высасывающие присоски; *b* — редуцированные листочки; *Bl* — цветки, собранные в клубочки. Слева — соединение паразита (*Cus*) с растением-хозяином (*W*). Присоски (гаустории), *H*, проникают частью в паренхиму коры, частью же плотно прижимаются к сосудистой части *v* и ситовидной части с сосудистых пучков, склеренхимную обложку которых *s* они отчасти приподнимают. Справа — прорастающие повилики; самый длинный росток ползет по земле, причем на переднем своем конце он продолжает расти насчет отмирающей части *t*.

Обыкновенная повилика (*Cuscuta europaea*) особенно часто встречается на хмеле и крапиве. Семена ее прорастают на земле, причем удлиненный и спирально согнутый зародыш расправляется и прикрепляется одним булаво-видно-утолщенным концом к земле. Другой конец вырастает в нить, которая, встретив стебель подходящего растения, тотчас обвивает его и выпускает присоски, внедряющиеся в ткани питающего растения. Если на пути роста не встретится подходящего растения, то проросток падает на землю и остается лежать, сохраняя жизнеспособность более месяца, но присосок не выпускает. В течение этого времени могут появиться новые побеги растения-хозяина по соседству с проростком, который обвивает один из них и выпускает присоски; если же побегов не будет, то проросток погибает. Когда присоски, пробив кору, внедряются в тело растения-хозяина и войдут в тесное соприкосновение с живыми тканями его, нижняя часть проростка вме-

сте с булабовидным концом отмирает; паразит, таким образом, теряет всякое сообщение с почвой и дальнейшее развитие совершается уже на теле растения-хозяина. Стебель повилики дает многочисленные ветви, которые захватывают стебли и ветви соседних особей растения-хозяина, и паразит таким образом распространяется.

Листья у повилики недоразвиты и незаметны, а стебли лишены хлорофилла; на стеблях затем появляются клубочки цветов, которые дают семена (рис. 673). Европейские виды повилики однолетни; в тропиках же встречаются многолетние виды, поселяющиеся на древесных растениях.

Следующую группу паразитов составляют растения, лишенные хлорофилла, но не вьющиеся. Типичным примером подобных паразитов в нашей флоре может служить петров крест (*Lathraea Squammaria*),

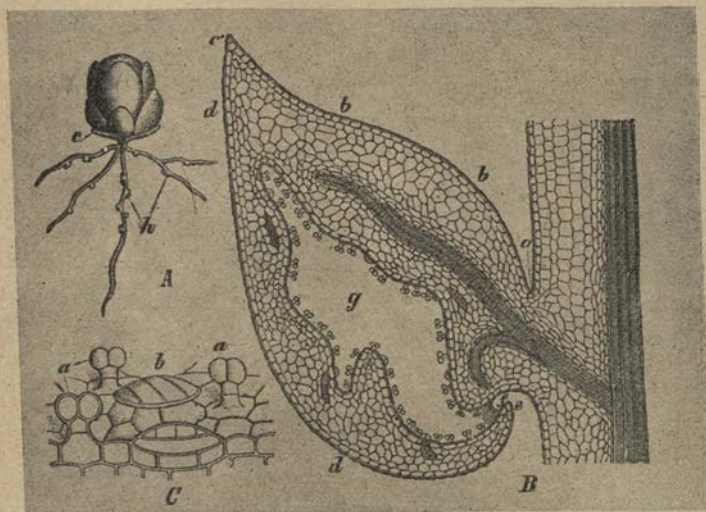


Рис. 674. *Lathraea Squammaria*; А—прорастающее растение в естественную величину. *h* гаустории, *с*—семядоли. В—продольный разрез через подземный лист, *g*—внутренняя полость. С—часть кожицы внутренней полости, *а*—головчатые, *б*—щитковидные железы.

паразитирующий на корнях лиственных древесных пород (ясени, ольхи, вяза, тополя, граба, орешника и др.).

Семя петрова креста прорастает в земле, где развивается и разветвленная корневая система проростка; при встрече с живым корнем одной из упомянутых древесных пород, корень петрова креста плотно к нему прилегает и развивает присоски, внедряющиеся в тело хозяина. Стеблевой конец проростка, получая таким образом готовую органическую пищу, развивает разветвленные подземные побеги с низовыми листьями в виде чешуй (рис. 673). Подземные побеги затем дают побеги с цветами, которые выходят из земли; надземные побеги имеют фиолетово-красную окраску, тогда как подземные остаются белыми. Подземные побеги дают придаточные корни, которые в свою очередь присасываются к корням питающих растений (рис. 675). Петров крест принадлежит к семейству норичниковых (*Scrophulariaceae*). Близкое этому семейству семейство

заразиховых (*Orobanchaceae*) также включает до 180 видов бесхлорофилльных паразитов из рода *Orobanche*. Семя заразих прорастает в земле и дает нитевидный проросток, который прикрепляется к корню растения-хозяина, срастается с ним и образует клубневидное корневище, из которого затем развиваются надземные цветоносные стебли с низовыми чешуевидными листьями и двугубыми цветами голубого, фиолето-



Рис. 674. Петров крест, *Lathraea Squammaria*.

вого, розового или желтоватого цвета (рис. 676). Наиболее распространенным у нас видом является *Orobanche ramosa*, паразитирующая на корнях конопли и табака.

Проростки заразихи настолько тесно срастаются с корнями растений-хозяев, что в месте срастания нельзя отличить клеток паразита от клеток питающего растения. Поэтому заразиха производит впечатление ветви, выросшей из пораженного корня. Отдельные виды заразих обыкновенно приурочены к небольшим группам родственных видов питающих растений.

В то время, как заразихи нападают на травянистые растения, виды тропического семейства булавоносцев (*Balanophoreae*) паразитируют на корнях различных древесных растений. Известно до 40 видов этих паразитов, очень разнообразных по внешней форме своих цветоносных

побегов и распределяющихся между 14 родами. Название свое булавоносцы получили оттого, что их корневища в месте прикрепления к корню



Рис. 676. *Orobanche epithymum*, паразитирующая на корнях богородской травы *Thymus serpyllum*.

растения-хозяина булавовидно или клубневидно вздуты. Подобно заразихам, булавоносцы срастаются с корнями питающих растений настолько тесно, что утрачивается всякая видимая граница в месте срастания.

Булавоносцы отличаются также весьма оригинальными формами своих соцветий и яркой окраской цветов (рис: 677, 678, 679, 680, 681 и 682).

К булавоносцам примыкают паразиты из семейства раффлезиевых (*Rafflesiaceae*), обитающие тропические и субтропические страны и нападающие на древесные растения. В противоположность булавоносцам, раффлезиевые не образуют в месте срастания с растением-хозяином клуб-

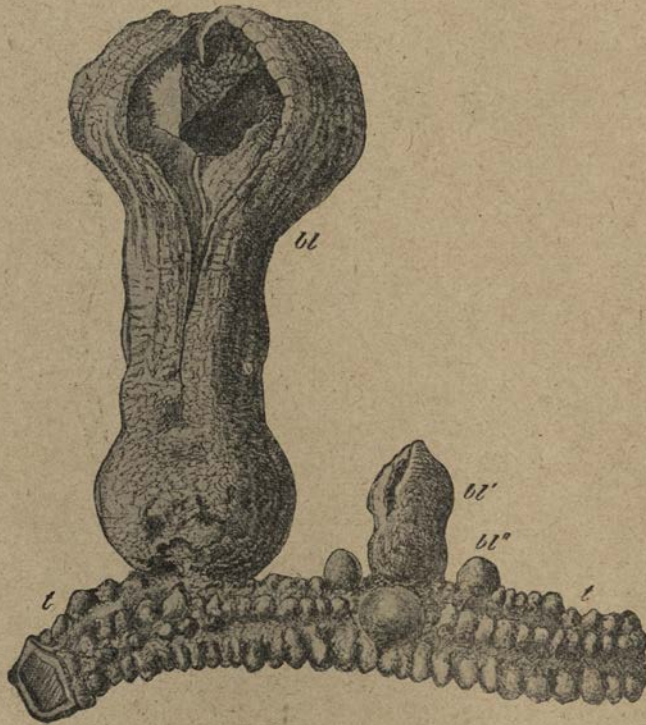


Рис. 677. *Hydnoa africana*; *t-t* часть подземного побега растения-хозяина, из которого выходят готовый цветок *bl* и цветочные почки *bl'*, *bl''*, паразитирующей в нем гидноры ($\frac{2}{3}$ натуральной величины).

невидного вздутия; у них проросток, проникнув под кору хозяина, развивает слой ткани, которая обхватывает ствол или корень в виде цилиндра, при чем остается неповрежденной даже та часть коры хозяина, которая покрывает этот цилиндр или пояс. Ткань паразита, развивающаяся под корой хозяина, состоит из рядов клеток и отчасти напоминает мицелий грибов, паразитирующих на деревьях. Из этой ткани затем развиваются цветочные почки, которые пробивают кору хозяина и дают цветы.

Относящиеся к роду *Rafflesia* паразиты замечательны по величине своих цветов: у *R. Arnoldi*, растущей на о-ве Суматра, цветок достигает 1 метра в диаметре; у яванской *R. Patma* диаметр цветка доходит до $\frac{1}{3}$ метра. Цветы раффлезий отличаются между прочим отвратительным трупным запахом, который привлекает мух (рис. 683 и 684).

В Европе семейство раффлезиевых представлено *Cytinus Hypocistus*, паразитирующим на корнях ладанника (*Cistus*) в средиземноморской области; он отличается ярко-красными чешуевидными листьями и желтыми цветами.

К только-что описанным паразитам, совершенно утерьявшим зеленые листья и фотосинтетическую функцию, примыкает группа паразитов из



Рис. 678. *Brugmansia Zipellii*, на корне *Cissus*.

семейства ремнецветных (*Loranthaceae*), заключающая свыше 300 видов. Паразиты этой группы живут исключительно на стволах и ветвях древесных растений. Типичным представителем их может служить наша обыкновенная омела (*Viscum album*), которая довольно неразборчива на растений-хозяев и поселяется как на лиственных, так и на хвойных деревьях. Белые клейкие ягоды омелы охотно поедаются птицами и птицами же переносятся на ветки деревьев.

Получающийся из семени проросток омелы выпускает корень, который прилегает к коре хозяина и разрастается в подушковидную присоску,

из середины этой присоски выходит отросток, прободающий кору хозяина и достигающий своей верхушкой древесины.

На этом рост верхушки корня прекращается. Ветвь растения-хозяина, вследствие прироста древесины в толщину, начинает обволакивать корень омелы новыми и новыми годичными слоями. Тогда начи-

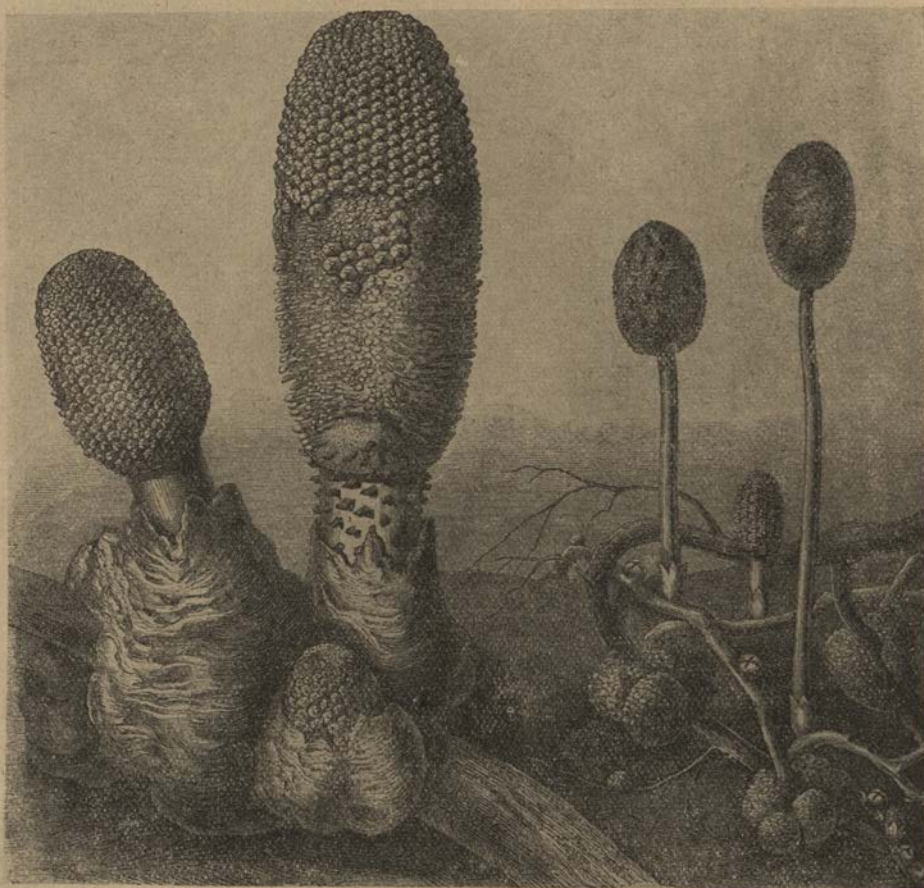


Рис. 679. *Rhopalocnemis phalloides*.

Рис. 680. *Helosis guyanensis*.

нается интеркалярный рост корня омелы в длину, при чем прирастающий ежегодно участок соответствует как раз толщине годичного слоя древесины растения-хозяина. Благодаря такому приспособлению, стеблевая часть омелы постоянно остается над поверхностью ветви хозяина, а корень все более и более углубляется в массу древесины этой ветви.

Кроме отростков, погруженных в древесину хозяина, корень омелы дает ветви, которые распространяются под корой и выпускают новые

отростки в древесину хозяина. Полного слияния тканей паразита с хозяином, характерного для форм описанной выше категории, здесь не происходит; при отмирании паразита в древесине хозяина остаются резко очер-



Рис. 681. *Lophophytum mirabile*.

Рис. 682. *Sarcophyte sanguinea*.

ченные пустоты, которые были заполнены ранее отростками корней омелы (рис. 685, 686 и 687).

Стеблевая часть омелы имеет вид дихотомически разветвленного куста с удлинненными неоппадающими кожистыми листьями желтовато-зеленого цвета. Омела живет до 40 лет. Еще более долговечны виды рода *Loranthus*, ремнецветника; известны экземпляры *Loranthus europaeus*, достигшие столетнего возраста. Тропические виды ремнецветника (*L. formosus*, *L. grandiflorus*, *L. Mutisii*) отличаются очень крупными, до 10—20

см. в диаметре, и ярко окрашенными цветами. Паразитирующий на дубе *L. europaeus* имеет зеленые опадающие листья, распускание и опадение которых происходит одновременно с распусканием и опадением листьев хозяина.

Группа ремнецветных интересна тем, что ее представители являются древесными растениями, еще не вполне утратившими способности к фотосинтезу и сохранившими нормальный облик в стеблевой части. Она



Рис. 683. *Rafflesia Patma*, паразитирующая на поверхностных корнях.

является естественной переходной группой от бесхлорофильных цветковых паразитов к паразитам, вполне сохранившим нормальное строение во всех частях. К этой последней категории относятся до 100 видов из семейства *Santalaceae* и до 500 видов из семейства *Rhinanthaceae*, близко родственного **п о р и ч н и к о в ы м**. В нашей флоре представлены из первого семейства виды рода *Thesium*, а из второго виды родов *Euphrasia* (**о ч а н - к а**), *Alectorolopus* (**п о г р е м о к**), *Melampyrum* (**м а р ь я н н и к**), *Pedicularis* (**м ы т н и к**), *Odontites* и др. Все это обыкновенные луговые или лесные травы с зелеными листьями и хорошо выраженной способностью к фотосинтезу. На начальных стадиях развития нет никакого намека на паразитизм: семя прорастает нормально и дает обыкновенный проросток с ветвистым главным корнем. Лишь после того, как ветви корня достигли 1—2 сант. длины, на них начинается образование присосок, при помощи которых они прикрепляются к встретившимся на пути роста корням растений-хозяев. Обыкновенно присоски имеют вид небольших узелков или подушечек, развивающихся на корнях паразита. От присоски идет отросток корня, внедряющийся в ткань корня растения-хозяина. Физио-

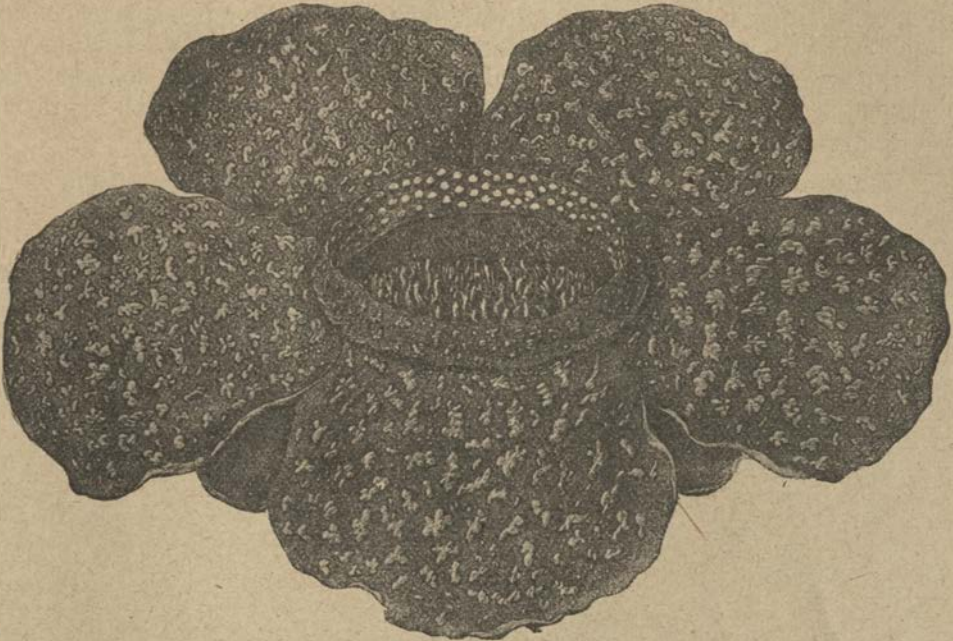


Рис. 684. *Rafflesia Arnoldi*.



Рис. 685. *Viscum album* зимой на дереве.

логия питания всех этих паразитов еще недостаточно выяснена; некоторые экспериментальные данные позволяют сделать заключение, что здесь происходит по преимуществу извлечение из растения-хозяина минеральных солей. Во всяком случае некоторые виды очанки могут успешно развиваться без паразитизма.

Таким образом, мы имеем здесь, так сказать, только первый шаг или первую ступень в приспособлении к паразитному существованию. Но



Рис. 686. *Viscum album*, отдельный куст.

и среди этой группы зеленых паразитов наблюдается уже более резко выраженный паразитный характер. Так, напр., род *Tozzia*, относящийся к тому же семейству *Rhinanthaceae*, уже потерял свою самостоятельность и в вполне развитом состоянии очень слабо фотосинтезирует, а в начальных стадиях развития ведет себя как настоящий паразит.

Любопытно, что особи очанки, за отсутствием подходящих растений-хозяев, начинают паразитировать друг на друге, при чем обыкновенно один экземпляр берет верх над другими и достигает пышного развития. Тропические виды омелы также обнаруживают склонность паразитировать друг на друге; так напр., *Viscum moniliforme* паразитирует на *V.*

orientale в тропической Индии. Подобное же явление констатировано и для видов *Loranthus*; напр., в Чили наблюдался паразитизм *L. buxifolius* на *L. tetrandrus*.

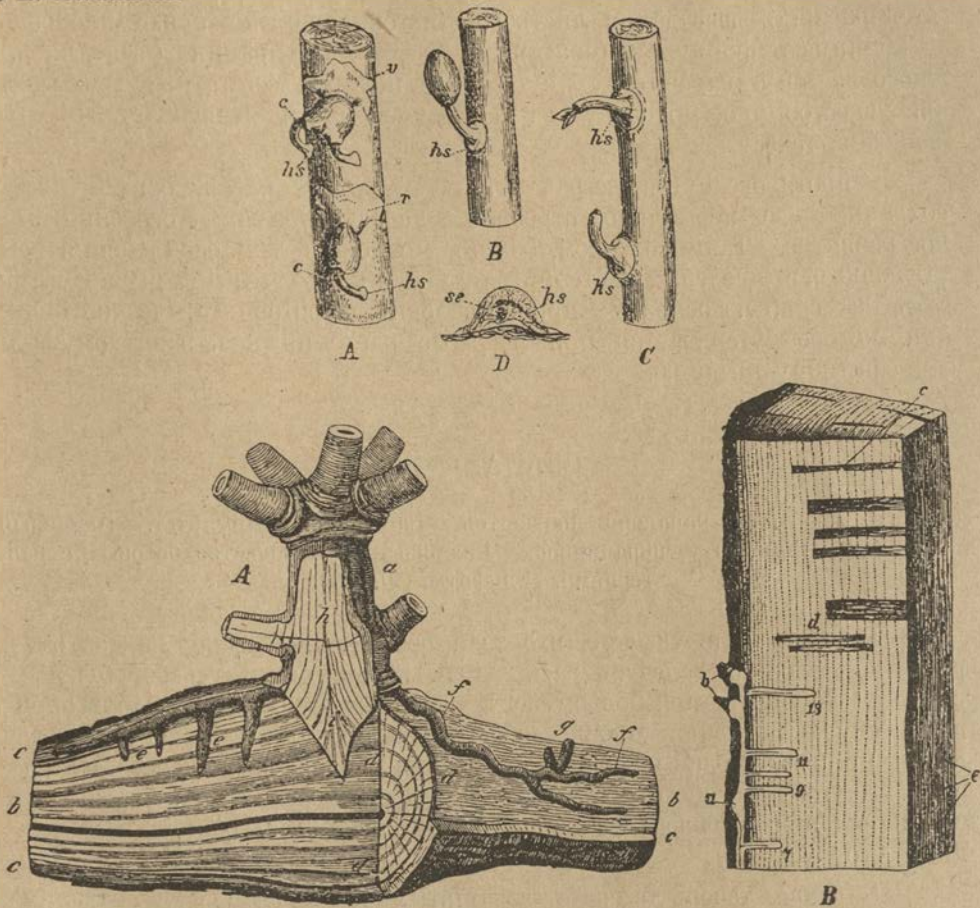


Рис. 687. *Viscum album*, омела. Вверху: А—плод, прикрепившийся при помощи клейкого вещества висцина (*v*) к ветке дерева, развивает подсемядольное колено (*c*), изгибающееся по направлению к ветке и имеющее на конце диск *hs*. В—стадия в следующую зиму: диск *hs*—больше развит. С—растение на втором году; возникает первая пара листьев. D—молодая присоска в поперечном разрезе. (По Gümbel'ю). Внизу: А—более старое растение с первой (главной) присоской и с коровыми корнями (*f*), которые развивают вторичные присоски (*e*). В—часть соснового ствола со старыми отрезанными и частью уже отмершими вторичными присосками (*c, e, d*) и новыми вторичными присосками, достигающими 7—13 годичных слоев; *a* и *b*—новые зачатки придаточных побегов. (По Веленовскому).

Из приведенного обзора видно, что паразитизм представляет собой приспособление вторичного характера, являющееся результатом тесного соприкосновения видов, сталкивающихся друг с другом в местах своего обитания. Паразиты из группы цветковых растений дают нам весьма наглядную картину постепенного перехода от автономного существования к

паразитному. По мере того, как паразит становится все более и более зависимым в питании органическим веществом от растения-хозяина, он ослабляет свою фотосинтетическую деятельность, последствием чего является внешняя деградация листьев. Листовые органы теряют хлорофилл и принимают форму рудиментарных чешуй. На крайних ступенях приспособления к паразитному существованию вся вегетативная часть теряет свое обычное морфологическое расчленение и превращается к клубневидное тело.

В противовес этой деградации вегетативной части, органы цветка сохраняют свое нормальное строение и нередко получают особенно пышное развитие. Таким образом, общий и основной тип расчленения вегетативной части зеленых растений на стебель и лист мы можем рассматривать, как одно из основных приспособлений к фотосинтетической функции, которое утеривается при переходе растения к паразитному или сапротитному питанию.

ГЛАВА LXV.

Средства защиты от нападения паразитов. Пассивный иммунитет. Активный иммунитет. Симбиоз у лишайников. Микоризы. Сожительство бобовых с бактериями. Эпифиты. Лианы.

Выше уже было указано, что взаимоотношения между паразитом и растением-хозяином следует рассматривать как активную борьбу двух видов. Результаты этой борьбы могут быть различны: в самом благоприятном случае паразит и хозяин могут успешно закончить свой цикл развития; но нередко один из сожительствующих видов берет перевес, и тогда особи другого погибают. Мы видели выше, что паразиты выработали целый ряд приспособлений для достижения растения-хозяина и внедрения в его тело.

Рассмотрим теперь те средства защиты, которыми борются питающие растения с паразитами. При том колоссальном производстве зародышей, которым отличаются паразиты, механически трудно избежать заражения, если особи растения-хозяина растут в близком соседстве друг от друга. По этой причине общественные виды обыкновенно очень сильно страдают от паразитов и дают картины настоящих эпидемических заболеваний. Искусственное разведение растений, ведущее к сосредоточению большого числа особей на ограниченном пространстве, точно также способствует быстрому распространению паразитов и массовым заболеваниям. Таким образом, рассеяние особей на возможно большей площади земли и рост уединенными индивидуумами представляют собой одно из верных средств чисто механически избежать заражения паразитом. Действительно, огромное большинство видов в природе следует принципу роста уединенными особями. Трудно сказать, есть ли это специальное приспособление против паразитов или же оно возникло под влиянием других причин.

но во всяком случае несомненно, что сильное рассеяние индивидуумов является одним из лучших защитных средств против массовых заболеваний.

Естественные покровы, кожица с хорошо развитой кутикулой и восковым покровом и пробковая ткань также служат хорошими механическими средствами защиты против внедрения многих паразитов. Той же цели, повидимому, служит густой покров из волосков, а также выделение смол и эфирных масел. Обильное выделение смолы в ранах у многих хвойных, без сомнения, предохраняет их от нападения паразитных грибов и бактерий. Белена (*Hyoscyamus niger*) хорошо защищается от грибов и бактерий слизистым выделением своих волосков, покрывающих стебель и листья. Повилика, вообще неразборчивая в отношении растений-хозяев, явно избегает виды, способные выделять ядовитые вещества. Рожь мало страдает от спорыньи, благодаря закрытому цветению, препятствующему проникновению зародышей на завязь цветка.

Таким образом, в распоряжении растений-хозяев существует целый ряд средств, препятствующих механически или химически внедрению паразита. Все эти средства следует рассматривать как средства пассивного иммунитета, так как они не являются прямым последствием воздействия паразита и не составляют ответной реакции со стороны растения-хозяина. Это не мешает им, конечно, играть важную роль в социальной жизни видов: виды, разновидности или расы, обладающие таким пассивным иммунитетом, без сомнения, имеют много шансов вытеснить виды и расы, лишенные его и страдающие от паразитных болезней. Но во всяком случае средства пассивного иммунитета, механические или химические, возникают и формируются под влиянием других причин, независимо от столкновения с паразитом.

Наряду с пассивным, растения обнаруживают также и активный иммунитет, средства которого следует рассматривать как результат прямого приспособления и активной борьбы с паразитом, уже внедрившимся в тело хозяина.

Новейшие исследования, посвященные активному иммунитету, в то же время значительно осветили внутренние физиологические отношения между паразитом и растением-хозяином. При этом обнаружилось, что паразит, вообще говоря, не стремится быстро истощить и убить клетки растения-хозяина; он только использует их в известной степени и даже стимулирует их жизнедеятельность. Это стимулирование наблюдалось неоднократно при поражении злаков ржавчиной; в нем же, повидимому, следует искать и причину различных ненормальных разрастаний ткани, являющихся результатом заражения паразитным грибом.

Извлекая питательные вещества из растения-хозяина, паразит стремится как бы сделаться его частью; выше мы уже указывали примеры такого полного сращения паразита с хозяином, при котором в месте сращения уже нельзя отличить клеток паразита от клеток хозяина. Такое совершенное слияние приводит к своеобразной форме сожительства, при которой паразит как бы имитирует отдельный побег или орган ра-

стения-хозяина. Совершенно иная картина наблюдается в том случае, когда паразит нападает на растение, обладающее активным иммунитетом: клетки этого растения, непосредственно прилегающие к клеткам паразита, очень быстро умирают, после чего умирают и клетки паразита. Рост последнего таким образом естественно останавливается.

В данном случае паразит действует губительно на ткань хозяина, а последний также губительно на ткань паразита, и вместо сожительства мы получаем картину резкой борьбы, в которой победителем оказывается защищающееся растение.

На основании этих данных мы можем вывести заключение, что паразитизм основан на известном гармоничном соответствии физиологического характера, которое допускает более или менее длительное сожительство паразита с растением хозяином.

Активный иммунитет является результатом физиологического несоответствия между паразитом и хозяином. Это несоответствие может проявляться в различной степени, вследствие чего иммунные растения проявляют большую или меньшую устойчивость против нападения паразитов. Различные степени устойчивости наблюдаются среди особей одной и той же расы или вида и в этом случае они основаны, повидимому, на индивидуальных модификациях физиологических свойств. Кроме того, новейшие исследования обнаружили, что устойчивость, основанная на активном иммунитете, является наследственным свойством, принадлежащим определенным расам. Опыты, сделанные с культурными растениями, показали, что активным иммунитетом можно пользоваться для установления систематического средства отдельных рас, мало отличающихся друг от друга внешними морфологическими признаками.

Что касается теоретического обоснования активного иммунитета, то оно не может быть сделано в настоящее время за недостатком фактических данных. Некоторыми учеными была выдвинута хемотропическая теория иммунитета, по которой внедрение паразита в тело хозяина совершается путем хемотропизма. Благодаря отсутствию хемотропически действующих веществ на проростки паразита, растение становится невосприимчивым к заражению. Это положение, однако, неприменимо для целого ряда случаев, когда паразит фактически внедряется в тело иммунного растения и затем отмирает, прекращая свое развитие. Точно также оказывается неприменимой и осмотическая теория, по которой иммунитет достигается повышенным осмотическим или тургорным давлением в клетках растения-хозяина. В целом ряде случаев было констатировано, что растения с низким осмотическим давлением сока или при ослаблении тургора более восприимчивы к заражению грибными паразитами. Явление это могло бы быть объяснено тем, что для извлечения питательных веществ из живых клеток хозяина паразит должен обладать более высоким осмотическим давлением сока. Если давление в клетках хозяина будет выше такового в клетках паразита, то последний осужден на голодную смерть. Опыты показали, однако, что активный иммунитет

наблюдается и у растений с низким осмотическим давлением сока, а среди восприимчивых к заражению растений встречаются виды или расы с повышенным давлением сока. Наконец, не нашла всеобщего приложения и кислотная теория *Комеса*, по которой иммунитет достигается повышенным содержанием органических кислот в клетках хозяина при пониженном содержании сахара, что и препятствует успешному развитию паразита. По отношению к расам винограда теория *Комеса* оказалась вполне приложимой: устойчивость рас против грибных паразитов действительно повышается вместе с повышением кислотности сока. Что же касается других растений, то у них уже не наблюдается такого соответствия; напр., очень богатые кислотами виды щавеля (*Rumex*) сильно поражаются некоторыми грибными паразитами.

В последнее время некоторые ученые стали высказывать мысль, что активный иммунитет основан на выработке клетками хозяина особых веществ, антитоксинов, действующих губительно на паразитов. Последние, вступая в физиологический обмен с растениями-хозяевами, выделяют токсины, вещества ядовитые, губительно действующие на питающее растение; растения, обладающие иммунитетом, в таком случае начинают вырабатывать антитоксины, задерживающие дальнейшее развитие паразита.

Эта гипотеза представляется очень вероятной, так как при помощи ее легко объяснить быстрое отмирание клеток иммунного растения при проникновении паразита, а также и последующее отмирание самого паразита.

Однако, до настоящего времени еще не удалось выделить антитоксины из иммунных растений и вообще фактически подтвердить правильность гипотезы.

Во всяком случае не подлежит сомнению, что активный иммунитет достигается в отдельных случаях и у разных растений разными средствами и что он основан на физиологической реакции между паразитом и растением-хозяином.

Так как успешное развитие паразита вовсе не предрешает уничтожения растения-хозяина, а только использование его, которое достигается на почве гармоничного сочетания физиологических свойств, то понятно, что на этой же почве возникает постепенный переход к мирным формам сожительства или симбиоза. Биологически типичный паразитизм характеризуется тем, что здесь выигрывает только одна сторона: все выгоды сожительства принадлежат только паразиту, растение-хозяин, наоборот, в большей или меньшей степени страдает. В результате при совершенных формах паразитизма паразит совершенно утрачивает способность к самостоятельному существованию, тогда как растение-хозяин лучше развивается без паразита.

Но на почве гармоничного сочетания физиологических свойств растение-хозяин, приспособляясь к паразиту, начинает использовать его в своих интересах. В конце концов таким путем может получиться гармоничное сочетание особей двух видов в одну особь сложного состава. По-

добное сочетание мы находим в многочисленной своими формами группе лишайников. Путем соединения водоросли с грибом здесь образовались особи, способные не только к самостоятельному питанию, физиологически вполне сходному с питанием зеленого растения, но и выработалась особая форма вегетативного размножения, при которой в зародыше содержатся оба сожителя. Вряд ли можно сомневаться, что симбиоз у лишайников возник на почве паразитизма грибов на одноклеточных водорослях.

Гистологические исследования показали, что лишайниковый гриб обыкновенно не только опутывает своими гифами клетки водорослей, но и проникает внутрь их, развивая образования, напоминающие присоски типичных паразитов. В гонидиальном слое при этом наблюдаются ясные



Рис. 688. Экзотрофная микориза корней березы. Грибные чехлики только на специальных боковых корешках. (По Комарову).

картины переваривания грибом живого содержимого клеток водорослей. Далее, как показали физиологические опыты, гонидии лишайников после освобождения от гриба способны развиваться без него.

Все эти факты как нельзя лучше согласуются с представлением, что в данном случае мы имеем паразитизм

гриба на водоросли. С другой стороны, физиологические опыты обнаружили, что гонидии лишайников, повидимому, уже приспособились к сожительству с грибами; при искусственных культурах гонидии лучше развиваются на органических средах. В гонидиальном слое лишайника наряду с участками, где гонидии опустошаются грибом, наблюдаются другие, где они, напротив, разрастаются.

Далее, не подлежит сомнению, что гонидии в теле лишайника получают воду и минеральные соли от гриба; так как в природных условиях лишайники нередко являются пионерами при заселении обнаженных скал и песков, то вполне вероятно, что на таких местах одноклеточные водоросли находятся в более выгодных условиях в смысле снабжения водой и минеральными солями при сожительстве с грибом, чем без него.

К сожалению, физиология питания лишайников еще очень слабо разработана, и потому мы не можем дать ясной картины взаимоотношений обоих компонентов. Но во всяком случае наблюдение показывает, что гонидии иногда лучше растут в теле лишайника, чем на свободе. Весьма вероятно, что в группе лишайников имеются все переходы от чистого

паразитизма к мирному сожительству, основанному на обоюдной выгоде сожителей.

Помимо одноклетных водорослей, грибы нередко вступают в сожительство с высшими цветковыми растениями; относящиеся сюда формы сожительства известны под названием микоризы, так как мицелий гриба поселяется на корнях цветкового растения.

С морфологической точки зрения различают два типа микориз: эктотрофные и эндотрофные.

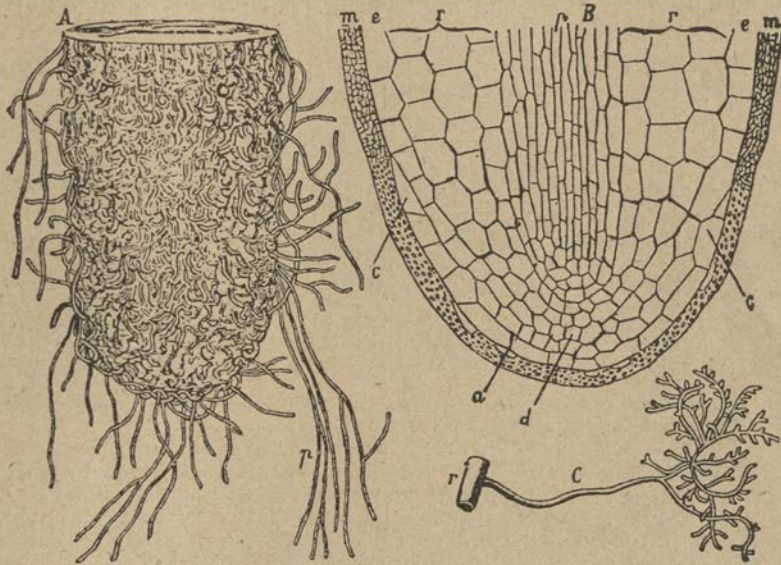


Рис. 689. Эктотрофная микориза бука. А—кончик корня бука, облеченный грибным футляром; р—свободные нити гриба. В—кончик корня гриба в продольном разрезе; т—грибной чехол.

В первом случае мицелий опутывает корень снаружи, образуя чехол вокруг корня, при чем отдельные гифы проникают в поверхностные слои ткани корня, распространяясь по межклетникам.

У эндотрофных микориз мицелий проникает непосредственно в клетки корня, образуя в них характерные для паразитных грибов присоски. Микоризы чрезвычайно распространены в природе; их находят на корнях всех многолетних травянистых и большей части древесных растений. Однолетние растения, напротив, обыкновенно лишены грибов на корнях.

Наблюдение показало, что гумусовые цветковые растения всегда находятся в сожительстве с грибами, при чем их корни нередко приобретают характер клубней (напр., у *Corallorhiza*). У цветковых сапрофитов, не содержащих хлорофилла, сожительство сводится к паразитизму высшего растения на грибе, который служит посредником в доставлении органической пищи из гумуса. У плаунов и папоротников с

клубневидными заростками (*Psilotaceae*, *Ophioglosseae*) паразитами на грибах являются заростки, тогда как бесполое поколение имеет зеленые листья. Орхидные, всегда сожительствоющие с грибами, обнаруживают разные формы сожительства, представляющие переход от паразитизма к мирному симбиозу. Семена многих орхидных по исследованиям *Бернара* не могут прорасти в отсутствие гриба; точно также и приспособляющиеся к симбиозу расы *Rhizoctonia*, виды которой сожительствоуют с орхидными, неспособны развиваться самостоятельно. Повидимому, среди орхидных имеются такие совершенные формы симбиоза, при которых каждый из симбионтов утратил способность к самостоятельному суще-

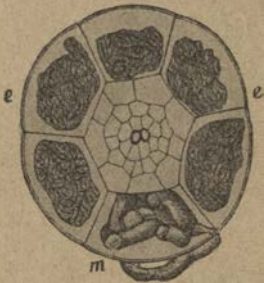


Рис. 690. Эндотрофная микориза *Andromeda polifolia*.



Рис. 691. Клетка с грибом из корня орхидеи *Platanthera* как пример эндотрофной микоризы; рядом часть выпавших грибных гиф. Из поперечного разреза коровой паренхимы корня. (По Комарову).



Рис. 692. Такая же клетка в стадии переваривания гриба. Вокруг ядра видна масса протоплазмы с полупереваренными гифами. (По Комарову).

ствованию. Замечательно, однако, то обстоятельство, что удачное сочетание гриба и орхидного получается в природных условиях сравнительно редко. Многие семена орхидных не дают нормальных растений потому, что гриб оказался сильнее и истощил проросток. Часто бывает также и обратное явление, когда проросток сравнительно быстро убивает и переваривает мицелий гриба. Для удачного сочетания между грибом и проростком орхидного необходимо определенное физиологическое равновесие, при котором могут развиваться оба симбионта. Экотрофные микоризы многих наших древесных пород принадлежат высшим грибам (*Agaricineae*, *Tuberaceae*). Мицелий гриба в этом случае выполняет роль поглощающего аппарата, доставляя корню воду и минеральные соли и заменяя, таким образом, ковневые волоски, которые обыкновенно не развиваются на корнях с микоризой. Опыт и наблюдение показывают во всяком случае, что древесные породы, обычно снабженные микоризой, могут успешно развиваться и без нее. Повидимому, связь между симбионтами при экотрофной микоризе довольно слаба; сожительство здесь находитесь как бы в начальной стадии.

Что же касается эндотрофных микориз, то здесь связь между симбионтами уже гораздо более сильна; у орхидных, для которых особенно характерны микоризы этого типа, как мы видели, связь упрочилась настолько, что симбионты, по крайней мере у некоторых форм, потеряли свою самостоятельность и в природных условиях могут существовать только в сожительстве друг с другом.

Клетки, в которые проникают гифы гриба при эндотрофной микоризе, не отмирают. Напротив, как показали наблюдения *Магнуса* над гнездовкой (*Neottia nidus avis*), некоторые клетки корневой ткани обнаруживают способность переваривать гифы гриба, при чем непереваренный остаток замуровывается оболочкой из клетчатки. Подобное же переваривание гриба очень ярко выражено между прочим у *Psilotum triquetrum*, при чем в процессе переваривания принимают участие клеточные ядра.

При эндотрофных микоризах сожительство, повидимому, может принять различный характер в зависимости от физиологических свойств столкнувшихся особей: оно может принять форму паразитизма с преобладанием одного из симбионтов или форму мирного сожительства, при котором оба симбионта успешно развиваются и используют друг друга. При настоящем состоянии наших фактических сведений о физиологии симбиоза трудно установить тот характер обмена веществами, который происходит при мирном сожительстве и ведет к обоюдной выгоде симбионтов.

В некоторых случаях грибы, поселяющиеся на корнях, повидимому, способны связывать свободный азот атмосферы, что без сомнения приносит большую пользу растению на бедных связанным азотом почвах. Очень определенные указания в этом направлении имеются для *Elaeagnus*, *Myrica*, *Alnus*, *Podocarpus*. Все эти растения образуют на своих корнях небольшие вздутия или клубеньки, в которых живут грибы. По опытам *Ноббе* и *Гильтнера* *Podocarpus* может расти весьма хорошо на чистом кварцевом песке, совершенно лишенном соединений азота; в данном случае, повидимому, действительно происходит усвоение атмосферного азота через посредство гриба.

Но если физиологическая роль микоризы представляется во многих отношениях еще очень неясной, то сходное по общему характеру сожительство бобовых с бактериями бросает яркий свет на физиологические соотношения симбионтов.

Сельскими хозяевами уже давно было замечено, что культурные бобовые растения способны успешно развиваться на почвах бедных азотистыми соединениями без всякого азотистого удобрения. Поэтому бобовым растениям даже приписывалась способность связывать атмосферный азот. Точными опытами *Буссенго* над бобами и люпином это мнение, однако, было опровергнуто. Возникшее таким образом противоречие было затем (в 1883 г.) выяснено исследованиями *Гельригеля* и *Вильфорта*, которые показали, что бобовые растения действительно могут связывать атмосферный азот, но не прямо, а через посредство поселяющихся на их корнях микроорганизмов, которые и являются причиной образования на

корнях особых утолщений в форме мелких клубеньков (рис. 693). Вейеринку удалось выделить эти микроорганизмы и получить их в чистой культуре вне организма растения; они оказались принадлежащими к бактериям и были названы *Bacillus radicolica*, клубеньковыми бактериями.



Рис. 693. Клубеньки на корнях бобового, вызванные деятельностью *Bacillus radicolica*. (С фотографии).

Заражение корней бактериями в природных условиях, повидимому, происходит через ранки на корневых волосках, причиняемые твердыми частицами почвы. Внедрившись в ткань корня, бактерии быстро размножаются, а на корне образуется вздутие. У некоторых бобовых, напр., у гороха, клевера, вики, эти вздутия имеют вид мелких клубеньков, развивающихся на корневых мочках и тонких разветвлениях корня; у других, наоборот, они образуются на главном корне и имеют вид бородавчатых выростов, достигающих величины лесного ореха (напр., у люпина). Ткань клубеньков состоит из паренхимных клеток, наполненных инволюционными формами бактерий, называемых бактериоидами, и носит название бактериоидной ткани. При развитии клубенька бактерии распространяются из кле-

тываемых бактериоидами, и носит название бактериоидной ткани. При развитии клубенька бактерии распространяются из кле-



Рис. 694. Поперечный разрез через небольшой клубеньок корня люпина с одним бактериальным гнездом. (По Комарову).

ток в клетку, прободая оболочки и выделяя слизь. Бактерии имеют вид весьма подвижных палочек, которые затем принимают уродливые, часто ветвистые формы и становятся неподвижными (рис. 694).

Образуемая ими слизь содержит азот, и она-то, повидимому, является продуктом, непосредственно потребляемым бобовыми растениями. По истечении известного времени клубеньки сморщиваются и распадаются.

Связывание атмосферного азота корнями бобовых, зараженных клубеньковыми бактериями, было доказано *Коссовичем* прямыми газометрическими опытами. Что же касается способности бактерий, выделенных искусственно и культивируемых вне растения, связывать азот, то она, повидимому, выражена слабо, так как на этот счет показания экспериментаторов расходятся.

Бактерии, сожительствующие с разными видами бобовых, морфологически не отличаются друг от друга; но, как показали опыты, каждому виду бобового свойственна особая физиологическая раса, неспособная образовать клубеньки на других видах. Путем систематического приучения, однако, удалось произвести обмен бактериями между видами бобовых, близко родственных друг другу родов. Таким образом, весьма вероятно, что различные физиологические расы *Bacillus radicola* произошли от одной первоначальной путем приспособления к различным видам бобовых растений.

Форму сожительства клубеньковых бактерий с бобовыми некоторые ученые рассматривают как паразитизм: в первой стадии размножения бактерий и развития клубеньков бактерии являются паразитами бобового, а затем картина меняется, развитие бактерий подавляется, они превращаются в бактероиды, и бобовое становится паразитом бактерий.

Вряд-ли такое толкование можно признать правильным. Использование бактерий бобовыми растениями начинается еще в первый период, когда происходит размножение и выделение содержащей связанный азот слизи. Бактерии, в данном случае, доставляют прямую выгоду своему сожителю, и потому само сожительство принимает форму сочетания на почве взаимных услуг, чего не бывает при типичном паразитизме. Что же касается следующего за этой стадией подавления бактерий, то его можно рассматривать как естественное последствие развития, когда происходит отмирание отдельных клеток и тканей. Мы знаем, напр., что клетки сердцевин очень рано отмирают при нормальном ходе развития высших растений, и их живое содержимое используется живыми тканями. Прямые опыты показали также, что при отмирании листьев целый ряд веществ, содержащихся в их ткани, переходит в стебель. То же самое происходит и с клубеньками: по мере старения ткани развитие бактерий, вследствие изменившихся физиологических условий, становится невозможным, и запасы ткани клубенька используются, как вообще используются запасы стареющих и отмирающих тканей при нормальном развитии высшего растения. Нам представляется поэтому более правильным рассматривать сожительство бобовых с бактериями как форму мирного симбиоза, основанного на взаимных услугах: бактерия получает готовое органическое вещество и взамен отдает связанный азот.

Подобное же сожительство с бактериями наблюдается также у многих тропических видов *Rubiaceae* и *Myrsinaceae* с тою только разницей, что у

этих растений бактерии живут в листьях, на которых образуются особые желвачки (рис. 695). Сожительство здесь отличается большей закономерностью, чем у бобовых, так как бактерии присутствуют уже в семенах заражаемого ими растения. Они располагаются под кожурой семени и проникают в ткани зародыша при его прорастании. Повидимому, и здесь сожительство основано на почве связывания атмосферного азота. *Фаберу* удалось получить чистую культуру бактерий и констатировать связывание ими атмосферного азота.



Рис. 695. Листья *Pavetta indica* с выростами, наполненными фиксирующими азот бактериями.

Паразитизм и мирные формы сожительства, основанные на тесном слиянии симбионтов, играют очень важную роль в природных условиях роста и развития растений. В природе вряд ли можно найти хотя бы один вид, особи которого росли бы совершенно изолированно; поэтому при всяких лабораторных опытах одной из трудных задач является отделение зародышей данного вида от сопровождающих их сожителей. Не подлежит также сомнению, что разные формы симбиоза всегда играли и продолжают играть важную роль в процессе эволюции растительного царства. Некоторые ученые высказывают мысль, что паразитные формы сожительства, перешедшие путем эволюции в мирный симбиоз, могли послужить источником формирования высших растений. К сожалению, современные сведения о симбиозе еще слишком скудны для обоснования подобных

общих положений. Описанные выше формы сожительства основаны на прямом физиологическом обмене веществами между сожителями, потому их можно считать формами симбиоза в тесном смысле этого слова. К ним примыкают те формы сожительства, при которых подобная физиологическая связь отсутствует, но один из симбионтов пользуется другим просто как местом прикрепления. Очень многие мелкие растения пользуются крупными и прикрепляются к ним или пользуются ими как опорой. Та группа прикрепляющихся растений, которая совершенно утратила связь с почвой, носит название *эпифитов*. Эпифитов иногда называют *воздушными растениями*, приспособившимися к жизни в воздушной среде.

В нашей флоре эпифиты представлены водорослями, лишайниками и мхами. Наиболее распространенными из водорослей являются виды *Gloeocapsa*, образующие зеленые налеты на коре деревьев, и виды *Trentepohlia*; из лишайников особенно распространены на коре деревьев виды *Evernia* и *Ramalina*, а на ветвях *Usnea barbata*. В более влажных местах

части мхи из родов *Orthotrichum*, *Ulota*, *Tetraphis*. Кора стволов и веток деревьев особенно удобна для прикрепления этих эпифитных растений



Рис. 696. *Angraecum eburneum*. Эпифитная орхидея Мадагаскара.

благодаря своим неровностям и трещинам. Некоторые лишайники поселяются также на листьях, особенно на многолетних хвоях ели и пихты.

Во влажных тропических странах эпифитная флора достигает особенно пышного развития, при чем наряду с водорослями, лишайниками

и мхами мы встречаем здесь папоротники, цветковые травянистые и деревянистые растения. Во влажных тропических лесах о-ва Явы очень распространены свешивающиеся эпифитные мхи, иногда снабженные специальными (напр., *Ephemeropsis tjibodensis*) органами для прикрепления. Из высших растений особенно богаты эпифитами семейства *Gesneraceae*, *Orchidaceae*, *Liliaceae*, *Araceae*, а из древесных род *Ficus*.

Эпифитный образ жизни связан с большими трудностями в смысле добывания воды, и потому мы встречаем у эпифитов целый ряд приспособлений, связанных с водоснабжением. Эпифитные водоросли, лишайники и мхи нашей флоры выработали способность легко переносить периодическое высыхание; той же способностью обладают тропические эпифитные виды папоротника *Polypodium* (*P. incanum*, *P. serpens*, *P. vacciniifolium*, *P. lineare*). Очень многие эпифитные растения снабжены специальной водоносной тканью (напр., эпифитные *Gesneraceae*, виды *Peperomia*) или особыми мясистыми органами, служащими запасными резервуарами воды; подобные органы, имеющие вид клубней, особенно распространены у эпифитных орхидей. Наконец, у эпифитов же мы находим специальные воздушные корни, служащие для поглощения дождевой воды и конденсации водяных паров (рис. 696 и 697).

Несмотря на все эти приспособления, большая влажность воздуха и обилие дождей оказываются все же необходимым условием для развития крупных эпифитных цветковых растений и потому особенно богатую эпифитную флору мы находим во влажных тропических лесах.

Весьма любопытной чертой строения некоторых эпифитов является превращение корней в зеленые ассимилирующие органы, возможное только при эпифитном образе жизни. Корни при этом обыкновенно сохраняют свое первичное радиальное строение, но, напр., у *Aeranthus fascicola* они уже приняли характер дорзивентральных органов и как бы находятся на пути превращения в листья. Эпифиты с зелеными ассимилирующими корнями обыкновенно имеют рудиментарные листья.

Что касается прикрепления эпифитов, то чаще всего для этой цели служат особые корни, развитие которых тем более значительно, чем крупнее эпифит. У крупных типичных эпифитов корни эти служат исключительно для прикрепления и утратили функцию поглощения воды и минеральных солей. Что касается минеральных солей, то мелкие эпифиты находят достаточное количество их в разлагающихся органических остатках и пыли, оседающей на коре деревьев. У крупных эпифитов наблюдается образование особых вместилищ в виде гнезд, ниш или урн, служащих для собирания гумуса и минеральных веществ. Чаще всего эти вместилища образуются сплетением прикрепляющих корней; у некоторых эпифитов, напр., у *Grammatophyllum speciosum* подобные сплетения достигают огромных размеров и задерживают большое количество опадающих листьев и кусков коры. В собранную таким способом богатую гумусом почву внедряются питающие корни эпифита.

Но нередко в образовании вместилищ для почвы принимают участие листья, из которых формируются более правильно построенные ниши и

урны; подобные приспособления характерны, напр., для *Anthurium Hügelii*, *Polypodium Phyllitides*, *Asplenium serratum*, *A. nidus avis*, видов *Platyserium* и др.

Наконец, специфическим приспособлением к эпифитной жизни является у цветковых растений обилие и мелкость семян, легко переносимых



Рис. 697. *Oncidium* Эпифитная орхидея с воздушными корнями.



Рис. 698. Полуэпифиты: слева *Philodendron pertusum*, справа *Phil. Imbe*.

воздушными течениями на стволы и ветви крупных деревьев. Особенной легкостью и мелкостью семян отличаются эпифитные орхидеи.

Рядом постепенных переходов типичные эпифиты соединяются с паразитами и вьющимися растениями. Промежуточным соединительным звеном, в данном случае, является категория так называемых полуэпифитов, которые образуют два вида корней: одни, служащие для укрепления растения на стволе или ветви дерева, и другие, питающие; последние спускаются вниз и, достигнув земли, внедряются в нее. Типичными примерами подобных полуэпифитов могут служить *Carludovica Plumieri*, *Anthurium palmatum*, виды *Philodendron* и др. (рис. 698).

Лазяющие и вьющиеся растения обозначают общим термином лианы; иногда, впрочем, лианами называют только деревянистые растения, пользующиеся деревьями, как опорой. Общим признаком лиан является слабое развитие стебля в толщину по сравнению с его длиной, вследствие чего растение не может принять нормального прямостоячего положения. Эту особенность, однако, следует рассматривать как специфическую приспособительную черту, выработанную в интересах быстрого поднятия листьев к свету при посредстве какой-либо вертикально стоящей опоры, так как к ней присоединяются разнообразные способы прикрепления к опоре.

В простейшем случае лазящее растение как бы влетает в крону опорного растения и удерживается исключительно благодаря своим длинным боковым побегам; чаще, однако, побеги бывают снабжены щетинками, шипами или колючками, при помощи которых лазящее растение цепляется за ветви прямостоящих растений. Примерами подобного типа лазящих растений могут служить некоторые виды подмаренника (*Galium Aparine*), лазящие розы, некоторые виды *Rubus*, а из тропических *Peireskia aculeata*, *Bougainvillea spectabilis*, виды *Calamus*, *Oncocalamus* и пр. У лазящей пальмы *Calamus Rotang* длина стебля достигает до 300 метр. при толщине в 1—2 сантиметра; очень гибкие и длинные побеги ее снабжены крепкими обратно загнутыми крючьями, при помощи которых они легко цепляются за всякую опору (рис. 699 и 670).

Более совершенные приспособления к прикреплению мы находим у тех лазящих растений, которые снабжены специально приспособленными для этой цели корнями. Типичным примером, в данном случае, может служить наш обыкновенный плющ (*Hedera Helix*), который способен присасываться своими корнями даже к стенам. Из тропических растений сюда принадлежат некоторые орхидные (например, *Vanilla*), многие *Araceae*, *Piperaceae*, лазящие виды *Ficus* (например, *F. stipulata*, *F. barbata*), виды *Conocephalus* и др.

Следующую категорию приспособлений к укреплению на опоре составляют вьющиеся стебли, которыми снабжена многочисленная группа вьющихся растений (типичные лианы). В нашей флоре примерами этих растений могут служить (рис. 701) хмель, вьюнок, вьющая-



Рис. 699. Ротанговая пальма на острове Лье.

ся гречиха (*Polygonum Convolvulus*) и др.; из деревянистых можно указать глицинию (*Glycine sinensis*), вьющуюся жимолость



Рис. 700. *Calamus adspersus*, ротанговая пальма. Внизу соплодия,верху соцветие. Листья с загнутыми назад крючками. А—семя, В—оно же в продольном разрезе, С—соцветие другого вида, *Calamus Bangka*. (По Schumann'у и Gilg y).

(*Lonicera Caprifolium*). В лесах тропиков число вьющихся древесных растений особенно велико, и именно здесь мы находим оригинальную флору типичных лиан (рис. 702).

Завивание стебля у вьющихся растений, как было указано выше, происходит под влиянием геотропизма, при чем завивание происходит только в том случае, когда диаметр опоры не переходит за известный максимальный предел. Для вьющихся однолетников диаметр опоры в 20—25 см. является уже пределом для завивания. Древесные лианы обвивают

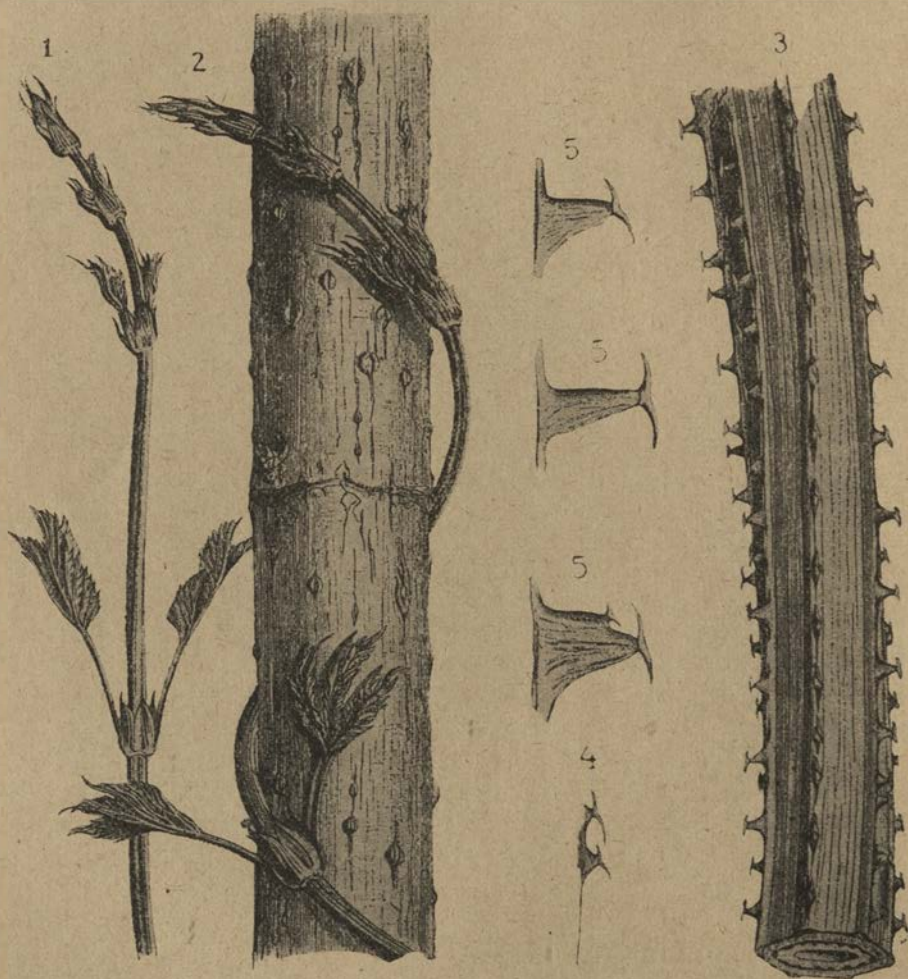


Рис. 701. *Humulus Lupulus*, хмель; 1—конец молодого побега, 2—конец побега, завившегося вокруг стебля бузины, ест. велич., 3—часть стебля хмеля, увелич., 4, 5—отдельные крючки с этого стебля, сильнее увелич. (По Кернеру).

стволы до 60 сантим. в диаметре. Взаимоотношения между древесными лианами и деревьями, служащими им опорой, нередко усложняются вследствие роста в толщину дерева-опоры. Стебель лианы при этом врезывается в ствол опорного дерева, и последнее может погибнуть от сжимания петлями лианы. Если же опорное дерево окажется сильнее, то ствол его при утолщении вызывает чрезмерное растяжение стебля лианы и его от-

мирание. Быть может, по этой причине на толстых древесных стволах лианы отсутствуют.

Лианы тропических лесов нередко пользуются последовательно несколькими опорными деревьями; сначала они обвивают сравнительно



Рис. 702. Сев.-амер. жимолость (*Lonicera ciliosa*), обвившаяся вокруг дубов. Посредине — отмерший экз., из объятий которого уже вывалилось умерщвленное им дерево. (По Кернеру).

тонкие деревья и, поднявшись вверх, переходят на ветви более крупных соседних деревьев. Первая опора, удушенная лианой, может погибнуть, и тогда последняя оказывается подвешенной на соседних опорных деревьях. Очень часто вьющиеся стебли лиан снабжены жесткими щетинками, шипами или крючечками. У тропических *Delimopsis hirsuta* и *Tetracera*

fagifolia имеются двоякие побеги: безлистные вьющиеся с цепкими крючками и облиственные невьющиеся и лишенные крючков. Завивание слева направо (хмель) или в обратном направлении (*Phaseolus multiflorus*) обыкновенно является видовым признаком; однако, есть растения, у которых стебель может завиваться то направо, то налево (например, *Solanum Dulcamara*, *Loasa*, *Bovviea volubilis*).

Наивысшего совершенства приспособления для укрепления достигают, без сомнения, у лазящих растений, снабженных усиками. Как уже было указано выше, усики могут формироваться из метаморфозированных стеблей, листьев или, реже, даже из корней. Благодаря чувствительности усиков к прикосновению, снабженное ими растение весьма легко находит себе опору: усики как бы ощупывают пространство и тотчас же схватывают опору, если она встретится на пути их роста.

Самой замечательной особенностью усиков бесспорно является то свойство, что они чувствительны только к длительному прикосновению к твердым телам, между тем как очень сильные удары, например, капель дождя, не вызывают никакой реакции. Чувствительность усиков, таким образом, совершенно определенно рассчитана на отыскание твердой опоры.

Примерами лазящих растений с усиками могут служить многие виды бобовых (роды *Vicia*, *Pisum*, *Lathyrus*), виноград (*Vitis vinifera*), *Ampelopsis hederacea*, виды *Clematis*, многие виды тыквенных (роды *Cucurbita*, *Bryonia*, *Cyclanthera* и др.).

Между разными категориями лазящих и вьющихся растений существуют переходные формы, сближающие эти растения в одну биологическую группу. Переходные формы наблюдаются также между полуэпифитами и лазящими растениями. Поэтому эпифиты и лианы можно рассматривать как особую биологическую группу растений, возникшую на почве социальных взаимоотношений с обыкновенными прямостоячими растениями и приспособившуюся использовать последние в достижении надлежащих условий развития, главным образом, благоприятного освещения.

В состав этой группы входят самые разнообразные с систематической точки зрения формы, начиная от одноклеточных водорослей и кончая наиболее высокоорганизованными цветковыми растениями. Эпифиты и лианы могут служить особенно наглядным доказательством того, что приспособление к определенным биологическим условиям существования совершается независимо от процесса усложнения организации, и что выработка приспособительных черт нередко ведет к однообразным чертам в организации самых разнородных форм.

Что касается растений, служащих опорой для эпифитов и лиан, то они играют совершенно пассивную роль и нередко страдают от своих непрошенных квартирантов, когда последние затемняют их своей листвой.

ГЛАВА LXVI.

Общее понятие о растительном сообществе. Влияние видов-соседей друг на друга. Ярусность насаждений. Господствующие виды в сообществе. Изменчивость видового состава сообщества. Динамика развития сообщества. Влияние внешних и внутренних факторов. Смена сообществ во времени и ее причины. Классификация растительных сообществ.

Описанные выше формы сожительства разных видов растений основаны на самом тесном сочетании сожительства отдельных особей вплоть до срастания двух особей в одно целое. Понятно, что в этом случае симбионты могут непосредственно влиять друг на друга и вырабатывать соответствующие приспособления. Понятно также, что здесь очень ясно выступают социальные связи, которые нередко поддаются прямому физиологическому анализу.

В природных условиях роста особи различных видов могут сталкиваться друг с другом на почве одного общего питающего субстрата, не входя в тесный контакт, оставаясь, так сказать, только ближайшими соседями. Естественным последствием такого столкновения является образование так называемых растительных сообществ или ассоциаций.

Взаимоотношения членов этих сообществ уже гораздо сложнее и далеко не всегда доступны современному научному анализу, главным образом, вследствие бесконечного разнообразия привходящих внешних условий.

Климат, физические и химические свойства субстрата являются основными факторами, определяющими видовой состав отдельных сообществ, так как сообщество могут образовать особи только тех видов, которые в силу своего приспособления предъявляют одинаковые или почти одинаковые требования к условиям внешней среды. Только такие виды могут встретиться на одном и том же месте и жить в ближайшем соседстве друг с другом. Поэтому понятно, что видовой состав сообществ водных растений будет изменяться вместе с изменениями климата, определяющего условия нагревания водоемов, а в районе одного и того же климата видовой состав будет варьировать вместе с вариациями в концентрации и химическом составе растворенных в воде веществ.

На почве сходных требований к условиям среды между членами сообщества возникают вместе с тем определенные социальные взаимоотношения и связи, в силу которых отдельное сообщество приобретает характер некоторой социальной единицы. Источником для этих взаимоотношений и связью является организация отдельных видов, которые оказывают друг на друга определенное влияние; это влияние близкого соседства различно организованных видов по отношению к каждому из них является как бы добавочным условием внешней среды.

Чтобы выяснить характер подобного влияния, возьмем в качестве примера наиболее ясные взаимоотношения, которые существуют между

аэробными и анаэробными бактериями в природных условиях. Указанный выше *Clostridium Pasteurianum*, обладающий способностью фиксировать атмосферный азот, встречается в верхних слоях почвы, где имеется значительный запас кислорода. В качестве типичного анаэроба *Clostridium* не может развиваться в одиночку в этих условиях; но развитие его идет успешно в почве, так как к нему присоединяются бактерии, энергично поглощающие кислород и создающие для него бескислородную среду.

Производимое *Clostridium* обогащение почвы связанным азотом в свою очередь создает благоприятные условия для определенных видов высших растений, требующих большого запаса азота в почве. Таким путем может создаться сложное сообщество видов, совместное существование которых обуславливается определенным характером физиологической деятельности, вытекающей из особенностей организации.

В природе обычно анаэробные растения живут совместно с аэробными формами, вследствие чего возникают очень тесные сообщества определенного видового состава. Подобные же тесные сообщества состояются из разных видов сапрофитных микробов, совместно перерабатывающих различные органические остатки. Укажем в качестве типичного на сообщество нитрифицирующих бактерий, последовательно перерабатывающих аммиак в азотистую и азотную кислоты.

Совместное существование в подобных случаях основано на том, что один из членов сообщества производит продукт, который служит питательным материалом для другого; иногда связующим звеном между членами сообщества является подготовка определенных физических условий, так как термофильные бактерии начинают развиваться только тогда, когда деятельностью других микробов в разлагающейся органической массе температура поднимается до требуемой термофильными организмами высоты. В природных условиях верхние слои почвы и водоемы служат средой для самых разнообразных сообществ микробов, тесно связанных друг с другом своей физиологической деятельностью. Эти сообщества в свою очередь готовят среду для поселения высших растений, между которыми устанавливаются также определенные социальные связи. Особенно ясно выступают эти связи в отношении использования света. Выше уже было указано, что различные виды зеленых растений отличаются друг от друга по своей потребности в напряженности света; понятно поэтому, что в природных условиях мы наблюдаем определенные комбинации светолюбивых и тенелюбивых растений, соединенных на одном и том же месте в одно сообщество. Так, напр., под густым пологом елового или пихтового леса, вследствие сильного затемнения почвы, кустарная и травянистая растительность может совершенно отсутствовать. В таком случае в верхнем слое почвы накапливается большое количество разлагающихся под воздействием микробов органических остатков, которые создают благоприятные условия для сапрофитных грибов и бесхлорофилльных цветковых растений, наименее требовательных к свету. К грибам на более освещенных местах присоединяются тенелюбивые виды мхов.

Если верхний полог начнет изреживаться, к мхам присоединятся наиболее теневыносливые травянистые растения, напр., характерная для еловых лесов кислица (*Oxalis Acetosella*). Иначе будет слагаться сообщество под пологом сосны, дающей менее сильное отенение почвы. Здесь уже с самого начала мы наблюдаем более обильный моховой покров почвы, состоящий из более светлюбивых мхов; но наряду с кислицей найдем также разные виды грушанок (виды *Pirola*), а на более освещенных местах папоротники и тенелюбивые злаки или зонтичные растения. Так как в основе сочетания светлюбивых и тенелюбивых растений лежит только неодинаковая потребность к напряженности света, то понятно, что, помимо густоты полога, на состав сообщества могут оказывать существенное влияние также другие условия среды, напр., влажность и плодородие почвы. Так, напр., на относительно влажной и плодородной почве сосна дает более густой полог крон, и в связи с этим под пологом мы найдем только тенелюбивые кустарные и травянистые растения. На почвах же песчаных, сухих и бедных, полог соснового насаждения оказывается очень рыхлым вследствие того, что на подобном субстрате недостаточное количество влаги и минеральных солей вызывает быстрое изреживание насаждения. В подобных условиях под сосной нередко развиваются сравнительно светлюбивые формы трав и кустарников, а иногда весь покров почвы слагается из кустистых лишайников (виды *Cladonia*, *Cetraria* и пр.).

Наконец, на болотах под разреженным пологом сосны могут оказаться торфяные мхи (виды *Sphagnum*).

В сообществах высших растений, основанных на различной потребности к свету, виды высокорослые образуют полог, под которым развиваются виды низкорослые. Лишь в очень редких случаях растительный покров слагается из особей одного вида и образует одноярусное насаждение. Чаще всего наблюдаются, по крайней мере, два яруса: в лесных сообществах обыкновенно встречаются три яруса: 1) верхний полог, образуемый деревьями; 2) подлесок, состоящий из кустарников; 3) покров почвы, слагающийся из травянистых растений и очень мелких кустарников (напр., брусники, черники и пр.).

Двухярусные и трехярусные насаждения наблюдаются также и в сообществах травянистых растений. Само собою разумеется, что в многоярусном сообществе теневыносливость должна увеличиваться при переходе от верхнего яруса к нижнему. Вид или виды, образующие верхний ярус, нередко называют господствующими, так как они создают определенные условия освещения для растений остальных ярусов.

Внутренняя организация господствующих видов, именно способность их образовать более или менее густую крону, более или менее густой полог, оказывает очень сильное влияние на видовой состав остальных ярусов сообщества. Напр., среди древесных пород ель, пихта, бук и липа уже в силу своей природной теневыносливости способны образовать гораздо более густой полог, чем сосна, береза или дуб. Поэтому, казалось бы, что каждому господствующему виду должна соответствовать вполне определенная комбинация видов подчиненных, образующих нижние ярусы.

С чисто теоретической точки зрения можно было бы ожидать здесь установления столь же постоянных социальных связей, как между аэробными и анаэробными микробами; каждый из господствующих видов мог бы иметь постоянно сопровождающих его спутников из видов подчиненных.

В действительности же этого не наблюдается именно потому, что различные внешние условия роста сильно изменяют плотность верхнего полога у одного и того же господствующего вида. Кроме того, при одной и той же плотности верхнего полога видовой состав нижних ярусов может изменяться под влиянием свойств почвы, независимо от напряженности света. У сосны, как господствующего вида, плотность полога может быть одинакова на болоте и бедной песчаной почве; однако, нижние ярусы по видовому составу будут резко отличны исключительно благодаря свойствам почвы.

Но если между господствующими и подчиненными видами нет таких постоянных связей, в силу которых сообщество с данным господствующим видом всегда имело бы один и тот же видовой состав в нижних ярусах, то обычно в пределах известной географической области господствующие виды сопровождаются известной группой подчиненных видов, служащих спутниками.

Эта группа спутников, приуроченных к одному господствующему виду, обыкновенно бывает тем более определенной по видовому составу и тем более постоянной, чем уже амплитуда пластичности господствующего вида, чем более он сам приспособлен к определенным условиям среды. В этом отношении, напр., наша ель, как более требовательная к влажности и плодородию почвы, имеет более постоянный состав спутников, чем сосна, способная расти при самых разнообразных условиях почвы и климата. Постоянство видového состава спутников того или иного господствующего вида нарушается также нередко и особенностями видов подчиненных. И среди них мы встречаем виды с более широкой и более узкой амплитудой пластичности. Виды мало требовательные к почве и обладающие широкой амплитудой пластичности по отношению к свету встречаются, поэтому, в очень разнообразных сообществах и в сочетании с разными господствующими видами.

Еще более усложняется картина видového состава нижних ярусов, когда в образовании верхнего полога принимают участие несколько господствующих видов и особенно, когда он формируется из сочетания вечнозеленых деревьев с деревьями с опадающей листвой. При участии нескольких видов полог становится менее однородным, вследствие чего на небольшом пространстве чередуются сильно затененные и сравнительно ярко освещенные места. Это обстоятельство способствует усложнению видového состава нижних ярусов, сочетанию сильно тенелюбивых видов с видами светолюбивыми.

В сообществах, где полог образован лиственными деревьями, в нижних ярусах мы находим обыкновенно особую группу светолюбивых весенних растений, приспособившуюся заканчивать свое цветение до разрастания листвы на деревьях. Приспособление это весьма замечательно, так

как оно без сомнения явилось результатом общественной жизни. С этими характерными спутниками лиственных пород мы встречаемся затем и в хвойно-лиственных лесах, где значительная часть полога оголяется периодически на зиму.

Помимо распределения света, верхний полог оказывает существенное влияние на развитие нижних ярусов также и определенным изменением других физических условий. В тени леса травянистые растения менее нагреваются прямыми лучами солнца; вследствие большей влажности воздуха и отсутствия сильных воздушных течений, растения нижних ярусов сравнительно мало испаряют воды. Все это также влияет на видовой состав нижних ярусов, независимо от напряженности света.

Если присоединить сюда еще влияние корневой системы господствующих видов на распределение влаги в разных слоях почвы и подпочвы, а также конкуренцию корней при добывании питательных минеральных солей, то станет понятным, как в сущности многочисленны и разнообразны те факторы, которые определяют состав сообщества в каждом отдельном случае. Под пологом одного и того же господствующего вида, но в разных местах и при разных условиях его произрастания, мы можем встретить столь разнообразные сочетания в видовом составе нижних ярусов, что невольно возникает вопрос, существуют ли между членами сообщества такие связи, которые позволили бы характеризовать его видовым составом?

Ближайшее наблюдение над жизнью и развитием сообщества показывает, что изменчивость видового состава несколько не противоречит установлению прочных социальных связей. Для отдельного вида, живущего в сообществе, соседство остальных видов является добавочным условием среды. Постоянной величиной остаются физиологические и биологические свойства вида; поэтому данный вид может уживаться в соседстве с очень разнообразными видами, если только физиологические и биологические свойства этих соседей допускают гармоничное сочетание. Для тенелюбивого травянистого растения, в конце концов, безразлично, какая древесная порода образует верхний полог; важно только, чтобы этот полог был определенной густоты, не гуще и не рыхлее, чем необходимо для определенной степени затенения. Поэтому видовой состав сообщества характеризует не столько общую связь между данными видами, сколько соотношение между биологическими свойствами этих видов, отвечающее внешним условиям среды. В каждом отдельном случае видовой состав не есть случайное сочетание, но определенный подбор видов с биологическими свойствами, отвечающими как условиям климата и почвы, так и организации видов соседей.

В природных условиях число видов, входящих в состав сообщества, обыкновенно увеличивается по мере того, как внешние условия становятся все более благоприятными для растительной жизни вообще. Изолированное существование особей одного вида возможно лишь в самых исключительных случаях, когда требуется особая специфическая приспособленность к той или иной неблагоприятной комбинации внешних

факторов. Так, напр., мы можем себе представить, что при особенно повышенной температуре воды в водоеме только один специально приспособленный вид водоросли окажется способным жить в таком водоеме. Подобные исключительные условия настолько редки, что, вообще говоря, в природе вряд ли осуществляется изолированная жизнь одного вида. Неблагоприятные комбинации внешних факторов, требующие специальной приспособленности, обыкновенно сокращают число видов сообщества. Напр., на приморских дюнах с подвижным сыпучим песком образуются сообщества таких растений, которые приспособились легко справляться с засыпанием своих стеблевых частей. На дюнах балтийского побережья можно, напр., наблюдать, как неприспособленная к засыпанию песком сосна гибнет, между тем как злак *Elymus arenarius* отлично развивается, образуя чистые насаждения. В соляных озерах с очень высокой концентрацией соли точно также наблюдаются малочисленные по видовому составу сообщества микробов и водорослей, специально приспособленных к высокому осмотическому давлению. Подобные же сообщества, составленные всего из нескольких видов, мы находим на солончаках, на обнаженных скалах, в сухих песчаных пустынях, на оттаивающей лишь на небольшую глубину почве арктических и горных стран и т. п.

Все подобные местообитания характеризуются преобладанием чистых насаждений, составленных из особей одного вида и занимающих обширные пространства. Общественные виды при этом играют доминирующую роль в ландшафте.

По мере приближения к оптимальным условиям для жизни растения, число видов, растущих в близком соседстве, быстро возрастает, сообщества принимают более пестрый характер, и уже на небольшой площади уживаются друг с другом десятки и сотни видов. Необычайного разнообразия достигает видовой состав лесных сообществ во влажных тропических районах с плодородной почвой, где на пространстве нескольких десятков квадратных саженей наблюдается пестрая смесь самых разнообразных древесных пород. Подобные сообщества можно наблюдать, например, в тропических лесах о. Явы, именно в западной части острова, где нет резкого различия между сухим и влажным сезонами года. При таких условиях лишь немногим общественным видам (напр., некоторым видам бамбуков) удается закрепить за собой небольшие пространства и образовать чистые насаждения.

В малочисленных по видовому составу сообществах, формирующихся при исключительно неблагоприятных условиях, нередко и социальные связи очень слабы, так как особи разных видов могут не сталкиваться друг с другом, и растительный покров остается редким. По мере улучшения внешних условий плотность растительного покрова возрастает, а вместе с ней возрастает влияние видов-соседей друг на друга, и социальные связи, основанные на организации видов, упрочиваются и приобретают решающее значение для видовой состава сообщества.

Подобно жизни особи, жизнь растительного сообщества проходит ряд стадий развития, сопровождающихся определенным изменением ви-

дового состава. В каждый данный момент пространственное распределение растительных сообществ определяется физико-химическими условиями среды и климатом. Границы между отдельными сообществами тем резче, чем больше различия во внешней среде на двух соседних участках. Так, напр., сообщества водных растений будут резко отграничены от сообществ сухопутных, если водоем имеет резко ограниченные берега. В противном случае границы между сообществами сглаживаются.

При одинаковых или сходных внешних условиях границы сообщества могут резко определяться распространением господствующего вида; так, напр., в наших широтах древесные породы, образующие леса и рощи, часто определяют границы между лесными и травянистыми сообществами независимо от условий почвы и климата. Все эти естественные границы между соседними сообществами с течением времени изменяются, переносятся на другие места и сообщества одного состава заменяются сообществами другого под влиянием процессов развития.

Эти сложные процессы динамического характера направляются, с одной стороны, чисто внешними факторами, изменяющими свойства субстрата или уничтожающими существующие сообщества, а, с другой, факторами внутренними, принадлежащими самому сообществу.

Внешними факторами, изменяющими характер растительного покрова, являются те геологические факторы, которые вообще непрерывно работают над изменением рельефа и состава верхних слоев земной коры. Извержения вулканов, землетрясения, многообразные действия воды и ветра, так или иначе отражающиеся на свойствах почвы, непрерывно вмешиваются в нормальную жизнь растительного покрова и изменяют его характер. Наблюдение показывает, что растительный покров весьма чувствителен даже к очень незначительным изменениям субстрата, часто ускользающим от непосредственной оценки. Так, напр., уже небольшие повышения или понижения уровня грунтовых вод, происходящие под влиянием передвижения русла реки, тотчас же отзываются на видовом составе прибрежных травянистых сообществ.

Точно также всякие незначительные сами по себе изменения рельефа вносят нередко существенное изменение в характер травянистого покрова почвы.

Благодаря действию геологических факторов, мы имеем возможность наблюдать постепенное формирование растительных сообществ. Различные обвалы возвышенных берегов рек, крупных склонов оврагов и ущелий и осадение взмученных частиц почвы водами рек и морей являются причиной образования более или менее значительных участков, лишенных на первых порах растительного покрова. На таких обнажениях первыми поселенцами из высших растений являются виды с легко рассеиваемыми ветром семенами. В наших широтах на обнажениях нередко появляются растения с плодами, снабженными летучками, как, напр., мать и мачеха (*Tussilago Farfara*), кипрей (*Epilobium angustifolium*), *Erigeron canadense* и др. На обнажениях очень часто образуют чистые или почти чистые насаждения различные однолетники; здесь же

иногда можно наблюдать так называемые открытые ассоциации, когда особи растут уединенно и не образуют сплошного покрова почвы.

С течением времени, однако, картина меняется: первые поселенцы, особенно если это были однолетники, вытесняются новыми пришельцами, у нас обычно многолетними травами и всходами древесных пород. Растительный покров смыкается, и начинается процесс формирования более долговечного сообщества. Процесс этот носит характер внутренней дифференцировки и подбора новых видов с подходящими биологическими свойствами.

Допустим, как это нередко бывает в нашем лесном районе, обнажение оказалось занятым наряду с светолюбивыми многолетними травами также всходами сосны, ели и березы. Дальнейшее развитие этого молодого сообщества может пойти различными путями в зависимости от влажности почвы. При обилии и застое воды в верхних слоях, особенно если к тому же почва бедна известью, может начаться процесс заболачивания и зарастания торфяными мхами. Последние, благодаря своей конденсирующей способности, будут поддерживать застой воды в верхних слоях, вследствие чего травы и ель довольно быстро исчезнут, так как для них создадутся неблагоприятные условия; останутся всходы сосны и березы. При интенсивном развитии торфяных мхов и быстром ходе заболачивания может исчезнуть и береза. Удерживаясь дольше других древесных пород, сосна останется единственной древесной породой в сообществе, и в результате получится очень типичная для наших широт ассоциация из низкорослой болотной сосны, образующей верхний полог, и торфяных мхов, занимающих нижний ярус. Сосна, в таких условиях растет настолько слабо, что и ее торфяные мхи могут вытеснить. При быстром приросте в толщину торфяного покрова стволы сосны будут все более и более погружаться в толщу торфяника, где корни дерева будут страдать от недостатка кислорода. В конце концов деревья могут погибнуть, а молодые всходы не будут в состоянии вырасти на живом покрове торфяных мхов. Таким образом получается опять-таки хорошо знакомая нам картина типичного торфяника с засохшими низкорослыми соснами.

Иначе складывается развитие сообщества при умеренной влажности верхних слоев новой почвы, особенно, если к тому же она достаточно плодородна. В этих условиях между древесными породами и многолетними травами может возникнуть соревнование за место. При быстром росте трав и сильном развитии их корневой системы всходы древесных пород могут быть заглушены, и тогда формируется травянистое сообщество луга, в котором доминирующее положение затем занимают многолетние, образующие плотную дернину злаки.

Если же рост трав будет замедлен, то всходы древесных пород мало-помалу выбиваются из травяного покрова и дают молодые деревца, которые разрастаясь смыкаются кронами и образуют верхний полог. Как только произошло смыкание крон, участь всех светолюбивых трав, занимающих теперь нижний ярус, решена: они осуждены на вымирание за недостатком света. В молодой древесной заросли из березы, сосны и ели

почва, освобожденная от травянистой растительности, покрывается остатками мертвых листьев и дает приют нетребовательным к свету грибам, а из зеленых растений наиболее теневыносливым мхам. С возрастом насаждения полог несколько изреживается, и почва покрывается типичными теневыми мхами, травами и кустарниками.

Сформированное таким образом сравнительно долговечное многоярусное сообщество хвойно-лиственного леса затем претерпевает новые изменения, вследствие взаимодействия древесных пород. Береза, как наиболее быстро растущая, вначале будет господствовать в таком смешанном лесу. Однако, через некоторое время ее будет догонять сосна, к которой перейдет господство, вследствие ее большей долговечности и более высокого роста. Ель все время будет отставать, как порода медленно растущая, особенно в первом периоде молодости. В то время, когда господство в верхнем пологе перейдет к сосне, береза сохранится лишь редкими единичными экземплярами, и ель мало-по-малу начнет принимать участие в образовании верхнего полога. В результате из хвойно-лиственного леса получится хвойный лес из сосны и ели.

Если с самого начала ели было много, то в конце концов она вытеснит сосну, благодаря своей большей теневыносливости и большей густоте своих крон; в таком случае получится типичный еловый лес с кое-где сохранившимися одиночными соснами. Если же ели было мало, то вытеснение сосны происходит в следующем поколении: под пологом смешанного леса всходы ели, как наиболее теневыносливые, возьмут верх над всходами всех других пород, и, в конце концов, получится молодое чисто еловое насаждение.

Таким образом, ель при прочих разных условиях становится господствующей породой. Но стоит только пройти по насаждению легкому низовому пожару, как картина снова меняется: очень чувствительная к огню ель с своей поверхностной корневой системой вся погибает, тогда как сосна и береза отлично сохраняются и, избавившись, таким образом, от своего конкурента, быстро смыкают верхний полог, образуя хвойно-лиственный лес.

Соответственно описанным выше качественным изменениям в составе верхнего полога будут происходить изменения и в его плотности, а с ними и изменения в видовом составе нижних ярусов.

Таким образом, жизнь и развитие каждого сообщества выражается в непрерывном изменении его видового состава, с переходом господства то к одному, то к другому виду, с исчезновением одних и появлением новых видов. Этот процесс совершается то быстрее, то медленнее в зависимости от быстроты развития и долговечности господствующих видов. Несмотря на довольно крупные изменения в видовом составе под влиянием процесса внутренней дифференциации, сообщество может все же в течение долгого времени сохранять свой тип, т. е. оставаться лесным или травянистым. Однако, нередко продолжительное существование сообщества на одном и том же месте подготавливает его гибель и замену сообществом другого типа. Причина этого явления кроется в тех иногда радикальных

изменениях среды, которые происходят под влиянием растений. Особенно рельефно это влияние сказывается при зарастании озер. В воде озер растительность обыкновенно распределяется по зонам. Наиболее глубоководную зону образуют водоросли, особенно синезеленые и диатомовые; за ними следуют высшие цветковые растения, целиком погруженные в воду, в наших широтах обыкновенно виды *Ceratophyllum*, *Potamogeton*, *Elatine* и др., а также растения с плавающими листьями, как *Nymphaea*, *Nuphar*. Наконец, у берега поселяются полуводные растения, как *Scirpus lacustris*, *Phragmites communis*, *Equisetum limosum* и некоторые виды *Carex*.

Ко всем этим растениям присоединяется еще масса плавающих, так называемых планктонных организмов.

Планктон и микрофиты дают органические остатки, которые вследствие медленности разложения образуют толщу так называемого сапропелита, нарастание которого повышает дно озера. Естественно, что с этим повышением дна связывается захват новых пространств водными и полуводными крупными растениями, которые в свою очередь накапливают значительное количество остатков и еще более повышают дно озера. В результате прибрежные растения все более и более передвигаются к центру озера, идя на смену чисто водных сообществ и уступая место сухопутным растениям. Озеро, в конце концов, зарастает и превращается в торфяник с соответствующими ассоциациями травянистых растений.

Подобная же смена ассоциаций под влиянием изменения условий среды самими растениями наблюдается нередко при развитии торфяных болот. Типичная болотная ассоциация, составленная из разных видов торфяного мха (*Sphagnum*), часто развивается на месте осокового болота. Обильное развитие осок обыкновенно ведет к накоплению толщи органических остатков и повышению уровня болота; последнее из котловины превращается в слабо поднятый бугор, который медленно, но неуклонно нарастает. Растительность такого бугра вынуждена довольствоваться ничтожным количеством минеральных веществ, приток которых из глубоко лежащих почвенных слоев все более затрудняется по мере увеличения толщи бугра. Таким образом создаются благоприятные условия для развития торфяных мхов, которые весьма быстро вытесняют осок и еще более способствуют поднятию уровня болота. В результате сменявшая осоковую ассоциацию торфяных мхов подвергается новому изменению: на высоких местах болота создаются условия, благоприятные для роста сосны, которая образует верхний полог и дает начало новой ассоциации.

Растения, обитающие на подвижных песках, при хорошем развитии обыкновенно закрепляют их своими подземными и надземными частями; такое закрепление дает возможность поселиться растениям, не приспособленным к росту на подвижных песках. Эти новые поселенцы нередко вытесняют первоначальных и дают основание для развития новой ассоциации.

Наряду со сменой отдельных узких ассоциаций в природе наблюдаются и более сложные случаи смены ассоциаций одного типа ассоциациями другого.

Так, например, исследователи отмечают на севере Европейской России на продвижение тундры не лес и на юге вытеснение леса травянистыми сообществами степи. Все эти перемещения являются результатом изменений физико-химического характера среды, вызываемых ростом определенных ассоциаций на данном месте более или менее продолжительное время.

Заключительной стадией внутреннего развития сообщества является подбор такой комбинации видов, при котором сообщество могло бы существовать неопределенно долгое время на одном и том же месте. В природных условиях эта стадия обычно не достигается, частью вследствие вмешательства геологических факторов, частью вследствие постоянного изменения среды под влиянием самих растений. Это обстоятельство сильно затрудняет классификацию растительных сообществ. Наиболее правильным принципом для подобной классификации является принцип филогении, согласно которому растительные сообщества распределялись бы как группы видов, приспособившихся друг к другу путем эволюции. В таком случае каждой определенной комбинации внешних условий соответствовала бы определенная группа видов, связанных друг с другом общественными связями и образующих сообщество в форме резко отграниченной биологической единицы.

Приложение этого принципа, однако, на практике невозможно, именно потому, что в природе отсутствуют подобные окончательно сформированные единицы. Как уже указано, вмешательство внешних и внутренних факторов препятствует установлению постоянных связей между определенными видами. Под влиянием общественной жизни у разных видов выработались определенные приспособления; но эти приспособления имеют своим источником не столько соседство определенного вида, сколько всю совокупность условий произрастания, среди которых свойства и организация вида-соседа являются только одним из факторов.

Кроме того, в природе мы встречаем биологические типы, слагающиеся из разных видов, но имеющих сходные биологические свойства. Поэтому нередко наблюдаются сообщества, резко отличные по видовому составу, но совершенно сходные по своей биологии. Так, например, среди водных растений, приспособившихся к жизни в соляных озерах, мы можем найти в отдельных случаях резко отличные сообщества по видовому составу, но совершенно идентичные по своим биологическим свойствам и социальным связям.

Причина здесь лежит в тех взаимоотношениях между процессами видообразования и приспособления, на которые мы указывали раньше. Новые виды возникают независимо от внешних условий, и приспособление является вторичным процессом, налагающим печать однообразия в форме однообразных приспособительных черт. В результате получается большое число видов при ограниченном числе биологических типов, которые характеризуются определенными приспособительными чертами в своей организации. Отсюда вытекает то непостоянство видового состава в со-

обществах одного и того же биологического типа, которое затрудняет их характеристику и классификацию.

До настоящего времени наука еще не располагает выработанной, так сказать, нормальной классификацией растительных сообществ. *Варминг* основывает свою классификацию на отношении растений к воде и делит все сообщества на следующие 4 крупные группы:

1. Гигрофитная растительность, заключающая водные и болотные сообщества.
2. Ксерофитная растительность, развивающаяся на сухой почве.
3. Галофитная растительность, развивающаяся на солончаках.
4. Мезофитная растительность, развивающаяся при средних условиях влажности воздуха и почвы.

Впоследствии эта классификация была разработана *Вармингом* и *Валем* более подробно, но основной принцип деления остался тот же самый.

Условия водоснабжения и отношение к воде, как к одному из основных жизненных факторов, без сомнения, имеют выдающееся значение при формировании и пространственном распределении растительных сообществ. Поэтому классификация *Варминга* с некоторыми дополнениями в отношении других внешних факторов среды, без сомнения, имеет большое практическое значение.

Существенным недостатком ее является, однако, то обстоятельство, что она обходит в своем основном принципе социальные связи и физиологию растительных сообществ. Именно этот признак положен в основу новейшей классификации, предложенной *Брокман-Ерош* и *Рюбель*. Названные авторы устанавливают следующие 4 главные типа растительности:

1. Лесная растительность (*Lignosa*).
2. Луга и болота (*Prata*).
3. Пустыни (*Deserta*).
4. Растительный планктон (*Phytoplankton*).

Каждый тип далее разбивается на группы и классы формаций. Под термином формация разумеется собрание ассоциаций, различных по своему видовому составу, но сходных по условиям местообитания и биологическим типам растений. Современные сведения о жизни растительных сообществ и их видовом составе слишком скудны, чтобы уже теперь можно было установить естественную их классификацию. Но во всяком случае попытка названных выше ученых является первым серьезным шагом на этом пути.

Некоторые ученые, придавая первостепенное значение в растительных ассоциациях социальным связям, выделяют из экологии учение о растительных сообществах в особый отдел под именем фитосоциологии. Отдел этот в последнее время стал оживленно разрабатываться и обещает вырасти в особую отрасль ботаники.

ГЛАВА LXVII.

Взаимоотношения между растениями и животными. Животные как прямые нахлебники растений. Защитные средства растений против нападения животных. Паразитизм животных на растениях. Галлы. Мирмекофильные растения. Сожительства муравьев с эпифитами. Бессознательная культура грибов муравьями и другими животными. Животные в роли опылителей и распространителей семян и спор. Роль человека в жизни растений. Паразитизм растения на животных. Насекомоядные растения.

Описанные выше многообразные и сложные взаимоотношения между разными видами растений еще более осложняются вмешательством животного мира. Неспособность животных синтезировать органическое вещество естественно осуждает их на постоянное нахлебничество у растений. Наиболее простой формой этого нахлебничества является прямое употребление в пищу живых вегетативных частей растения крупными травоядными животными, птицами, рыбами, моллюсками и насекомыми. Мелкие растения, особенно из группы водорослей, при этом съедаются целиком; более крупные лишаются более или менее крупных частей своего тела, при чем растению наносятся раны, которые могут стать местом заражения паразитами. Различные растения обнаруживают различную выносливость по отношению к об'еданию их животными.

Больше всего страдают травянистые однолетние растения, лишенные запасов органических веществ и потому не могущие дать новых побегов из сохранившихся почек. Многолетние травянистые растения сравнительно легко справляются с об'еданием, так как они в своих подземных частях содержат всегда известный запас органического материала для развития новых побегов. Умеренное об'едание крупными травоядными животными, повидимому, даже способствует разрастанию травянистых многолетников, возбуждая их к более энергичному вегетативному росту.

Что касается древесных растений, то нападение животных для них особенно опасно в первый период молодости; после успешного роста в высоту и развития ствола, служащего для откладывания запасных веществ, древесные растения становятся очень устойчивыми против нападения животных. Органических запасных веществ в стволе обычно накапливается такое значительное количество, что деревья оказываются способными заменить съеденную насекомыми листву новой и продолжать прерванное на известный период развитие.

В общем растения обнаруживают очень большую устойчивость при об'едании их животными, и основной причиной устойчивости, без сомнения, является сама организация вегетативных частей растения, допускающая быструю и легкую замену утраченного органа новым.

Более опасны для жизни вида повреждения, наносимые существенным частям цветка, главным образом завязям. Очень опасны для древесных растений также повреждения, наносимые живому лубу коры различными насекомыми (короедами и лубоедами).

По отношению к нападению животных растение остается пассивным. Однако, в организации различных видов растений мы находим целый ряд черт, которые служат целям защиты против нападения животных. Этим целям прежде всего служит различие химического состава и физических свойств тканей у растений различных видов, вследствие чего число врагов из животного мира для каждого вида растения является ограниченным.

Даже такие всеядные представители животных, как, например, некоторые виды саранчи, все же неспособны пожирать всякие растения без исключения. Напротив, среди растительноядных животных мы часто встречаемся с определенной специализацией, иногда очень узкой, в выборе растений. Эта специализация особенно развита среди насекомых, при чем взаимоотношения между животным и растением напоминают паразитизм, так как животное оказывается приуроченным к одному виду или группе близких видов растений. Примером может служить обыкновенный шелковый червь питающийся листьями тутового дерева (*Morus alba* и *M. nigra*). В результате каждый вид растения имеет лишь сравнительно немногочисленную группу врагов среди животных.

По отношению к крупным травоядным животным хорошим защитным средством служат шипы, колючки и жгучие волоски, развивающиеся на вегетативных частях растения.

Против нападения моллюсков защитным средством служат кристаллы щавелекислой извести в форме рафид, иглы которых производят механические повреждения в теле животного. По данным *Шталя* моллюски не едят листьев *Arum maculatum*, богатых рафидами, но если растворить кристаллы, например, соляной кислотой и удалить последнюю промыванием водой, то моллюски охотно поедают обработанные таким способом листья. Среди насекомых, однако, имеются специалисты, которые пожирают ткани с рафидами.

Против насекомых, вползающих по стеблям, средством для защиты служат, между прочим, резервуары застаивающейся дождевой воды, которая собирается в цистернах, сформированных основаниями супротивных листьев (например, у видов *Dipsacus*). Той же цели служат клейкие выделения, покрывающие стебель (например, у *Lychnis Viscaria* и др.). Быстрое движение листьев (например, у *Mimosa pudica*), при прикосновении также повидимому отпугивает некоторых растительноядных животных. Некоторые ученые приписывают защитную роль мимикрии, кстати сказать сравнительно мало распространенной в растительном царстве. Под мимикрией разумеют чисто внешнее сходство всего растения или его частей с другим растением или даже окружающими предметами. Явление это особенно широко распространено среди животных, при чем особенно интересны случаи копирования животными веток и листьев растений.

Среди растений особенно часты случаи внешнего сходства листьев у видов, совершенно различных по своему систематическому положению;

так, например, листья нашей яснотки (*Lamium album*) очень сходны с листьями двудомной крапивы (*Urtica dioica*).

Плоды некоторых бобовых живо напоминают гусениц; листья *Mesembryanthemum calcareum* напоминают камешки и т. п.

Весьма вероятно, что в некоторых случаях животные, руководимые зрением при выборе растений, обманываются внешним сходством и не трогают растений, копирующих окружающие предметы, или растений, защищаемых от нападения другими средствами; вряд ли, однако, мимикрия у растений имеет широкое биологическое значение. Гораздо более важную роль в смысле защиты, без сомнения, играют определенные вещества, накапливающиеся в тканях и действующие ядовито на организм животного.

В этом отношении первое место занимают алкалоиды, являющиеся ядами для теплокровных животных. Любопытно, однако, что очень опасные по ядовитости алкалоиды для млекопитающих, оказываются безвредными для птиц.

Многие растения, содержащие ядовитые алкалоиды в значительном количестве, поедаются насекомыми, на которых эти яды не действуют. Ядовитое действие на животных оказывают также некоторые глюкозиды (например, глюкозиды *Menyanthes*, *Rhamnus*, *Digitalis* и др.).

У некоторых растений защитным веществом служит синильная кислота, накапливающаяся в довольно значительных количествах; впрочем, на насекомых синильная кислота, повидимому, не действует.

В отдельных случаях защитную роль играют эфирные масла, дубильные вещества, органические кислоты, особенно лишайниковые кислоты. Однако, среди животных почти всегда находятся специалисты, приспособившиеся к употреблению ядовитых для других животных веществ; какого-либо универсального средства защиты у растений, повидимому, нет.

Так как действительность указанных выше средств защиты растений, по крайней мере в отдельных случаях, не подлежит сомнению, то возникает вопрос, выработались ли эти средства путем активной приспособительной деятельности со стороны растения или же иным путем.

Выше уже было указано, что для осуществления приспособительной деятельности необходимо прямое воздействие внешних или внутренних факторов, которые ставят работу физико-химического аппарата растения в определенные условия и до известной степени направляют ее. Между тем при прямом обедании частей растения последнему наносится чисто механическое повреждение, на которое только и может отвечать растительный организм определенной физиологической реакции. Реакция эта действительно обнаруживается в образовании пробковой ткани на месте раны, в выделении смолы и пр.

Что же касается выработки веществ определенного химического состава, как например, ядовитые алкалоиды и глюкозиды, или образования шипов и колючек, то простые механические повреждения не могут быть исходной причиной в этом образовательном процессе. Все эти особенности физической или анатомической структуры, без сомнения, возникли у ра-

стений независимо от нападения животных, но под влиянием других причин внутреннего или внешнего характера. По крайней мере, относительно шипов и колючек можно с большой вероятностью сказать, что их образование стоит в тесной связи с условиями климата и почвы.

способствовать сохранению и распространению таких видов, у которых

Но животные, избегая растения с определенной структурой, могли эта структура особенно ясно выражена. Естественный отбор, в данном случае, должен действовать в пользу сохранения и дальнейшего развития защитных средств. В всяком случае, как отмечено выше, растение не выработало такого радикального средства защиты, которое губительно действовало бы на все виды животных и грозило бы уничтожением всему животному миру.

Гораздо более интересные с биологической точки зрения взаимоотношения между растением и животным возникают на почве химического обмена, когда животное проводит часть своей жизни внутри ткани растения и вызывает в ней образовательные процессы. В этом случае получаются характерные разрастания ткани, галлы, нередко имеющие очень сложное анатомическое строение. В отношении галлообразующих животных (главным образом из класса насекомых) наблюдается такая же специализация, которая вообще свойственна паразитам. Замечательно, однако, при этом то обстоятельство, что как внешняя форма галла, так и его внутреннее строение обнаруживают ряд специфических признаков, характерных как для животного, так и для растения. Разные виды животных направляют образовательный процесс по разному в тканях одного и того же вида растения; отсюда разнообразие галлов, встречающихся на одном и том же растении. С другой стороны, окончательная форма галлов и анатомический характер входящих в него клеток и тканей могут быть различны у разных видов растений при одном и том же галлообразователе. Вряд ли можно сомневаться, что образовательные процессы в ткани растения возникают под влиянием химического воздействия со стороны животного. Само по себе присутствие животного в живой ткани растения, как и чисто механические повреждения ткани не вызывают образовательных процессов, доказательством чему служат многочисленные примеры из мира насекомых, личинки которых минируют листья или делают ходы под корой деревьев и в живой древесине.

Галлообразователей следует рассматривать как особую группу животных, приспособившуюся вызывать специфическое раздражение в ткани растения путем выделения веществ определенного химического состава. Вместо того, чтобы проделывать ходы и вообще совершать передвижения в поисках за пищей, галлообразователь остается на месте и вызывает к этому месту приток питательных веществ. Поэтому питающая ткань, состоящая из тонкостенных, переполненных органическими питательными веществами клеток является специфической особенностью в строении галла. В простейшем случае это могут быть простые волоско-

видные выросты эпидермальных клеток листа, напр., у липы под влиянием *Eriophyes tiliae*, у бука при поселении *Eriophyes nervisequis* и пр.

Обычно ткань богатая питательными веществами выстилает полость галла, где находится насекомое (напр., в галлах *Neuroterus tricolor*, в галлах *Cynips Kollari*, *Neuroterus lenticularis*, *Audricus globuli* на дубе и др.).

На ряду с питающей тканью проникновение галлообразователя в ткань растения вызывает разрастание ее, которое в окончательной форме ведет к образованию вместилища для насекомого. Очень часто стенки этого вместилища заключают механическую ткань, придающую значительную прочность галлу; нередко специально для водоснабжения галла развиваются особые сосудистые пучки (напр., в галлах *Aulax Latreilli* на *Gleshoma hederacea*).

В тех случаях, когда галл представляет местное разрастание листовой пластинки, его полость сообщается более или менее крупным отверстием с окружающей атмосферой; в закрытых же галлах нередко наблюдается особая рыхлая ткань, служащая для облегчения аэрации полости галла (напр., в стенках галлов *Cynips Kollari* на дубе).

Очень часто галлы бывают окрашены антоцианином в красный цвет; это чисто местное образование антоцианина, повидимому, обуславливается сильным притоком сахара к ткани галла. Быть может тому же обильному притоку сахара некоторые галлы обязаны накоплением больших количеств танина (напр., в дубильных орешках).

Физиологически развитие галла можно уподобить развитию плода. Это сходство особенно резко проявляется у тех галлов, которые по окончании превращения насекомого, опадают подобно созревшим плодам. Отделение галла при этом происходит при посредстве особого раз'единительного слоя ткани, формирующегося у основания галла и морфологически сходного с раз'единительным слоем опадающих листьев и плодов (напр., опадающие галлы *Oligotrophus bursarius* на листьях *Glechoma hederaceae*). Нередко закрытые галлы вскрываются ко времени выхода насекомого особыми отверстиями, напоминающими отверстия плодов для высыпания семян (напр. у галлов *Cecidosis eremita* на *Duvalia longifolia*). Наконец, закрытые галлы иногда открываются также разрывом стенки вследствие напряжения тканей (напр., галлы *Pemphigus spirothece* на тополе).

Таким образом, между галлообразователями и растениями установилась весьма своеобразная форма сожительства, при которой происходит целый ряд образовательных процессов, напоминающих до известной степени нормальный процесс развития плодов, при чем растение как бы принимает активное участие в доставлении всего необходимого животному. Образование галлов поэтому можно рассматривать как утонченную форму паразитизма, когда паразит не ограничивается простым извлечением питательных веществ, но стремится стать как бы частью растения-хозяина.

Во всех только-что описанных случаях растение является только страдающей стороной; между животными и растениями, однако, устано-

вился ряд форм такого сожительства, которое приближается к мирному симбиозу. К таким формам приближается сожительство так называемых мирмекофильных растений с муравьями. Особенностью строения мирмекофильных растений является наличие пустых камер и ходов в стеблях, клубнях и других частях тела, при чем иногда эти полости имеют естественные отверстия наружу в виде трещин (напр., у бразильской *Duroia hirsuta*).

Некоторые виды муравьев особенно из рода *Azteca*, очень охотно селятся в таких естественных камерах растений и, в свою очередь, служат защитой против других муравьев и насекомых, пожирающих листья. Кроме того, мирмекофильные растения (напр. *Acacia cornigera*, *A. sphaerocephala*, *Cecropia adenopus*, *Clerodendron fistulosum* и др.) образуют на листьях особые так называемые мюллеровы тельца, которые представляют собой легко отделяющиеся железы. Тельца эти богаты органическими питательными веществами и служат естественной пищей муравьев, поселившихся в растении. У некоторых мирмекофильных форм (напр., у *Triplaris americana*) мюллеровых телец нет, но их заменяют экстрафлоральные нектарии. Мирмекофильные растения свойственны исключительно тропикам.

Некоторые ученые предполагали, что образование камер в теле и мюллеровых телец является специальным приспособлением со стороны растения для привлечения муравьев-защитников; более подробные исследования, однако, не подтвердили этого предположения. Инициатива сожительства, в данном случае, исходит от муравьев, которые используют естественные особенности растения и далеко не всегда успешно защищают его от нападения других врагов.

Мирную форму носит также сожительство муравьев с некоторыми эпифитами, поселяющимися в муравьиных гнездах. Сожительство это описывалось под именем муравьиных цветников. В области Амазонки, подверженной частым наводнениям, муравьи (*Camponatus femoratus*, *Azteca Trailii*) нередко устраивают свои гнезда на стволах и ветвях деревьев на известной высоте над уровнем почвы. Для постройки гнезда муравьи приносят землю и вместе с ней также семена растений; семена прорастают, и проростки скрепляют муравьиное гнездо своими корнями. При этом нередко муравьи берут семена из старого гнезда для постройки нового; в результате получился специальный подбор эпифитов, которые культивируются муравьями и не встречаются за пределами области Амазонки, а в самой области растут только в гнездах муравьев.

Гораздо более тесные формы сожительства наблюдаются в тем случаях, когда животные культивируют растение в целях извлечения пищи. Типичным примером подобного мирного сожительства может служить сожительство некоторых видов муравьев с грибами. По наблюдениям Мёллера в Бразилии муравей *Acromyrmex discigera* является опасным врагом деревьев, так как он уничтожает листья, вырезывая из них круглые, довольно крупные пластинки. Отрезанные куски листьев затем переносятся муравьями в гнезда и здесь измельчаются в однородную тонкую массу.

которая служит питательным материалом для шляпного гриба *Rhizites gongylophora*. Этот гриб поддерживается муравьями на стадии мицелия и лишь в очень редких случаях дает плодовые тела. Предоставленный самому себе, гриб довольно быстро развивает воздушные гифы, покрывающие белой паутиной стенки ходов муравьиного гнезда. Муравьи препятствуют развитию воздушных гиф непрерывным откусыванием их верхушек; в результате получается уродливое развитие мицелия, который дает на пораненых местах вздутия, богатые питательными веществами и употребляемые муравьями в пищу.

Исследование показало, что культивируемый муравьями гриб встречается только в гнездах муравьев; кроме того, муравьи, лишённые своей нормальной грибной пищи, умирают. Таким образом, в данном случае, мы имеем довольно совершенную форму симбиоза между растениями и животным. Животное извлекает выгоду путем концентрации легко усвояемой органической пищи, которая достигается переработкой грубой листовой массы в мицелий гриба. Что же касается растения, то оно получает взамен верный способ сохранения вида, которое достигается культурой в благоприятных условиях.

Подобные же формы сожительства с грибами наблюдаются также у термитов, некоторых паразитирующих на живой древесине жуков (виды *Xyleborus*) и галлообразователей (виды *Asphondylia*). Культивирование грибов во всех этих случаях основано на выгодах, достигаемых переработкой грубой растительной массы в живой нежный и богатый питательными веществами мицелий гриба.

Гораздо более важное значение для общего процесса эволюции растительного мира получили те формы сожительства между животными и растениями, где животные сделались бессознательными участниками опыления. Выше уже было указано, что огромное большинство современных цветковых растений опыляются при посредстве животных, при чем в организации цветов наблюдается ряд черт, которые можно рассматривать как результат приспособления к посещению их животными и перенесению пыльцы именно этими животными. В некоторых случаях сожительство приняло столь совершенные формы, что обособление сожителей и их раздельное существование сделалось невозможным.

Инициатива сожительства, без сомнения, исходила от животных, пользующихся природными особенностями растений для приискания пищи. Но в результате получилась бессознательная культура именно тех форм, которые по своей организации оказались наиболее подходящими для прокормления животных опылителей.

Термин культура быть может не вполне подходит к данному случаю, так как вмешательство животного ограничивается только одним актом опыления, между тем как рост растения совершается в естественных условиях. Тем не менее уже это вмешательство произвело огромный эффект в процессе эволюции растений, прибавив к естественному отбору под влиянием агентов внешней среды еще один фактор, носящий характер искусственного, хотя бы и бессознательного, отбора.

Вмешательство животных в процессе опыления, без сомнения, способствовало сохранению и процветанию таких форм растений, которые не имели шансов на это, вследствие своей слабой приспособленности к опылению ветром. Кроме того, вмешательство животных упрочило перекрестное опыление, придало ему устойчивость и способствовало вместе с тем скрещиванию разных видов. В результате отдел цветковых растений обогатился формами и сделался наиболее богатым видами по сравнению со всеми другими отделами растительного царства.

Быть может по этой причине цветковые растения, стоящие в общем на одном и том же уровне усложнения организации, дали огромное число форм, различающихся друг от друга только признаками организационного характера.

На ряду с животными опылителями следует поставить также животных, способствующих распространению семян и плодов. И здесь взаимоотношение между животным и растением носит характер мирного сожительства на почве обоюдных услуг. Исследование показало, что семена многих растений проходят через пищеварительный канал животных, не теряя своей всхожести. Животные, поедая мясистые плоды вместе с семенами, выбрасывают последние с пометом иногда на очень значительном расстоянии от материнского растения. Переносу семян на очень далекие расстояния способствуют особенно птицы и некоторые млекопитающие животные. Само собою разумеется, что рассеивание семян на большом пространстве дает шансы на сохранение и успешное развитие большому числу особей и увеличивает устойчивость вида.

Многие растения дают мясистые плоды, строение которых как бы рассчитано на потребление их животными; поэтому здесь мы встречаемся с приспособлениями, напоминающими приспособление для опыления животными и носящими печать бессознательного искусственного отбора. В действительности все эти приспособления следует рассматривать как особенности организации, которые стали использоваться животными и сохранились благодаря вмешательству последних в процесс естественного рассеивания зародышей.

Образованием съедобных плодов, как бы рассчитанных на пожирание их животными, и заключается цикл мирных форм сожительства, возникших между растением и животным бессознательно. К ним тесно примыкает сожительство растений с человеком, которое носит характер вмешательства сознательной психической деятельности в естественное развитие растительного покрова на земле.

Влияние человека на растительность чрезвычайно велико и разнообразно. С одной стороны, человек истребляет огромное количество живой растительной массы на топливо, строительные и поделочные материалы. Поэтому уничтожение наиболее долговечных лесных растительных сообществ обычно идет параллельно с умножением людского населения страны и развитием хозяйственной деятельности человека. Уничтожению лесов способствуют также возникающие по вине человека пожары, которые иногда принимают грандиозные размеры. Кроме того, уничтожению лесов

и нарушению девственного травяного покрова способствует искусственное разведение травоядных животных и скопление их в многочисленные стада. Целый ряд исследований показывает, напр., что обширные леса, некогда существовавшие на юге России и в горах Крыма, совершенно исчезли исключительно благодаря пастьбе крупных стад овец и скота.

Пастьба скота неблагоприятно отзывается также на травянистой растительности; в песчаных местностях нередко закрепленные травянистыми растениями подвижные пески под влиянием усиленной пастьбы скота снова становятся подвижными и засыпают твердый грунт соседних участков.

На ряду с этой разрушительной деятельностью человека очень важное значение имеет и искусственная культура пищевых, прядильных, пряных, садовых и лекарственных растений. Одомашнение растений и искусственное разведение их было начато человеком в отдаленнейшие доисторические времена, и в настоящее время мы имеем целый ряд культурных растений, дикие родичи которых неизвестны, а культурные формы сохраняются только в культуре. Помимо искусственных условий выращивания, оказывающих сами по себе определенное влияние на организм растения, культура повлекла за собой отбор и сохранение большого числа таких форм, которые не имели шансов сохраниться в естественных условиях. В результате каждый вид культурного растения оказался представленным очень большим числом разновидностей, рас и сортов, сохраняющихся исключительно благодаря искусственному разведению.

Так, напр., для пшеницы насчитывается не менее 2000 сортов-рас, для ячменя 200, для овса 400; тысячами считаются сорта винограда и риса.

Искусственное разведение, таким образом, привело к определенному сожителству растений с человеком и колоссальному размножению культурных растений на счет дикой флоры. Огромное количество распаханых земель уже в настоящее время весьма существенно изменило состав растительного покрова густо населенных человеком стран и внесло большое разнообразие в видовой состав растительности.

Число искусственно разводимых растений с течением времени все возрастает, в культуру вводятся наряду с травянистыми также типичные лесные породы, появляются искусственно созданные леса и весьма вероятно, что в будущем для дикой флоры останутся только те участки, которые будут сознательно назначены человеком. Помимо культурных растений, существует еще группа диких растений, которые постоянно сопровождают человека и носят название сорных. Растения эти также можно считать видами, связанными с человеком на почве сожителства и извлекающими из этого сожителства ряд существенных выгод.

Наконец, чрезвычайно велико значение человека в процессе распространения зародышей растений, семян и спор. Человек переносит семена и споры не только вместе с собою, но также и с теми продуктами и товарами, которые он перевозит из разных стран. Крупные войны и переселение больших масс людей особенно сильно способствуют перенесению семян и спор на очень значительные расстояния. Так, напр., исследо-

вание показало, что в Крыму прижилось много растений, семена которых были привезены из Франции вместе с сеном для французской армии во время Севастопольской кампании.

Огромное число диких растений, переселившихся в Европу после открытия Америки, было перевезено человеком вместе с разными товарами. По мере усовершенствования путей сообщения, роль человека как распространителя семян и спор все более и более возрастает и в настоящее время, напр., рельсовые пути являются в то же время естественными путями распространения семян и спор диких растений.

Вообще если в настоящее время роль человека в экологии растений чрезвычайно велика и разнообразна, то в будущем его значение как биологического фактора станет ощутительным для флоры всего земного шара.

Во всех описанных выше формах сожительства растения с животными оно играет пассивную роль.

Даже при мирных формах сожительства, выгодных в том или ином отношении для растения, инициатива сожительства идет со стороны животного. Существует, однако, немало растительных форм, которые вступают в сожительство с животными по своей инициативе. Сюда относятся прежде всего многочисленные паразиты из группы бактерий, вызывающие эпидемические заболевания как холоднокровных, так и теплокровных животных. Укажем в качестве примера бактериальных болезней холоднокровных животных на гнилец пчел, вызываемый *Bacillus alvei*, эпидемические заболевания лягушек и рыб, причиняемые *Bacillus ranicidus*, чуму раков, возбудитель которой близок к возбудителю гнильца пчел и пр.

Что касается теплокровных животных, то можно было бы составить длинный список эпидемических заболеваний, причиняемых бактериями. Укажем в качестве примера на туберкулезный бацилл (*Bacillus tuberculosis*), который живет в теле человека, млекопитающих, птиц и рыб, при чем каждому из этих классов животных свойственна особая форма бацилла. Различные формы туберкулезного бацилла очень сходны друг с другом по своим внешним морфологическим признакам и их можно считать биологическими видами. О степени распространения туберкулезных бацилл среди людей можно судить по тому, что в культурных странах умирает от туберкулеза около $\frac{1}{7}$ части населения, а 80—90% населения обнаруживает присутствие этих бацилл в теле.

Туберкулезный бацилл принадлежит к безусловным паразитам и развивается только в теле животных; к этой же категории относится дифтерийный бацилл (*Bacillus diphtheriae*) и некоторые другие формы. Немало, однако, среди бактерий так называемых условных паразитов, которые живут в почве и воде в качестве сапрофитов и превращаются в паразитов лишь после проникновения в тело животного; в качестве примеров можно указать холерного вибриона (*Vibrio cholerae asiaticae*), палочку сибирской язвы (*Bacillus anthracis*), бациллу брюшного тифа (*Bacillus typhi*) и др.

Бактерии, паразитирующие на животных, приносят вред последним не только разрушением ткани, но также выделением ядовитых продуктов своей жизнедеятельности, из которых наиболее изучена группа токсинов. Токсины, легко выделяемые из бактерий в качестве продуктов секреций, называются экзотоксинами (напр., дифтерийный и столбнячный токсин, выделяемые *Bacillus diphtheriae* и *B. tetani*). Токсины, остающиеся в бактериальных клетках и освобождающиеся лишь после отмирания последних, называются эндотоксинами; таковы, напр., токсины холерного вибриона, чумной палочки (*Bacillus pestis*) и др. О ядовитой силе токсинов можно судить по тому, что, напр., 1 грамм токсина столбняка может убить 4 000 человек.

Организм животных борется с токсинами выработкой особых веществ, называемых антитоксинами, которые парализуют ядовитое действие токсинов. На выработке антитоксинов основан активный иммунитет у животных, а также и применяемые в настоящее время методы лечения сыворотками. Помимо паразитов, проникающих внутрь тканей, на теле животных и человека развивается разнообразная флора сапрофитных бактерий, некоторые формы которых, развиваясь в кишечном канале, даже принимают участие в переваривании пищи.

На ряду с бактериями, паразитами животных являются также некоторые грибы. Так, напр., плесень *Achorion Schönleinii* вызывает паршу, другая плесень, *Trichophyton tonsaurus*, является возбудителем стригущего лишая. Болезнетворными свойствами для теплокровных животных и человека обладают также плесени из сем. *Aspergillaceae* и *Mucoraceae*.

Для насекомых очень опасны паразиты из сумчатых грибов, типичными представителями которых могут служить виды *Cordyceps*, нападающие на гусениц бабочек. Мицелий гриба развивается в теле гусеницы, при чем последняя довольно долго остается живой и даже растет; через некоторое время она уходит в землю, но превращения в куколку не происходит; гусеница умирает, и из пронизанного мицелием трупа ее вырастает плодовое тело гриба в виде простой булавы, или ветвистого тела, в которое погружены перитеции.

На гусениц бабочек нападают также многие грибы из группы *Entomophthoraceae*, представителем которых может служить *Empusa muscae*, паразитирующая на комнатных мухах и вызывающая осенние эпидемии их.

Этот гриб дает липкие споры, которые, приклеившись к телу мухи, тотчас прорастают, и мицелий пронизывает все ткани животного. Муха обыкновенно довольно быстро умирает, и из ее трупа вырастают короткие конидиеносцы, которые производят такую массу конидий, что тело мухи оказывается все обсыпанным ими.

Некоторые сапролегниевые грибы, именно виды *Achlya*, поселяются на жабрах рыб и икре и нередко наносят большой вред при искусственном рыборазведении.

В общем типичными паразитами на животных являются исключительно бесхлорофильные растения, бактерии и грибы, при чем взаимоот-

ношения между паразитом и хозяином носят такой же характер, как в случае паразитизма на растениях. На ряду с этой, так сказать, банальной попыткой использовать готовое органическое вещество животного мира,

особенный интерес представляют некоторые приспособления у высших цветковых растений к непосредственному улавливанию животных и перевариванию их. В настоящее время известно до 500 видов зеленых плотоядных растений, которые обыкновенно называются насекомоядными, так как главной добычей их являются насекомые. К этой биологической группе принадлежат водные и болотные растения, развивающиеся на субстрате, бедном минеральными солями и азотом.

С внешней стороны особенно любопытны различные приспособления для улавливания животных. В простейших случаях этой цели служат железы, выделяющие слизистые липкие вещества, которые засасывают насекомых, случайно попавших на железу.



Рис. 703. Росянки; А—*Drosera rotundifolia*, В—*D. intermedia*, С—*D. Anglica*. Естеств. вел. (По Engler-Prantl).

Таков, напр., ловчий аппарат видов *Pinguicula*. Ловчие железы этих растений находятся на листьях и имеют ножки; кроме них на листьях имеются также сидячие пищеварительные железы. Когда живая добычка попала, края листа начинают заворачиваться, а железы обильно выделяют слизь, окончательно обволакивающую насекомое.

Заворачивание листа можно вызвать путем простого механического раздражения песком; при этом, однако, происходит довольно быстро разворачивание; если же раздражение исходит от насекомого, присутствие которого вызывает деятельность пищеварительных желез, то лист остается свернутым долгое время.

У видов *Drosera*, встречающихся в нашей флоре на торфяных болотах, ловчим аппаратом также служат железы на ножках, выделяющие слизистые вещества и покрывающие верхнюю сторону листа. Ножки этих желез чувствительны к механическому раздражению, и когда насекомое попадет на железу, ножка изгибается к середине листа. Попытки насекомого освободиться от клейкой слизи приводят к тому, что механическое раздражение передается соседним железкам, ножки которых изгибаются,

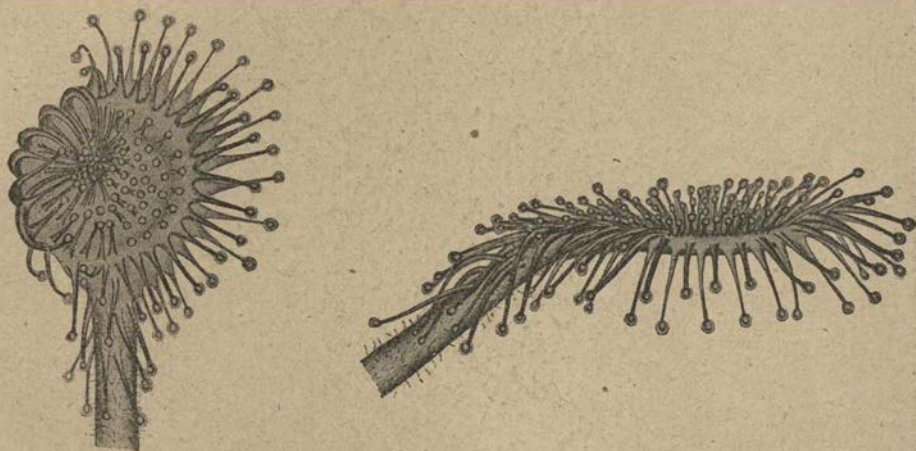


Рис. 704. Листья роснянки (*Drosera rotundifolia*); правый, не раздраженный, при виде сбоку; левый с частью щупалец, уже пригнувшихся к середине пластинки вследствие раздражения. Увеличено. (По Дарвину).

и слизь сливается в общую массу, погребая насекомое. Когда добыча поймана, те же железы начинают выделять пищеварительные ферменты, растворяющие тело насекомого, а также кислоту, предохраняющую раствор и труп насекомого от гнилостных бактерий (рис. 703 и 704). Железы *Drosera* построены, следовательно, по типу щупалец животных. У других насекомоядных растений мы находим специальные ловушки в виде урн или пузырьков, куда животные легко проникают, но откуда они не в состоянии выбраться. Простейшей формой таких ловушек являются пузырьки видов *Utricularia*. Внутренние стенки этих ловчих пузырьков покрыты железистыми волосками, выделяющими слизь, которая, по видимому, и привлекает животных. Водные виды *Utricularia*, напр., наша обыкновенная пузырчатка *Utricularia vulgaris*, ловят мелких ракообразных (рис. 705).

У видов *Sarracenia* листья превращены в урны, внутренняя поверхность которых усеяна железами и волосками, направленными к основанию листа (рис. 706). У австралийского *Cephalotus follicularis* имеются два

рода листьев: обыкновенные и листья-урны, всегда располагающиеся под обыкновенными.

Очень совершенного развития достигают урны у видов *Nepenthes*. Пластинка листа здесь редуцирована и представлена в виде крышечки, покрывающей урну; сама же урна сформирована из черешка, чрезвычайно сильно развитого. Крышечка служит защитой против избытка



Рис. 705. Пузырчатки; на переднем плане *Utricularia Grafiana*, на заднем *U. minor*. (По Кернеру).

дождевой воды, которая могла бы попасть в урну. У разных видов величина урн колеблется в довольно широких пределах; у *Nepenthes Rajah*, живущей на о-ве Борнео, урны настолько велики, что в них могут утонуть даже мелкие позвоночные животные. На дне урн имеются пищеварительные железы, число которых, напр., у *N. Rafflesiana*, по данным Гукера, достигает 3000 на квадратный дюйм (рис. 707). Очень высокого совершенства достигают ловушки у *Dionaea muscipula* (рис. 708), у которой для этой цели служат верхушки листьев, построенные по типу капкана. На верхней стороне верхушечных лопастей листа, отделенных от остальной пластинки сужением, сидят по три чувствительные щетинки, которые передают раздражение средней части листа, построенной таким

образом, что лопасти могут смыкаться. По краям лопастей сидят другие щетинки, которые при смыкании заходят друг за друга, как зубцы зубчатых колес. Захлопывание капкана происходит чрезвычайно быстро, тотчас по получении механического раздражения чувствительными щетинками. Кроме чувствительных щетинок, на верхней поверхности клапанов



Рис. 706. Листья насекомоядных растений; 1—*Sarracenia variolaris*, 2—*Darlingtonia californica*, 3—*Sarracenia laciniata*, 4—*Nepenthes villosa*, уменьшен наполовину. (По Кернеру).

имеются пищеварительные железы, выделяющие пищеварительный сок. Выделение сока происходит только в том случае, когда в капкан попадет насекомое. Деятельность пищеварительных желез вызывает новое раздражение клапанов капкана, которые смыкаются еще более плотно, раздавливая жертву и приводя ее тело в более тесное соприкосновение с пищеварительными железами. Муравьиная кислота, выделяемая этими железами, препятствует развитию гнилостных бактерий. Один и тот же лист обычно производит не более двух, трех раз ловлю и переваривание

добычи, после чего наблюдается отмирание листа. Если в кашкан попадет сравнительно крупное насекомое, то он остается сомкнутым неделями, вследствие медленности переваривания добычи.

Сходные кашканы наблюдаются у водной *Aldrovandia vesiculosa*, улавливающей мелких ракообразных.

По быстроте переваривания животной пищи на первом месте стоит португальский *Drosophyllum lusitanicum*, у которого на верхней поверхности листьев имеются два рода желез: ловчие железы на ножках и пищеварительные сидячие. Ловчие железы не производят движений, но обильно выделяют слизь, в которую и попадают насекомые. Те же железы выделяют также муравьиную кислоту, служащую антисептиком против гнилостных бактерий. Деятельность *Drosophyllum* настолько энергична, что португальские крестьяне иногда культивируют это растение для ловли мух.

Таким образом, умерщвление животного у *Drosophyllum*, *Drosera*, *Pinguicula* происходит путем заклеивания слизью трахей и отчасти истощением сил при стремлении насекомого освободиться. У *Nepenthes*, *Sarracenia*, *Cephalotus* животные тонут в жидкости, накапливающейся в урнах и представляющей, главным образом, продукт выделения желез, при чем боковые внутренние стенки урн снабжены совершенно гладким эпителием; этот эпителий, занимающий определенную зону урны, представляет скользкую поверхность, которая мешает выбраться животному, попавшему в жидкость. У *Dionaea*, *Aldrovandia*, *Utricularia* животные умерщвляются задушением, при чем выделяемая железами слизь служит вспомогательным средством.

Sarracenia не выделяет протеолитических энзим и, повидимому, поглощает продукты гниения добычи, которое возбуждается гнилостными бактериями. Тем же способом идет усвоение органического вещества у *Cephalotus*, хотя, благодаря выделению в урнах кислоты, разложение трупов происходит лишь при посредстве определенных видов бактерий. Очень слабо выделение протеолитических энзим у *Pinguicula*, *Utricularia* и *Nepenthes*; у *Drosera*, *Drosophyllum*, *Dionaea* и *Aldrovandia*, напротив, имеются настоящие пищеварительные железы, выделяющие протеолитические энзимы, а также кислоту, препятствующую развитию гнилостных бактерий.

Группа насекомоядных растений обнаруживает, следовательно, ряд приспособлений, которые, казалось бы совершенно чужды общей организации растительного организма. Ловчие аппараты и в особенности пищеварительные железы являются как бы первым шагом на пути превращения растения в животное. Эти приспособительные черты тем более удивительны, что растения, обладающие ими, далеко не потеряли своей фотосинтетической функции и довольно успешно могут развиваться без животной пищи.

Можно, конечно, высказать предположение, что первоначальным толчком к выработке этих приспособлений послужила бедность субстрата азотистыми соединениями. Но на том же субстрате рядом с насекомоядными растут другие цветковые растения, у которых нет и намека на по-

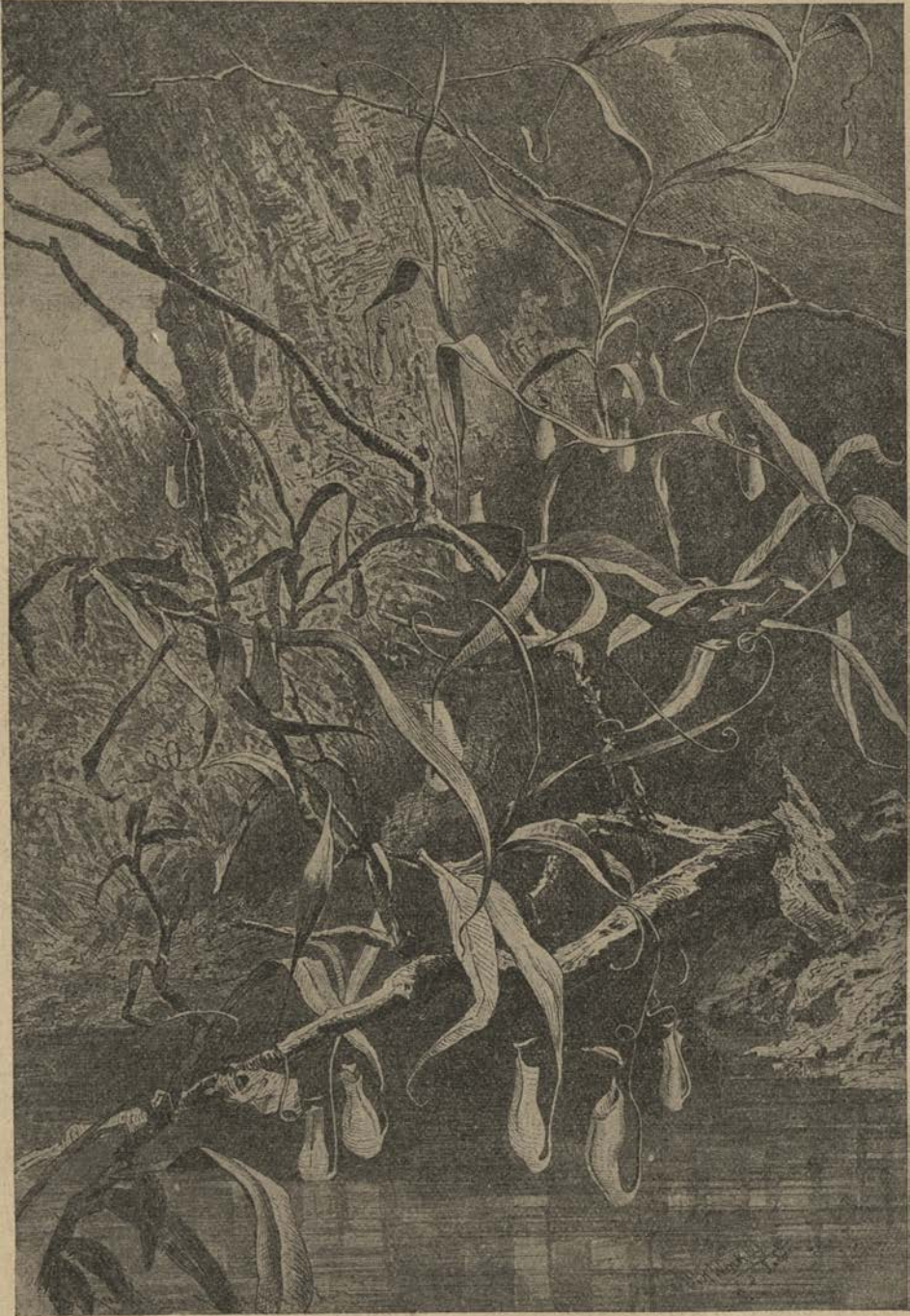


Рис. 707. *Nepenthes* на Сейшельских островах.

добные черты. Помимо бедности азотом вод и болот, где обитают насекомоядные растения, толчком к выработке ловчего и пищеварительного аппарата вероятно послужило также обилие животных, насекомых и ракообразных, трупы которых служили источником органического азота. Продукты гниения животных, повидимому, явились тем возбуждающим агентом внешней среды, на который реагировали насекомоядные растения выработкой выделительных желез и пищеварительных энзим. Начало насекомоядности было заложено сапрофитным питанием органическими веществами животного происхождения. Как мы видели выше, наиболее отсталые насекомоядные растения сами не переваривают своей добычи,

пользуясь продуктами ее гниения. Выработка пищеварительного аппарата явилась следующим шагом на пути использования животной пищи.

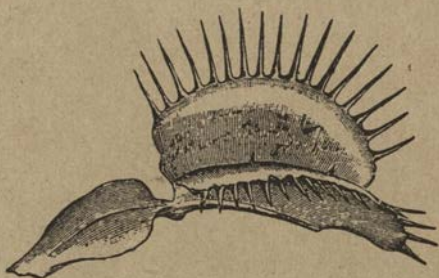


Рис. 708. Лист мухоловки (*Dionaea muscipula*). На внутренней листовой поверхности чувствительные щетинки, прикосновение к которым вызывает мгновенное захлопывание обеих половинок листа. Заштрихованная часть внутренней поверхности покрыта тесно расположенными железками. Увеличено. (По Дарвину).

Что касается ловчих аппаратов, то в общем они довольно примитивны и могли развиваться независимо от ловли насекомых. Наиболее прогрессивной чертой в них является подвижность, связанная с чувствительностью к тактильному раздражению. Но аналогичные приспособления мы находим у лазящих растений, снабженных усиками, и потому подвижность некоторых частей в ловчих аппаратах сама по себе не представляет чего-либо принципиально нового.

Во всяком случае приспособительные черты насекомоядных растений весьма ясно подчеркивают, что между растительным и животным организмами существует глубокое родство, которое обнаруживается в тех случаях, когда растение переходит к сапрофитному или паразитному питанию.

ГЛАВА LXVIII.

Географическое распространение отдельных видов растений. Ареал распространения. Акклиматизация и натурализация растений. Эндемизм. Главнейшие формации растительности. Растительность тропического пояса. Лесная формация — дождевой лес. Саванны. Мангровые болота. Растительность умеренных поясов. Субтропический пояс. Дождевой субтропический лес. Полустепные леса. Пампасы. Маквис. Холодная зона умеренных поясов. Лесная формация. Травянистая формация — луга и степи.

За исключением тех немногих мест, где температура превышает 90° С, трудно найти уголок на поверхности земного шара совершенно лишенный растительности. На суше растения образуют покров, проникая в землю на сравнительно незначительную глубину, пределом которой явля-

ется длина корней древесных пород; в морях и океанах растительность распространяется на более значительную глубину, пределы которой еще не установлены.

Плотность растительного покрова и его видовой состав определяются внешними условиями произрастания и распространения зародышей. Исследование показало, что истинных космополитов, которые были бы распространены по всему земному шару, чрезвычайно мало; подобные космополитные формы встречаются только в группе бактерий. Обычно же место обитания каждого вида ограничивается определенной географической областью, более или менее обширной, в зависимости от амплитуды его пластичности и средств распространения зародышей. Амплитуда пластичности по отношению к главнейшим факторам роста определяет абсолютные границы географического распространения вида, его возможный ареал произрастания.

Средства же распространения зародышей устанавливают границы того ареала, который достигается в действительности. Несмотря на производство огромного количества зародышей и различные приспособления для их возможно широкого рассеивания, в природных условиях лишь очень немногим растениям удается захватить всю соответствующую их требованиям географическую область и достичь абсолютных границ своего распространения. В этом отношении на первом месте следует поставить бактерии и споровые растения вообще, зародыши которых могут долго оставаться взвешенными в толще атмосферы и переноситься воздушными течениями. Из высших растений только главнейшие пищевые культурные формы достигли абсолютных границ своего географического распространения, благодаря искусственному разведению их человеком. Именно опыт с культурными растениями наглядно показал, что, напр., по отношению к теплу различные виды обнаруживают различные требования в силу своей внутренней организации, вследствие чего северную границу возделывания риса нельзя довести до границы винограда, границу винограда до границы пшеницы, а границу пшеницы до границы ячменя.

Еще в начале XIX в. господствовало убеждение, что путем постепенного приучения растения можно акклиматизировать, т. е. заставить приспособиться к новым условиям климата и почвы. В Европе была устроена серия акклиматизационных садов, где велись опыты акклиматизации. Эти опыты показали, что при искусственном разведении южные растения могут быть передвинуты на север, а северные на юг за пределы своей естественной границы распространения. Но этот переход границы возможен только при искусственных условиях разведения, облегчающих растению нормальное развитие; кроме того, сдвиг границы, иногда значительный по пространству, несколько не увеличивает выносливости растения и не изменяет его природной амплитуды пластичности. Путем отбора можно найти расы более устойчивые к холоду или избытку тепла, но собственно приучить растение, по крайней мере, в короткий срок к новым условиям, нельзя. Нужно заметить впрочем, что система-

тических и продолжительных опытов с высшими растениями не было сделано, и вообще вся работа по акклиматизации осталась за пределами точного научного исследования. Опыты, предпринятые в целях акклиматизации, показали вместе с тем, что в природных условиях очень многие растения не достигают своих абсолютных границ распространения исключительно вследствие недостаточно широкого рассеивания их зародышей. При искусственном же перенесении семян или спор такие растения отлично развиваются и вообще чувствуют себя не хуже на новом месте, чем на родине. Для этого необходимо, однако, чтобы условия роста на новом месте по климату и почве были одинаковы или почти одинаковы с условиями природного местонахождения. Подобный искусственный перенос растений на новые места носит название *натурализации*. В наших садах и в особенности в ботанических садах мы находим очень большое число натурализованных растений, собранных со всех концов земного шара. Опыт показал при этом, что многие растения, отлично развивающиеся при искусственном разведении, не переходят за границы садов и не приобщаются к местной дикой флоре. Некоторые же виды, наоборот, быстро входят в состав местной дикой флоры и приобретают в ней все права гражданства. По отношению к этим последним растениям натурализация является лишь одним из способов естественного расселения.

В природных условиях большим препятствием для естественного расселения сухопутных растений являются моря и океаны, разделяющие материки и острова, а также высокие хребты гор. Для водных растений ту же роль играют массивы суши. Понятно поэтому, что, вместе с усовершенствованием путей сообщения, человек стал играть все более и более важную роль в процессе естественного расселения растений. Так, напр., со времени открытия Америки и установления с ней правильного пароходного сообщения сотни видов американских растений переселились в Европу, а взамен Америка получила не мало европейских растений.

То же пароходное сообщение способствовало переселению европейских растений на уединенный материк Австралии, куда они не могли бы попасть никаким другим способом.

Некоторые растения, переселившись в новую страну, обнаруживают более интенсивный рост, чем на родине. Так, напр., американское водное растение *Elodea canadensis* размножилось в пресных водах Европы с необычайной быстротой и даже создало затруднения для плавания по рекам. Необычайно размножилось также американское сложноцветное *Erigeron canadensis* у нас в России в лесной полосе. Некоторые виды *Opuntia*, переселившись в Австралию, сделались там настоящим бичем для культурных полей, вследствие сильного размножения.

Отсюда понятно, что флора каждой страны в своем видовом составе изменяется с течением времени, вследствие естественного расселения растений. Так как, с другой стороны, под влиянием деятельности геологических факторов, непрерывно изменяются очертания материков, в одних местах суша опускается, а в других поднимается, то и процесс естественного расселения растений совершается постоянно.

При опускании суши возвышенные части материков образуют острова, отделенные более или менее обширными пространствами воды друг от друга и от уцелевшей части материка. В результате флора материка разбивается на участки, лишенные прямого сообщения друг с другом и начинающие развиваться самостоятельно.

При поднятии суши материка или острова, долгое время оставшиеся разединенными, соединяются перешейками; между очагами флоры, которые развивались самостоятельно, устанавливается прямое сообщение и наступающее расселение растений приводит к смешению видов и большому однообразию флоры.

В результате при исследовании флоры страны обыкновенно обнаруживается два типа растений: виды эндемические, свойственные только данной стране и нигде более не встречающиеся, и виды натурализованные, переселившиеся из соседних стран.

Страны, оставшиеся очень долгое время без всякого сообщения с другими, обыкновенно отличаются большим числом эндемических видов. Типичным примером в данном случае может служить Австралия, где из общего числа 8800 видов более 7500 видов эндемических. Эндемические виды являются обыкновенно и наиболее приспособленными к условиям страны и потому наименее подходящими к широкому расселению, вследствие узкой амплитуды своей пластичности.

Путем сравнения видового состава флоры разных стран география растений может, таким образом, восстановить до известной степени историю развития растительности на земном шаре, в связи с изменениями геологического характера материков и морей.

Геологические изменения земной коры и естественное расселение растений служат теми динамическими факторами, которые обуславливают вариации в видовом составе флоры отдельных стран, независимо от процесса видообразования. Географическое распространение отдельных видов на земной поверхности в каждый данный момент представляет, следовательно, нечто преходящее, подверженное новым перемещениям и перегруппировкам.

Эти перемещения и перегруппировки, однако, по отношению к каждому виду ограничиваются, как уже сказано, абсолютными границами распространения, определяемыми пластичностью вида. В природных условиях важнейшими факторами географического распространения видов являются тепло, вода, свет и почва или, точнее, физическое состояние и химический состав субстрата. Все эти факторы комбинируются качественно и количественно в самых разнообразных сочетаниях в разных странах земного шара, и каждой комбинации их отвечает определенный биологический тип растительности, различного видового состава, но одинаковых или сходных биологических требований.

Соответственно распределению тепла на земной поверхности, мы можем, следовательно, отличать три основных типа растительности: тропическую, умеренных поясов и арктическую, включая в последнюю также альпийскую растительность. Каждый из этих

типов состоит из большого числа видов, весьма различных по своей организации, но сходных по своим требованиям к теплу, т. е. приспособленных к той сумме и распределению тепла по сезонам года, которые характерны для тропического, умеренного и холодного климатов.

Тропические растения могут передвигаться и расселяться по различным странам, но все эти передвижения будут ограничены наперед странами с тропическим климатом. То же самое можно сказать относительно растений умеренного и холодного климатов.

В границах каждого климата географическое распространение отдельных видов будет определяться приспособлением к различным комбинациям остальных факторов роста, помимо тепла.

По отношению к сухопутным растениям при этом главную роль играют влажность почвы и воздуха и свойства почвы.

С точки зрения общей организации растения естественно распадаются на древесные и травянистые. Выше уже было отмечено, что каждая из этих групп способна образовать долговечные сообщества, которые иногда сталкиваются друг с другом и оспаривают место. Исследование показывает, что древесные растения предъявляют к климату требования, отличные от требований травянистых растений.

В общем можно сказать, что древесной растительности более благоприятен влажный приморский климат, тогда как травянистая растительность приурочена к континентальному климату. В частности успешному развитию древесных сообществ благоприятствуют: теплый и продолжительный вегетационный период, постоянно влажная подпочва, влажный воздух и отсутствие сильных ветров, особенно в зимний период. Для развития травянистой растительности наиболее благоприятны: частые хотя и слабые осадки, поддерживающие влажность верхних слоев почвы; вегетационный период может быть более короткий и менее теплый, чем это нужно для древесной растительности; сухость воздуха и ветры не препятствуют успешному развитию травянистой растительности, особенно если они совпадают с зимним периодом покоя.

По мере того, как указанные комбинации климатических условий становятся менее благоприятны для древесной растительности, травянистые сообщества берут перевес над лесными. Между лесной и травянистой растительностью нередко может возникать соревнование за место, и изменения в климатических условиях, наступающие через более или менее длинный промежуток времени, обуславливают победу лесных или травянистых ассоциаций в одном и том же районе.

В тех же местах, где слишком большая сухость почвы и воздуха или низкая температура препятствуют образованию плотного растительного покрова, исчезает граница между лесной и травянистой растительностью, и получается ландшафт, характерный для пустыни. Здесь мы встречаем немногочисленные виды травянистых и деревянистых растений, специально приспособившихся к этой наименее благоприятной комбинации климатических факторов.

Совокупность сообществ, образующих растительный покров, отвечающий трем главнейшим указанным комбинациям климатических факторов, называется *формацией*. Таким образом, мы будем различать три главнейшие формации: лесную, травянистую и пустынную. Нужно заметить, однако, что термин *формация* еще не вполне установился, и разные ученые придают ему более узкое или более широкое толкование.

Само собою разумеется, что в природных условиях наблюдается совершенно постепенный переход между названными климатическими формациями; особенно характерны переходные формы, известные под названием полупустыни, которые являются промежуточными между пустынями и плотным покровом лесов и травянистых сообществ.

В границах климатических формаций различия в видовом составе растительного покрова обуславливаются химическими и физическими свойствами субстрата. Здесь мы встречаемся с описанными выше растительными сообществами, занимающими сравнительно ограниченные пространства.

Однородность субстрата и наличность социальных связей между разными видами, живущими в ближайшем соседстве друг с другом, в достаточной мере характеризуют сообщество. Различные по видовому составу, но однородные по биологическому типу, сообщества соединяются в классы или группы сообществ. Так, напр., водные сообщества, обитающие соленые озера данной страны, можно соединить в один класс. Точно также в один класс могут быть соединены сообщества, обитающие сыпучие пески или болота и т. п.

Так как в каждом отдельном случае растительность развивается под совокупным влиянием климатических факторов и свойств субстрата, то нередко бывает трудно провести границу между влияниями климата и влияниями субстрата (*элафическими*). Поэтому между классами сообществ, свойственных определенному субстрату, и климатическими формациями существует постепенный переход. Так, напр., лесная формация данной страны, отвечающая лесному климату, может в то же время представить однородный класс лесных сообществ, свойственных определенному уровню грунтовых вод, т. е. чисто элафическому фактору этой страны.

Совокупность всех видов растений, живущих в данной стране, составляет ее *растительность* или *флору*.

Как уже было указано выше, на видовой состав флоры влияют, с одной стороны, геологические факторы, определяющие историю страны, а, с другой, климатические и элафические факторы. В соответствии с этим земная поверхность может быть разделена на ряд областей и районов по их геологической истории, и для каждой области можно затем дать описание видového состава растительности с указанием эндемических видов, а также видов, переселившихся из тех или других соседних стран. Описание географического распространения видов, составленное по этому плану, чрезвычайно интересно, так как оно восстанавливает историю флоры

отдельных стран, а также, до известной степени, и ход видообразования в отдельных группах растений. Подобное описание может, напр., дать указание о видах более древних в пределах данного рода, а также о видах, возникших в более поздние эпохи. Поэтому оно является одной из важнейших задач географии растений.

Другой задачей служит описание распространения видов в данную эпоху истории земли в зависимости от климатических и элафических факторов. Такое описание более отвечает задачам общей географии и биологической характеристике растительного покрова. В дальнейшем мы будем придерживаться этого последнего принципа для краткого описания растительного покрова в разных поясах и областях земного шара.

В виду громадного биологического различия воды и суши, как среды для развития растений, мы рассмотрим в нашем обзоре отдельно растительность сухопутную и водную. По богатству форм и разнообразию организации сухопутная растительность настолько превосходит водную, что сухопутный образ жизни можно считать наиболее отвечающим растительному организму. Наивысшей энергии растительная жизнь достигает без сомнения в тропическом поясе, где мы находим наибольшее число видов вообще и видов древесных растений в частности. Затем, по мере движения к полюсам, число видов уменьшается и достигает минимума в полярных странах.

В климате тропического пояса характерно сочетание наивысших степеней тепла, влажности и яркости света, вследствие чего здесь наиболее достигается оптимальная комбинация всех главнейших физиологических факторов роста.

В сухопутной флоре тропиков низшие споровые растения почти не играют никакой роли; за то папоротники здесь достигают наивысшего развития и наибольшего богатства форм. Семейства *Gleicheniaceae*, *Schizaeaceae* и *Marattiaceae* являются исключительно тропическими. Древоподобные формы из *Cyatheaceae* также в большинстве суть обитатели тропиков. Из плауновых особенно распространены виды *Selaginella*, которые нередко образуют покров почвы в лесах. Хвоицы не обнаруживают особенного богатства форм и вообще не играют видной роли. Очень слабо представлены также голосемянные, хвойные совершенно отсутствуют и вообще если встречаются в тропических широтах, то только в горах, т. е. за пределами тропического климата. Тропикам свойственны только некоторые формы саговников и хвойников (виды *Gnetum*). Из однодольных видное участие в ландшафте принимают пальмы, из которых многие виды культивируются в изобилии (напр., кокосовая пальма), а также древовидные злаки, известные под сборным названием бамбуков (особенно виды *Bambusa* и *Dendrocalamus*). Кроме того, для тропиков характерны виды *Pandanus*, аройниковые (*Araceae*), эпифитные орхидные и бромелиевые.

По богатству форм и значению в ландшафте первое место, без сомнения, принадлежит двудольным, которые представлены целым рядом исключительно тропических семейств (*Piperaceae*, *Clusiaceae*, *Dilleniaceae*,

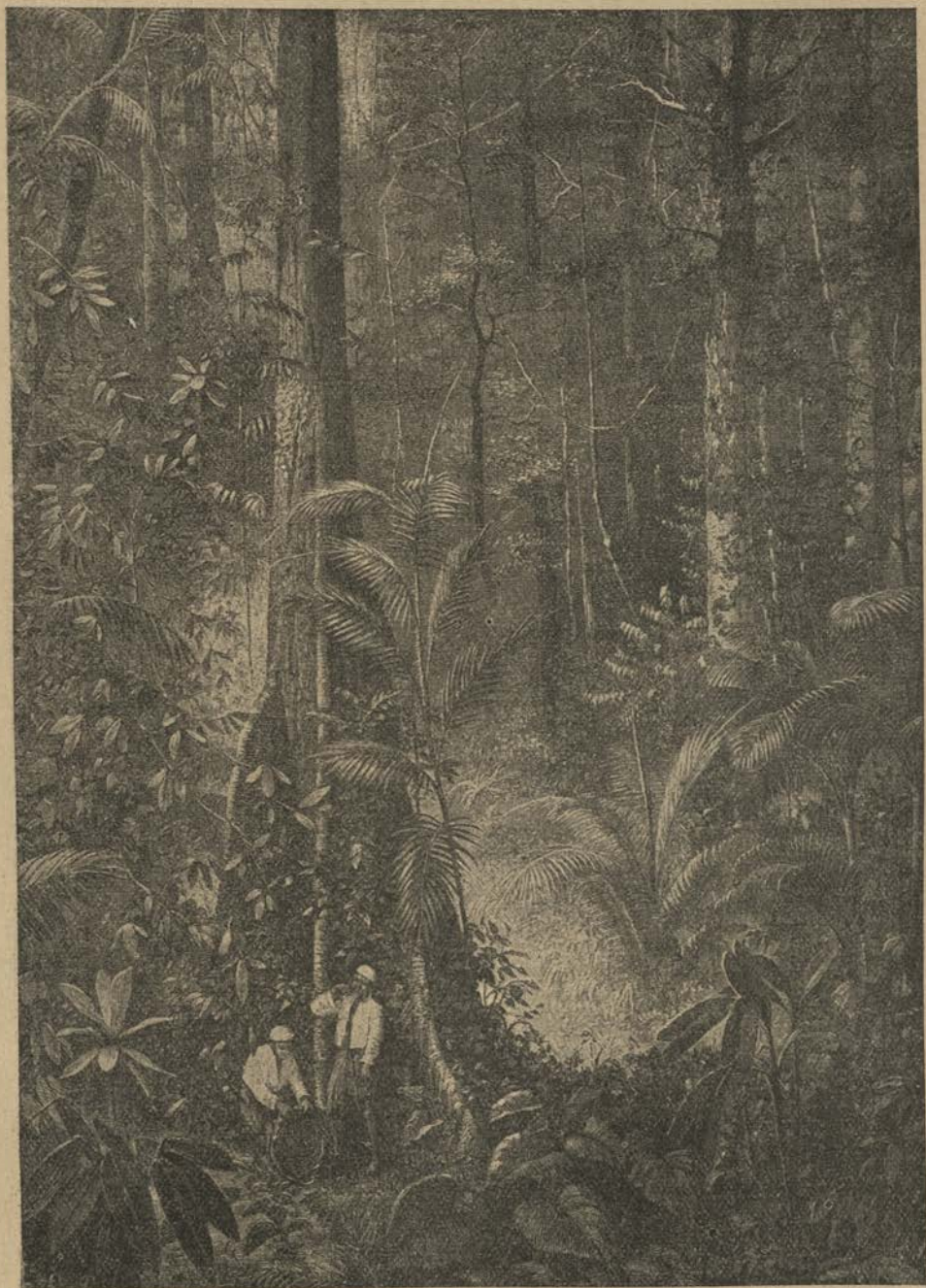


Рис. 709. Уголок тропического леса на острове Цейлоне.

Dipterocarpaceae, Bixaceae, Bombacaceae, Simaruraceae, Burseraceae, Malpighiaceae, Passifloraceae и др.).

Чрезвычайно пышного развития в тропиках достигают бобовые, крапивные, а в сухих областях Америки кактусы.

Наиболее характерной для тропиков является лесная формация и именно первобытный тропический дождевой лес, представляющий собой сомкнутый лесной полог не ниже 15 саж., который развивается в тех тропических областях, где количество осадков не бывает менее 1 метра в год, где влажность воздуха не спускается ниже 70%, а температура колеблется в пределах 25—30° С, при чем выпадение осадков распределено более или мене равномерно и потому нет резкого различия между влажным и сухим сезонами года. Подобные условия наблюдаются на Новой Гвинее и соседних с ней островах Полинезии, на островах Зондского архипелага, южной части Малакки, на Маскаренских о-вах, в восточной части Мадагаскара, африканской области великих озер, Занзибаре, в приморской полосе Бразилии южнее 15° южн. шир., в северной части Амазонской области, Гвинее и на восточном берегу центральной Америки. В этих же областях сосредоточены тропические дождевые леса, при чем количество осадков в некоторых местах, напр., в Бейтенборге на о-ве Яве доходит до 5 метр. в год.

Дождевой лес характеризуется чрезвычайной густотой древесной растительности, обилием лиан и эпифитов; он остается вечнозеленым, хотя отдельные породы сбрасывают свои листья, но это сбрасывание не распространяется на более или менее значительные массивы леса, а ограничивается отдельными деревьями. Обилие видов, сосредоточенных на узком пространстве, придает лесу большую пестроту. Главная масса древесной растительности имеет широкие листья типичной гигрофильной структуры; цветение растений мало бросается в глаза, так как у многих пород цветы развиваются на стволах и толстых ветвях. Вследствие благоприятных условий для фотосинтеза, в лесу преобладает масса древесины в виде стволов и ветвей, тогда как листва отступает на второй план (рис. 709, 710 и 711).

Видовой состав леса в различных указанных выше странах различен, но биологический тип гигрофильной растительности повсюду сохраняется. Наибольшей мощности развития дождевой лес достигает на о-ве Яве и в Бразилии. По мере уменьшения количества дождевых осадков и сосредоточения дождей в определенные один или два периода в году, разделенные периодами засухи, дождевой лес переходит в лес с периодически опадающей листвой. Этот тип леса, напр., хорошо выражен на о-ве Яве, в восточной его части. По пестроте и сложности своего видового состава он сходен с дождевым лесом, но его полог ниже, и в нем можно встретить массивы почти чистых насаждений одной породы (напр., *Tectona grandis* в восточной Яве).

У древесных пород с опадающими листьями, составляющими главный массив в пологе, мы находим все более и более ясно выраженный ксерофитный характер по мере того, как количество дождевых осадков уменьшается.

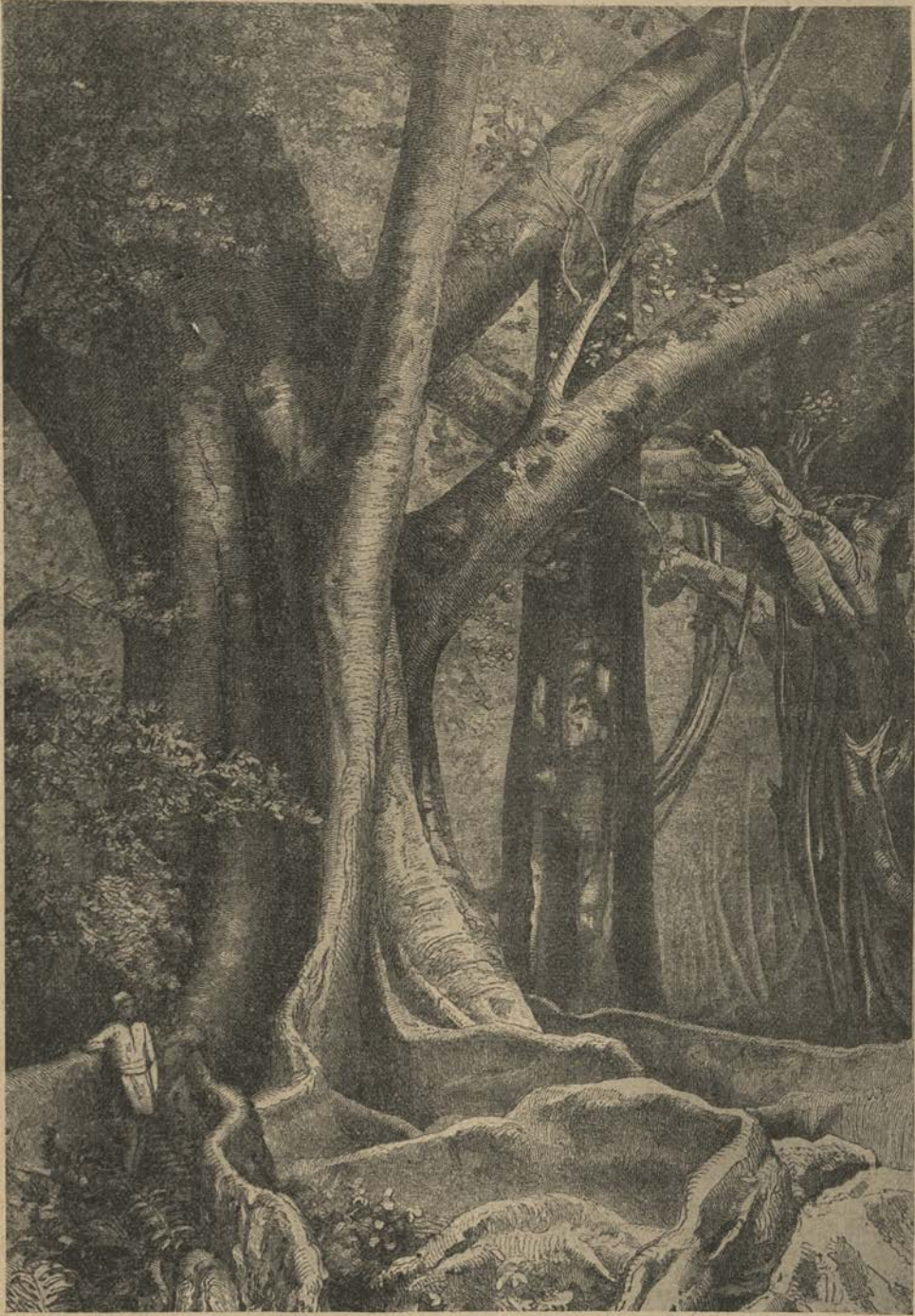


Рис. 710. *Ficus elastica* и *F. indica*, характерные деревья тропического леса.

В общем по оценке *Шимпера* дождевой лес безусловно господствует при количестве осадков в 180 сант.

При осадках в 90—180 сант. лесная растительность принимает ксерофитный характер и начинает уступать место травянистой формации; при осадках ниже 90 сант. господствует ксерофитная низкорослая древесная растительность, именно колючий лес и колючие кустарниковые заросли, которые при дальнейшем уменьшении осадков переходят в пустынную формацию. Характерной особенностью тропических областей с хорошо выраженным сухим периодом года является соединение древесной и тра-



Рис. 711. Фиговое дерево в ботаническом саду Калькутты. Ветви дают воздушные корни, укрепляющиеся в земле и разрастающиеся.

вянистой растительности в форме саванн. В типичных саваннах Африки и Южной Америки преобладает травянистая растительность, среди которой разбросаны отдельные деревья и небольшие заросли кустарников. При увеличении влаги деревья становятся чаще, получается степной, еще довольно редкий лес, который постепенно переходит в сомкнутый лес с опадающей листвой. При уменьшении влаги саванна переходит в степь с редкими карликовыми деревьями и кустарниками. Чаще всего в саваннах встречаются карликовые деревья, и ландшафт приобретает характер сада или парка; в саваннах Африки, однако, встречаются колоссальные деревья, например, знаменитый баобаб (*Adansonia gigantea*), который растет только в саваннах.

Пустынная формация занимает в тропиках лишь очень незначительные пространства и сравнительно мало исследована.



Рис. 712. Мангровое болото с зарослями *Rhizophora Mangle*.

Из сообществ, приуроченных к определенному субстрату и слагающихся под влиянием эдафических факторов, характерны для тропиков мангровые болота, которые встречаются по берегам морей и океанов на очень отлогих местах и в лагунах.

Растительность этих болот исключительно или почти исключительно древесная с оригинальными приспособлениями для укрепления деревьев в илистом грунте и для размножения. У мангровых деревьев мы находим корни-подпорки, дыхательные корни и очень оригинальную форму прорастания семян в плодах, еще не отделившихся от материнского растения; полученные таким образом проростки падают на илистый грунт и быстро укореняются.



Рис. 713. *Avicennia tomentosa* и ее проростки на мангровом болоте.

Типичными обитателями мангровых болот являются деревья, главным образом, из сем. *Rhizophoraceae* (рис. 712 и 713).

На отлогих песчаных берегах часто встречаются виды *Pandanus*, также снабженные корнями-подпорками.

В климате умеренных и холодных поясов особенно характерна смена теплого и холодного сезонов года, вследствие чего физиологическая деятельность растений приурочивается к теплему периоду. Продолжительность теплого сезона, сезона вегетации растений, уменьшается по мере движения к полюсам; в том же направлении уменьшается и температура. Что касается средней температуры наиболее жаркого месяца, то в некоторых областях сев. умеренного пояса (Месопотамия, Аравия, Пенджаб, сев. Африка, Аризона, южн. Калифорния) она достигает 35° С. Таким образом, по количеству тепла и степени нагревания некоторые области умеренных поясов во время деятельной вегетации растений не

уступают тропикам. Но неравномерность распределения тепла по сезонам года создает необходимость специального приспособления для периодического прекращения вегетативной деятельности, что и накладывает определенный отпечаток на ландшафты умеренных поясов в холодный период года. Выше уже было указано, что большинству растений свойственна известная периодичность даже в процессе вегетативного роста, в развитии побегов и листьев. Эта периодичность, повидимому, не зависит от внешних условий, и там, где вегетация не задерживается недостатком тепла или влаги, мы находим все стадии роста одновременно. В тропическом дождевом лесу, например, периодическое сбрасывание листьев не приурочено к определенному сезону года; отдельные породы и даже отдельные деревья одной и той же породы сбрасывают листья в любое время, исключительно под влиянием внутренних факторов развития. Но уже в тропических областях со сменой влажного и сухого сезонов в году, процесс сбрасывания листьев приурочивается к сухому сезону. В умеренных же и холодных поясах этот процесс приурочивается к холодному периоду года.

Таким образом, общее приспособление растительности к климату умеренных и холодных поясов сводится к определенному перемещению периодических явлений роста и развития во времени и согласованию периодичности развития с периодической сменой времен года.

Переход от тропической растительности к растительности умеренных поясов совершается постепенно и потому является возможность наметить ряд промежуточных подтропических областей, где климатические условия и растительный покров носят смешанные черты.

Области эти сосредотачиваются, главным образом, близ морей и океанов, которые умеряют температурное различие между холодным и теплым сезонами года. Вообще в умеренных поясах климатические условия на суше меняются в очень значительной степени в зависимости от большей или меньшей близости к морю, вследствие чего является возможность различать морской и континентальный климаты. Температурное различие между холодным и теплым временами года усиливается по мере удаления от моря, вследствие чего растения континентального климата вынуждены приспособиться к резким температурным колебаниям. Количество осадков и влажность воздуха уменьшаются в том же направлении, и растения континентальных стран необходимо должны вырабатывать ксерофитную структуру. Наконец, на климат прибрежных стран в умеренных поясах большое влияние оказывают холодные и теплые морские течения.

В видовом составе сухопутной флоры умеренных поясов водоросли не играют заметной роли и по числу форм уступают водорослям тропиков; но зато они приобретают большое значение в симбиозе с грибами в форме лишайников, которые нередко придают определенный оттенок ландшафту. Грибы и особенно высшие (сумчатые и базидиомицеты), быть может, уступают тропическим по богатству форм, но вместе с тем они имеют большее значение в покрове почвы лесных сообществ.

Очень заметную роль во флоре играют также мхи и особенно листовенные мхи, которые приурочены к влажным холодным областям с морским климатом, например, Новой Зеландии, Атлантическому побережью Европы, северному Тихоокеанскому побережью Америки, Огненной Земле и пр.



Рис. 714. Древоподобные папоротники в Тасмании.

Папоротники, будучи требовательными к влажности воздуха почти в той же мере как и мхи, в то же время предпочитают более теплые страны; по количеству форм папоротники умеренных поясов уступают тропическим. Древоподобные формы вообще встречаются сравнительно редко и,

главным образом, в южном полушарии; они характерны, например, для некоторых умеренных областей южной Африки, Тасмании (рис. 714) и Новой Зеландии. Новая Зеландия, между прочим, по обилию папоротников в растительном покрове занимает первое место на земле.

Плауны и хвощи не играют заметной роли во флоре умеренных поясов.

Голосемянные принимают очень видное участие в лесной формации умеренных стран, и эта роль принадлежит почти исключительно хвойным, нередко образующим большие массивы чистых насаждений. В сев. полу-



Рис. 715. Араукарии лесов Параны (Южная Америка).

шарии преобладающее положение принадлежит видам *Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Oxodiodum*, *Sequoia*, *Cryptomeria* и др. в южном полушарии наибольшее значение имеют виды *Araucaria*, *Agathis*, *Podocarpus*, *Dacrydium* и др. (рис. 715 и 716).

Весьма большую роль играют в растительном покрове умеренных поясов также однодольные, особенно злаки, осоковые и ситниковые, дающие господствующие формы в сообществах. Очень распространены также лилейные, *Amaryllidaceae* и *Iridaceae*. Из крупных однодольных, свойственных умеренным поясам, можно указать *Aloë*, *Yucca*, *Dasylirion*, *Agave*, *Xanthorrhoea*, *Cordyline*, *Dracaena Draco* драконово дерево Канарских о-во (рис. 717, 718, 719, 720 и 721). Пальмы очень слабо представлены в умеренных странах; наиболее распространена культурная финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*). Бамбуки встречаются только в китайско-

японской области. Сравнительно слабо представлены также орхидные и бромелиевые. Двудольные в умеренных поясах играют главную роль



Рис. 716. Пинии (*Pinus Pinea*) в окрестностях Неаполя.

в растительном покрове, но общее число видов древесных пород здесь значительно меньше, чем в тропиках. По видовому составу леса имеют менее пестрый характер, очень нередко чистые насаждения одной породы,

иногда покрывающие большие пространства. В образовании лесов видное участие принимают наряду с хвойными виды дуба (*Quercus*) и бука (*Fagus*), березы (*Betula*), ольхи (*Alnus*), тополя (*Populus*), ивы (*Salix*), граба (*Carpinus*) и др. древесные представители группы сережчатых (*Amentaceae*). Крапивоцветные представлены как деревьями (*Ulmus*, *Celtis*, *Morus*), так и травянистыми формами (*Urtica*, *Parietaria*, *Humulus* и др.).

Из *Centrospermae* очень распространены и богаты формами *Chenopodiaceae* и *Caryophyllaceae*.

Умеренным поясам принадлежат: *Ranunculaceae*, *Cruciferae*, *Papaveraceae*, *Cistaceae*, *Umbelliferae*, *Rosaceae*, *Gentianaceae* и др.

Из бобовых во флоре умеренных стран большую роль играют мотыльковые (*Papilionaceae*); сложноцветные очень обильно представлены формами и обыкновенно входят в состав травянистых сообществ. Очень распространены в умеренных поясах представители *Ericaceae*, *Frangulineae*. Виды *Acer*, *Tilia*, *Fraxinus* входят в состав лесов в качестве крупных лесных деревьев.

В общем можно сказать, что лишь немногие отделы двудольных более или менее равномерно распределены между тропическими и умеренными странами. Обычно,

если отдел богат представлен в тропиках, то его представители очень немногочисленны в умеренных странах и наоборот.

Наконец, наряду с указанными выше чисто тропическими семействами, мы встречаем серию семейств, принадлежащих исключительно умеренным странам, как результат специфического приспособления к условиям нагревания.

В истории развития растительности тропический пояс, без сомнения, играл роль объединительного пояса при естественном расселении растений, вследствие чего флора умеренного пояса северного полушария значительно отличается по видовому составу от флоры умеренного пояса южного полушария.



Рис. 717. *Yucca filefera*.

Как уже замечено выше, тропический пояс по климатическим условиям не представляет резко очерченных границ; области умеренных поясов, прилегающие к тропикам, сравнительно мало отличаются от тропических при обилии осадков; при малом же количестве осадков они носят уже характерные черты умеренных стран. В результате страны, пограничные с тропиками, представляют довольно пестрый характер. По мере



Рис. 718. *Dasyliirion longifolium*.

удаления от тропического пояса и усиления зимнего охлаждения, большое значение приобретает для растительности, на какой период года сосредоточивается выпадение главной массы осадков, на летний, или на зимний. Соответственно распределению осадков, можно различать области: равномерно-влажные, влажные в летний и влажные в зимний период года.

В субтропических областях с обильными и равномерными осадками (до 120 сант. в год) мы находим тип дождевого субтропического леса, отличающийся от тропического лишь меньшим обилием форм, но включающий уже хвойные породы. Подобный тип леса встречается в сев. Мексике, южн. части Флориды, южн. части Бразилии, в Квинслэнде и на севере Нов. Южн. Уэльса. Этот лес переходит в дождевой лес умеренных поясов, в ко-

тором все еще преобладают вечнозеленые деревья, хотя отдельные виды образуют уже значительные массивы (например, виды *Quercus*, *Fagus*). Такой характер носят леса Новой Зеландии, южн. Японии, южн. Чили (*Valdinia*).

Эти леса в общем не занимают обширных пространств, так как большая часть субтропических областей (до 30° сев. и южн. шир.) занята пустынями. Дождевые леса, выходящие за пределы тропиков, по существу, однако, представляют одно целое с тропическими дождевыми лесами.

В теплых областях умеренного климата с хорошо выраженным сухим зимним периодом встречаются лесные заросли колючих древесных пород, образующих рыхлый полог с обильно поросшей травой почвой. Это по-

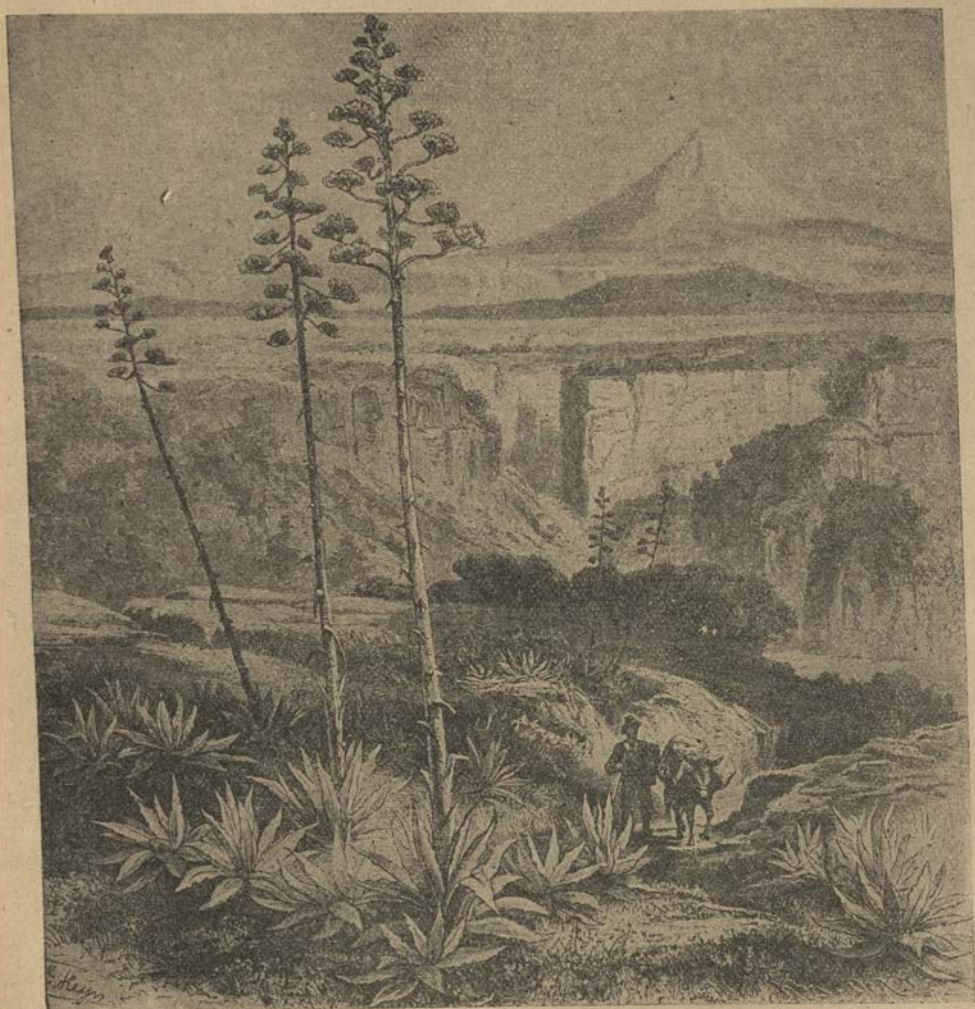


Рис. 719. *Agave americana*.

луstepные леса, характерные для Аргентины, Австралии и Тасмании.

Леса этого типа переходят в типичные травянистые формации. В Австралии главными породами полустепных лесов являются виды *Eucalyptus*, под слабой тенью которых развивается обильная кустарная и травянистая растительность (рис. 722 и 723).

Травянистая формация теплой части умеренных поясов по своему облику иногда напоминает тропические саванны с отдельно стоящими небольшими деревьями или кустарниками; иногда же она представлена типичными степными сообществами, без древесной растительности.



Рис. 720. Xanthorrhoea в Австралии.

В северном умеренном поясе эта формация сравнительно слабо представлена, именно в Мексике и Техасе, где для нее характерны *Prosopis juliflora*, растущая то в виде дерева, то в виде кустарника, и кактус *Cereus giganteus* (рис. 724).

В южном полушарии, напротив, мы находим обширные пространства, занятые этой формацией. Таковы саванны сев. Наталя, пампасы южной

Америки, саванны и степи Нового Южн. Уэльса и Виктории в Австралии (рис. 725).

В общем теплые подтропические области умеренных поясов с равномерным распределением осадков в течение года, а также с осадками, сосредоточенными в летний период, по биологическому характеру растительности напоминают тропики.

Совершенно иная картина наблюдается в областях, где наибольшее число осадков совпадает с зимним периодом, и где летом господствует засуха. Эти весьма оригинальные в климатическом отношении области являются родиной вечнозеленых ксерофитных древесных пород с типичной кожистой листвой. Таковы прибрежные страны Средиземного моря, юго-западной Африки, южной Австралии, среднего Чили, большей части прибрежной полосы Калифорнии. Несмотря на значительные различия в видовом составе флоры этих областей, биологический характер растительности везде остается одинаковым. Растительный покров состоит из кустарников и низких деревьев, образующих сплошные заросли; из травянистых растений преобладающее значение приобретают луковичные и клубненосные растения.



Рис. 721. Драсаена Драсо из Оротовы на Тенерифе.

Побережье Средиземного моря дает ряд особенно типичных картин подобной растительности, которая спускается прямо к морю и носит специфическое название маквиса. В состав маквиса входят частью хвойные (*Pinus maritima*, *P. halepensis*), частью лиственные породы (*Quercus Ilex*, *Q. Suber* и др. виды *Quercus*) с кожистыми листьями и вечнозеленые кустарники, нередко колючие. Видовой состав маквиса очень разнообразен в зависимости от состава и свойств почвы; иногда это густой

низкорослый лес, иногда же только кустарниковая заросль. У нас в России маквис представлен на южном берегу Крыма.

Теплая зона умеренных поясов представляет сравнительно узкую полосу, прилегающую к тропикам и обнаруживающую те или иные черты сходства в растительном покрове, главным образом вследствие сравнительно высокой температуры во время зимнего сезона. Большая часть пространства умеренных поясов принадлежит холодной зоне с ясно выраженным зимним сезоном, который в то же время является периодом покоя для растительности. Здесь мы опять встречаемся с типичной лесной формацией, составленной из хвойных, лиственных и смешанных хвойно-лиственных лесов; но формация эта биологически однотипна. Ей противопоставит травянистая формация, которая здесь представлена луговыми и степными сообществами.

Господство той или иной формации обуславливается климатическими условиями и, главным образом, осадками. Лесная формация приурочена к областям с более обильными осадками и безветренным зимним сезонам, способствующими более влажному состоянию атмосферы. Травянистая формация довольствуется меньшим количеством осадков и заселяет места с сухими и ветренными зимами. В северном полушарии обширная область северных лесов захватывает значительную часть североамериканского континента; затем она переходит на Азиатский материк, тянется через всю Сибирь, переходит Урал, захватывает значительную часть Русской равнины и северную полосу западной Европы. Благодаря деятельности человека, естественные соотношения сообществ здесь уже давно нарушены, и первобытный характер лесная растительность сохранила лишь в Америке, Сибири и на севере Европейской России.

В Америке лесная область окаймлена с севера полосой приполярных хвойных лесов, тянущихся от южной части Лабрадора до Аляски. Господствующими породами являются *Picea alba* и *P. nigra*, к которым в долинах присоединяются лиственные породы (береза, тополи, ивы). Эти леса не распространяются на юг в виде сплошного массива, но в форме отдельных полос, перемешанных с пустынями и травянистыми формациями. Одна из этих полос образует леса тихоокеанского побережья от 60° до 43° сев. шир. Здесь, на широте 51° с. ш. лес достигает необычайной мощности развития; верхний полог образуют *Pseudotsuga Douglasii*, *Picea sitchensis*, *Thuja gigantea*, *Tsuga Mertensiana* и др., при чем нередко деревья до 90 метр. в высоту. Между 42°—43° с. ш. начинаются знаменитые леса Сиерра-Невада, распространяющиеся до 35° с. ш. с господствующей *Pinus Lambertiana* и гигантскими деревьями *Sequoia gigantea*. Другой крупный массив, захватывающий по ширине до 20 градусов долготы, образует леса атлантической части материка; в северной части их и на побережье господствуют хвойные породы, а в южной материковой части лиственные породы.

В общем по числу древесных пород и мощности развития леса Сев. Америка занимает в умеренном поясе первое место.



Рис. 722. *Eucalyptus globulus*.

Сильного развития лесная формация достигает в Сибири, где преобладают хвойные леса довольно однообразного состава (рис. 726). Главными породами являются обыкновенная сосна (*Pinus silvestris*), сибирский кедр (*Pinus Cembra*), ель (*Picea obovata*), лиственница (*Larix sibirica*) и сибирская пихта (*Abies sibirica*); к ним примешиваются: береза, серая ольха, ивы, черемуха, рябина. Эта, так наз., сибирская тайга переходит Урал и, не меняя состава, захватывает часть северо-восточного угла Евр. России. Здесь она сливается с лесным массивом Русской равнины, также составленным в своей северной части из хвойных лесов, сосновых и еловых. В южной части этого массива, покрывающего среднюю Россию, к сосне и ели примешивается целый ряд лиственных пород, из которых формируются хвойно-лиственные леса, а также чисто лиственные. Весьма замечательно, что целый ряд наших лиственных пород, как дуб, клен, липа, ясень, не переходят Урала.

Лесная формация в Западной Европе, за исключением гор, не сохранила своих первобытных черт; но без сомнения, она отличалась по видовому составу от формации Русской равнины, на что, между прочим, указывает отсутствие у нас бука, столь распространенного на западе (рис. 727 и 728).

Сибирский лесной массив, подобно американскому, дает в южном направлении полосы лесов, по составу более богатых и более разнообразных. Таковы, например, леса Уссурийского края, южной части Сахалина и о-ва Ниппона. На полуострове Камчатке мы встречаемся с насаждениями очень рыхлыми, паркового характера. В южном полушарии лесная формация представлена лиственными лесами Патагонии и Огненной Земли, еще очень мало исследованными.

Что касается травянистой формации, то, как уже сказано, она в холодной зоне умеренных поясов представлена лугами и степями. Естественные луга представляют сравнительно редкое явление; чаще всего луга возникают искусственно после уничтожения леса человеком. Обширная область естественных лугов наблюдается на Камчатке, по Амуру и на Сахалине.

Луговая растительность, будучи пестрой по видовому составу, приурочена к относительно влажной почве и биологически является мезофитной.

Степная растительность, напротив, носит явный ксерофитный характер и биологически весьма однородна в разных местах. Типичные степи первобытного характера наблюдаются в Сев. Америке (Дакота, Небраска, Канзас и Техас), где они составляют значительную часть прерий, а также у нас в южной части Черноземной полосы и в Поволжье. Ксерофитные злаки обыкновенно являются господствующими в степных сообществах. В западной Европе степь представлена в Венгерской равнине. Обширные пространства занимают степи также в Сибири, именно в западной ее части (рис. 729, 730 и 731).



Рис. 723. Эвкалиптовый лес Австралии.

ГЛАВА LXIX.

Пустынная формация и ее географическое распространение. Растительность пустынь. Галофитная растительность. Верешатники. Болотная формация. Арктический пояс и его растительность. Тундра. Растительность гор. Пояса растительности в горах. Альпийская растительность. Растительность водная. Морская флора. Пресноводная флора. Растительность горячих источников. Растительность снега и льда.

Очень сухой воздух и крайняя сухость почвы, вследствие малого количества осадков, являются общими климатическими условиями для развития пустынной формации. Формация эта не играет никакой роли в тропическом поясе, так как пустыни почти не заходят в этот пояс; напротив, в ландшафте умеренных поясов пустыня имеет очень важное значение.

Общее количество дождей в пустынях никогда не превышает 30 сант. в год и большей частью бывает значительно ниже. Понятно поэтому, что растительность пустынь должна быть приспособлена к крайней экономии в расходовании воды. Исключительность условий в данном случае требует исключительной приспособленности, и потому понятно, что в растительном покрове пустынь принимают участие лишь немногие виды.

В северном полушарии огромная пустынная область тянется полосой через сев. Африку, Аравию, южн. Персию и Белуджистан до Индии. Количество осадков здесь не достигает 20 сант. в год; зимний сезон остается теплым, с очень слабыми заморозками на севере, летние температуры являются самыми высокими на земле и совпадают с периодом засухи (t° июля 36° C).

Скалистые, террасовидные плоскогория, перерезанные песчаными, покрытыми дюнами подвижных песков долинами, составляют основную черту в топографии Сахары. Растительность не образует сплошного покрова; она представлена рассеянными единичными экземплярами очень мелких кустарников и трав, почти неуловимых при мимолетном обзоре и носящих все типичные черты ксерофитов.

Резкий контраст с этой типичной картиной пустыни составляют оазисы, где к поверхности подходят грунтовые воды. Здесь мы находим обильную древесную и травянистую растительность, скученную на небольшом пространстве и как бы резкой линией отграниченную от остальной пустыни. Помимо редких растений, отыскивающих скудные запасы грунтовой воды, мы находим в пустыне также флору эфемерных однолетников, появляющихся в период весенних дождей и вместе с ним совершенно исчезающих. Замечательно, что эти растения вовсе не носят ксерофитного характера, и все приспособление их к условиям существования в пустыне сводится к укорочению периода вегетации. К однолетникам присоединяется группа многолетников, которые большую часть года ведут подземный образ жизни и дают надземные побеги в период дождей.

Следующая обширная область пустынь занимает внутреннюю часть материка Азии от Каспийского моря до восточного Китая. Ее западная

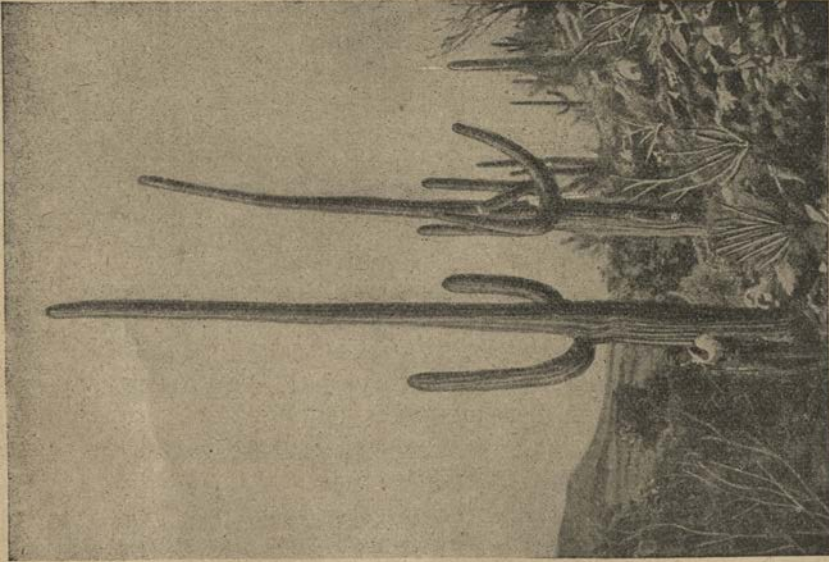


Рис. 724. Гигантский кактус (*Saguaro giganteus*).

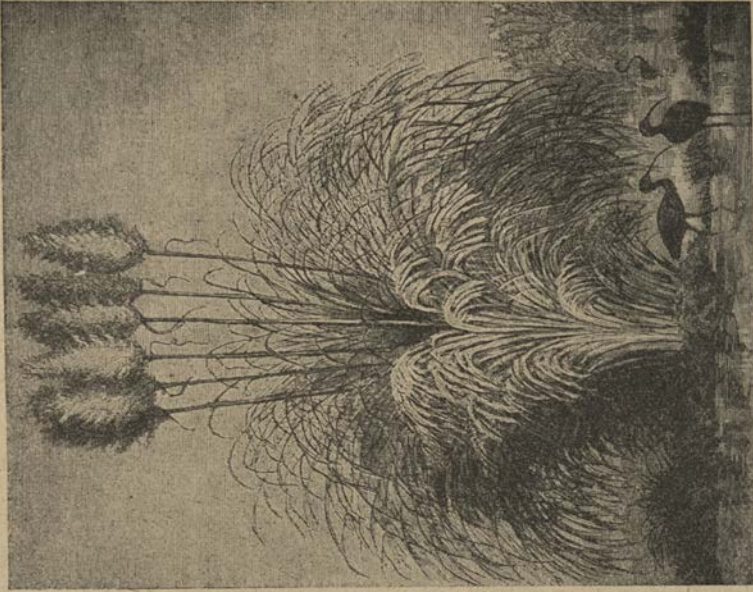


Рис. 725. *Cylindropuntia argentea*. Характерный знак для пампасов Южн. Америки.

часть, тянущаяся от Каспийского моря до гор Тянь-Шаня, представляет песчаную равнину; восточная же часть, составляющая пустыню Гоби, является плоскогорьем. Климат здесь отличается необычайно резкими температурными переходами между зимой и летом, днем и ночью.

Растительность этой области носит довольно разнообразный характер и в некоторых местах наблюдается даже сплошной покров из *Lasiagrostis splendens*, злака, достигающего до 2¹/₂ метр. высоты.



Рис. 726. Сосновый бор в Иркутской губ.

Для Закаспийской пустыни очень характерным растением является саксаул (*Haloxylon Ammodendron*), дерево до 6 метр. высоты (рис. 732); характерны также виды *Calligonum*, *Tamarix*, *Reamuria*. Из травянистых растений очень распространены виды полыни (*Artemisia*), ревеня (*Rheum*), лука (*Allium*) и тюльпаны (*Tulipa*).

Закаспийская пустыня сливается у устья Волги с южнорусскими степями, и флора пустыни переходит в степную через посредство так называемых полынных степей, для которых характерны в качестве господствующих растений некоторые виды полыни.

Западное побережье южной Африки, от 18 до 30° южн. ш. носит также ясно выраженный характер пустыни. Материковая часть, заключенная в тех же широтах, в среднем имеет менее 30 сант. осадков в год и потому может быть причислена к пустыням. На побережье пустыня



Рис. 727. Дуб (Quercus).

состоит из скал, погребенных целиком или отчасти в песке; к востоку каменные плоскогорья (рис. 733).

Растительность очень скудная, состоит из отдельных растений, более тесно группирующихся по местам, где к поверхности подходят грунтовые воды. Для побережья характерны *Aloë dichtoma*, виды *Acacia*. В материковой части распространены клубненосные растения (*Pelargonium undulatum*, *Harpagophytum pinnatifolium*), луковичные и мясистые. Наиболее замечательными растениями южно-африканской пустыни являются вельвичия (*Welwitschia mirabilis*, рис. 734) и тыквенное *Acanthosicyos horrida*.

На американском континенте пустынный характер носит равнина, занятая штатами Невада, Утаг, зап. часть Аризоны и южная Калифорния. При общем количестве осадков менее 20 сант. в год и сильной сухости летние температуры воздуха здесь являются наивысшими для всего североамериканского континента. Характерными растениями для этой области являются *Larrea tridentata*, *Franseria dumosa*, *Yucca brevifolia*, *Y. macrocarpa*.

Весенние дожди здесь, как и в Сахаре, вызывают к жизни специальную флору эфемерных однолетников.

Мексиканское плоскогорье орошается значительно более обильно, чем только что указанная пустыня; однако, и здесь местами растительность приобретает характер пустынной или полупустынной формации. Для этой области характерны виды *Agave*, *Dasyliirion*, *Sedum*, *Opuntia*, *Echinocactus robustus* и некоторые кактусообразные молочайные (рис. 735 и 736).

Пустыни Южной Америки и Австралии еще очень слабо исследованы.

Отсутствие сомкнутого растительного покрова является общей биологической чертой пустынной формации. Условия существования для растений настолько суровы, что лишь уединенные экземпляры находят достаточно влаги для своего произрастания. Именно по этой причине в типичных пустынях отсутствуют растительные сообщества; травянистые и древесные растения, поселяющиеся здесь, принадлежат к типу одиночек. Помимо разнообразных приспособлений, связанных с экономией в расходовании воды, в пустынях мы встречаем также серию растений, приспособленных к засыпанию летучими песками; эти своеобразные обитатели подвижных песков остаются в течение всей своей жизни погребенными, выпуская немногочисленные надземные побеги.

Путем постепенных переходов пустыни связываются с сообществами степей. Очень часто в типичных по климатическим условиям степных областях растительность приобретает характер пустыни, вследствие обильного содержания в почве растворимых солей. Подобные места с соленой почвой, солонцы или солончаки, обычно зарастают одиночными растениями из группы галофитов (главн. обр. *Salsolaceae*); они встречаются нередко и в пустынях.

Галофиты очень распространены также по морским побережьям умеренных поясов. На морских берегах умеренных стран отсутствуют



Рис. 728. Буковый лес (*Fagus sylvatica*)!

условия, благоприятствующие образованию болот, подобных болотам тропиков, и побережья обыкновенно покрываются галофитной, большей частью, травянистой растительностью.

В Западной Европе и отчасти у нас на Балтийском побережье большие пространства песчаной почвы покрыты верещатниками, т. е. зарослями вереска (*Calluna vulgaris*). Это своеобразное сообщество очень характерно, как выражение специальных эдафических условий.

Чисто эдафическим условиям обязана также болотная формация, значительно развитая в умеренных поясах, особенно в холодной зоне их. Существует несколько типов болот, различных по видовому составу их растительного покрова.



Рис. 729. Полярная степь в Сибири.

Наиболее разнообразны травяные болота, в покрове которых видное участие принимают различные виды осок (*Carex*), пушица (*Eriophorum*); более однотипны торфяные болота, покров которых складывается преимущественно из торфяных мхов (виды *Sphagnum*). Болота обычно чередуются с мокрыми лугами среди лесной формации.

Растительность полярных стран южного полушария пока остается неизвестной; напротив, арктические страны северного полушария дают нам образцы специфических формаций.

Лесная растительность северного умеренного пояса доходит на севере лишь до некоторой определенной границы, которая местами пере-

ходит за полярный круг, а местами не доходит до него на более или менее значительное расстояние.

Эту границу лесной растительности можно считать южной границей арктической флоры (рис. 737).



Рис. 730. Ковыльная степь в Сибири.

В климате полярных стран есть ряд специфических черт, требующих от растения специальной приспособленности. Помимо смены теплого и холодного сезонов, в полярных странах вегетационный период совпадает с летним непрерывным освещением, которое не может не отзываться задерживающим образом на росте растений.

К этому присоединяется сравнительно низкая температура воздуха даже во время наиболее теплого сезона и короткость этого сезона вообще. Кроме того, на росте не может не отзываться неблагоприятно также и низкая температура почвы, препятствующая успешному разрастанию корней и поглощению воды. В то же время зимний период отличается сухостью и ветрами, угрожающими растениям высыханием.

Таким образом, полярный климат ставит целый ряд серьезных препятствий для нормального развития растений и требует специфической

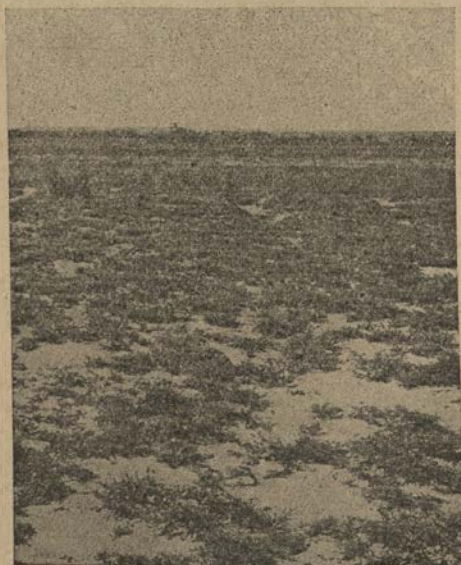


Рис. 731. Ков-печковая степь в Сибири.

приспособленности. Действительно, у полярных растений мы находим, во-первых, ярко выраженную способность чрезвычайно быстро заканчивать цикл летнего развития. Затем у них в организации наблюдается целый ряд ксерофитных черт.

Многие формы обладают способностью задерживать развитие на любой стадии при наступлении заморозков и продолжать его после оттаивания.



Рис. 732. Саксаул (*Haloxylon Ammodendron*).

вания. Некоторые формы способны зимовать в цветущем состоянии и продолжать цветение с наступлением следующего лета.

Полярный климат мало благоприятен вегетативному размножению, и потому у полярных растений мы находим обыкновенно обильное цветение.

Что касается видового состава полярной флоры, то в общем он не заключает в себе особых семейств, специально приуроченных к полярным странам. Мы находим здесь семейства, свойственные холодной зоне умеренных поясов, но с целым рядом полярных видов. Общее число

высших растений очень мало; так, напр., во флоре Гренландии насчитывается всего 386 видов, а на Шпицбергене 102 вида сосудистых растений.

Типичной для полярных стран формацией является тундра, растительный покров которой состоит из мхов, лишайников и редких трав. В зависимости от преобладания мхов или лишайников, различают моховую и лишайниковую тундру.

Растительность обыкновенно не образует сплошного покрова, оставляя более или менее крупные прогалины. На высоких каменистых местах тундра принимает характер настоящей холодной пустыни с редкими кустиками растений. В углублениях почва нередко заболачивается, вследствие чего образуются тундровые моховые болота с тонким слоем торфа.

Наибольшего разнообразия полярная растительность достигает на склонах, хорошо нагреваемых солнцем и защищенных от сухих ветров. Здесь встречаются луга, сплошь покрытые цветами в летний период.

Развитие растений на таких склонах совершается с необычайной быстротой, благодаря непрерывному и сильному освещению солнцем.

В том же направлении, как при движении от экватора к полюсам, совершается изменение растительного покрова в горах вместе с высотой над уровнем моря.

В среднем на каждые 100 метр. поднятия в высоту температура падает на $0,58^{\circ}$ С. Это падение температуры, однако, сопровождается уменьшением давления воздуха, которое в высоких годах достигает очень значительных размеров.

Разрежение воздуха и в особенности уменьшение количества мелких взвешенных частиц в верхних слоях атмосферы усиливает яркость солнечного освещения, но вместе с тем и увеличивает потерю теплоты через излучение. Понятно поэтому, что ночное охлаждение в горах значительно сильнее, чем в долинах.

Вместе с высотой изменяется качество падающего на растения света: он становится все более богат лучами более преломляемыми, которые сильнее всего задерживаются атмосферой. Горный воздух обыкновенно



Рис. 733. Aloë ferox в Капской земле.
(По Marloth'у).

более богат водяными парами, кроме того, вместе с высотой возрастает и количество осадков, по крайней мере до некоторого предела.

Разрежение воздуха, сильная инсоляция и господствующие в горах ветры способствуют быстрому испарению воды.

В горном климате, таким образом, есть исключительно свойственные ему особенности, которые не могут не отражаться на растительном по-



Рис. 734. *Welwitschia mirabilis*.

крове; именно по этой причине горная растительность носит известные своеобразные черты и заслуживает специального рассмотрения.

В связи с изменениями климатических условий в горах можно различать следующие три пояса растительности:

- 1) Нижний пояс, мало отличающийся по температурным условиям, но более влажный, чем соседние долины; растительность сходна с растительностью более влажных мест в соседних долинах.

- 2) Горный пояс, более холодный и более влажный пояс; растительность носит более гигрофитный характер и по составу сходна с растительностью долин, лежащих ближе к полюсам.
- 3) Альпийский пояс, холодный пояс с разреженной атмосферой; растительность носит специальный характер приспособления к горному климату и по составу отличается от растительности холодных мест в равнинах.

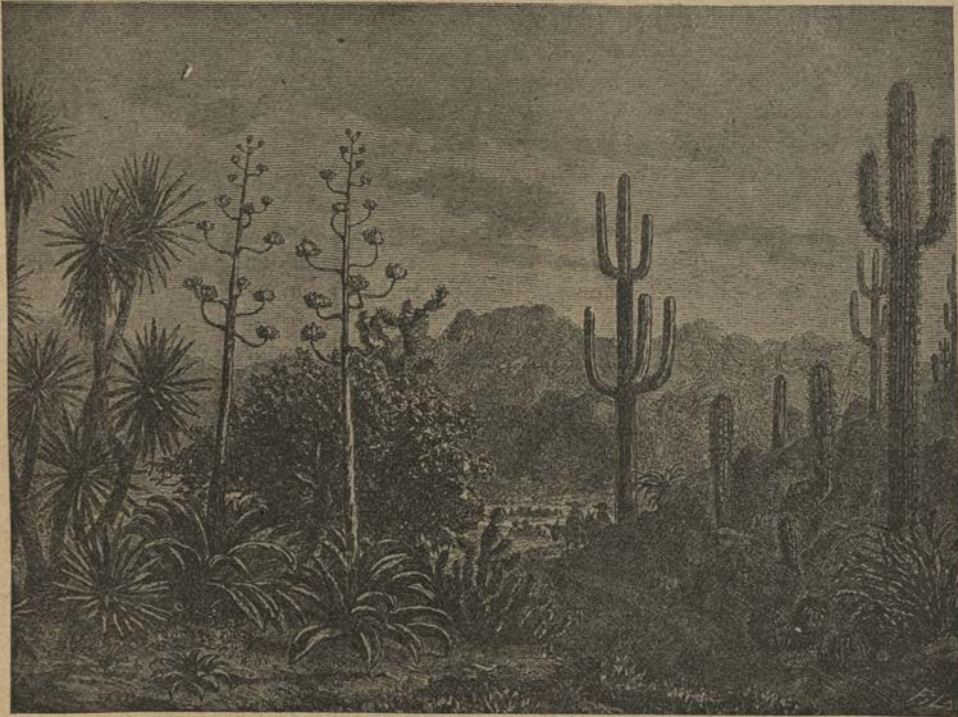


Рис. 735. Характерный пейзаж Мексики.

Что касается формаций, то в горах мы встречаемся с теми же главными типами их. Увеличение влажности вместе с высотой благоприятствует развитию лесной формации в основном и горном поясах, при чем леса нередко бывают более роскошны, чем в соседних равнинах.

Меньшее количество осадков в альпийском поясе в связи с сильными ветрами создают здесь, независимо от температуры, условия, неблагоприятные для лесов; поэтому нижняя часть альпийского пояса обыкновенно бывает покрыта травянистыми сообществами.

Эти сообщества затем по мере увеличения высоты, а с ней и сухости, переходят в пустынную формацию.

В связи с приспособлением к горному климату, растения альпийского пояса отличаются от растений равнин уже по внешнему облику.

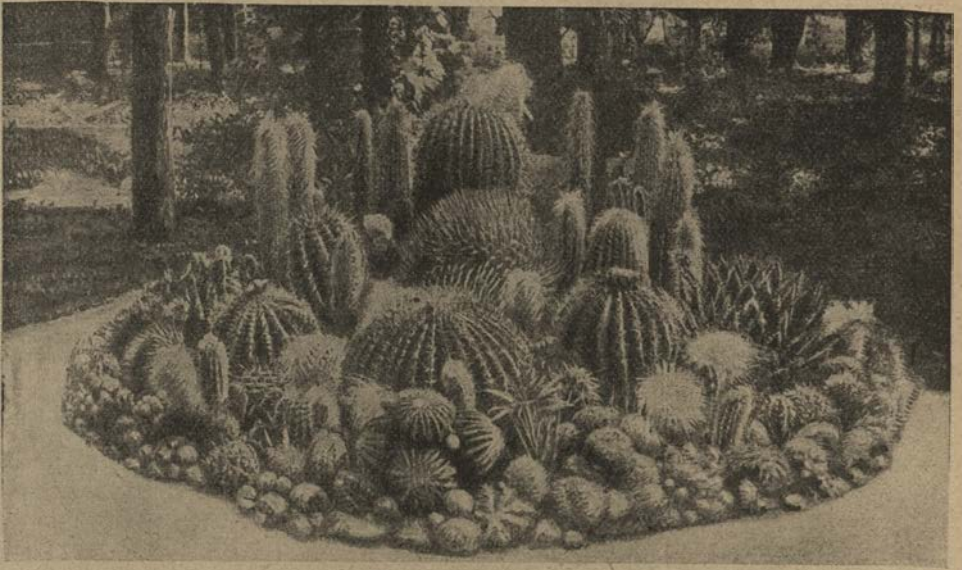


Рис. 736. Коллекция кактусов и агав в мексиканском саду.

У альпийских растений наблюдается сильное укорачивание побегов, мелко́сть листьев, сильное развитие корней, относительная крупность цветов и общее ксерофитное строение.



Рис. 737. Ели на северной границе леса на полуострове Канине. (С фотографии Р. Р. Поле).

У древесных пород вместо главного прямостоящего ствола и правильной кроны нередко наблюдается корявый кустарниковый рост (рис. 738); этот габитус хорошо выражен, напр., у горной *Pinus Pumilio*, которая сохраняет его и при искусственном разведении в долинах. Альпийские

кустарники также нередко обнаруживают карликовый рост при обильном ветвлении надземных побегов и сильном развитии корней.

Чрезвычайно распространено у альпийских растений скучивание надземных побегов, настолько тесное, что все растение принимает форму подушки. Этот габитус, свойственный листовым мхам и некоторым



Рис. 738. Стелящиеся сосны на тирольских горах.

травянистым растениям пустынь и степей, в альпийском поясе представляет всеобщее явление.

Наконец, у травянистых растений очень распространено образование прикорневых розеток листьев. Окраска цветов у альпийских растений обыкновенно бывает ярче, чем у растений долин. Флора альпийского пояса складается из видов, свойственных только горам и в равнинах не встречающихся, и из видов, перекочевавших из соседних долин. Эти последние виды настолько сильно изменяются в своем габитусе под влиянием

янием горного климата, что при описании их обыкновенно причисляют к особым разновидностям (рис. 739 и 740).

В альпийском поясе встречаются также виды, свойственные арктическим странам; поэтому в прежнее время ученые были склонны идентифицировать альпийскую и арктическую флоры. Ближайшее исследование, однако, показало, что на самом деле между ними существует значительное различие, и что общие виды по существу являются видами с широкой амплитудой пластичности.



Рис. 739. Горные пастбища в Западной Алатау.

Что касается верхней границы распространения растений в горах, то она в разных широтах лежит на разной высоте. Абсолютная высота для споровых растений не может быть установлена; так, напр., на вершине Килиманджаро (6010 метр.) были найдены лишайники, но эту высоту во всяком случае нельзя считать предельной. Для цветковых растений пределом являются 5800 метр.; на этой высоте была найдена *Saussurea tridactyla* в западном Тибете. Во всяком случае нижнюю границу вечного снега отнюдь нельзя считать верхней границей растительной жизни.

В тропиках нижний горный пояс занят дождевым лесом, который на склонах вулканов о-ва Явы переходит на высоте 1500—2000 метр. в дождевой лес умеренного пояса. Выше 2000 метр. начинается низкорослый ксерофитный лес из корявых деревьев, который исчезает выше 2800 метр. и заменяется здесь степной растительностью.

Дождевые леса занимают нижний и отчасти горный поясы также в экваториальной части американских Кордильеров. Выше этих лесов здесь идут кустарниковые заросли и низкорослый корявый лес, который переходит в степи, распространяющиеся до границы вечного снега.

Южные склоны восточной части Гималайских гор покрыты дождевым лесом, который в западной части уже носит черты леса умеренных поясов. На северо-востоке Гималайские горы переходят в обширное плоскогорье Памира, лежащее выше границы лесной формации (3800 метр. над уровнем моря). На Памире господствуют частью степи, частью пустынная формация. По мере движения от экватора к полюсам нижний пояс все более и более суживается. По данным для Швейцарских Альп, хорошо изученных в флористическом отношении, намечаются следующие пояса растительности:

Нижний пояс	простирается до 700 метр.
Горный пояс слагается из:	
Каштанового леса	до 900 ..
Букового леса	до 1200 ..
Елового леса	до 1800 ..
Лиственничного леса	до 2100 ..
Альпийский пояс слагается из:	
Корявого леса (<i>Pinus Pumilio</i>)	до 2500 ..
Кустарниковых зарослей	до 2500 ..
Трав и карликовых кустарников	до 3000 ..

Травяные сообщества гор, как уже сказано, носят характер степей; в некоторых случаях, благодаря близости подпочвенной влаги к верхнему горизонту почвы, они принимают характер лугов. Подобные луга иногда развиваются вторично на месте уничтоженного человеком леса. Горные массивы обыкновенно вносят большое разнообразие во флору страны, так как они являются местами, где на небольшом сравнительно пространстве собирается большое число видов растений различных биологических типов. Типичным примером подобной концентрации и видового богатства флоры могут служить у нас крымские и кавказские горы.

В то время, как для сухопутных растений количество осадков играет если не первенствующую, то, во всяком случае, чрезвычайно важную роль в географическом распределении формаций, для водных растений этот фактор не имеет никакого значения. Для водной растительности особое значение приобретает содержание растворенных солей или соленость бассейна. Уже среди сухопутных растений мы встречаем биологическую группу галофитов, приспособившихся к высоким концентрациям солей в почвенном растворе; группа эта, однако, не играет видной роли в растительном покрове суши.

В водной флоре, благодаря обширному распространению морей и океанов с повышенным содержанием солей, галофитная группа приобретает выдающееся значение. Приспособление к жизни в морях уже на-

столько проникло всю организацию морских растений, что они сделались совершенно неспособными жить в пресной воде. То же самое можно сказать и относительно пресноводных растений, приспособившихся к жизни в бассейнах с слабой концентрацией солей.

Поэтому водная растительность, естественно, разделяется на два типа: морскую и пресноводную.



Рис. 740. *Leontopodium alpinum*, эдельвейс, типичное растение Швейцарских Альп.

Правда, в природе граница между этими двумя типами сглаживается переходными формами, приуроченными к соляным озерам, но все же общая физиономия каждого типа неизменно сохраняется.

Распределение тепла в морях и океанах, хотя и следует в общем тому же закону, как и на суше, однако, границы между поясами здесь гораздо менее резки. Гораздо большее значение приобретают теплые и холодные морские течения, непосредственно влияющие на географическое распределение растений. На видовой состав водной флоры огромное влияние оказывает также глубина воды. Так как вода значительно сильнее поглощает свет, чем воздушная атмосфера, то вместе с глубиной воды значительно изменяется сила освещения.

В отношении распределения света различают следующие поясы глубины:

1. Световой пояс, в котором сила освещения достаточна для нормального развития крупных фотосинтезирующих водорослей и высших растений.

2. Полусветовой пояс со слабым сумеречным освещением, при котором растения предшествующего пояса уже страдают от недостатка света и нормально развиваются только такие мало требовательные микрофиты, как диатомовые водоросли.

3. Темный пояс, очень слабо освещенный или вовсе лишенный света пояс, в котором могут жить лишь растения не фотосинтезирующие.

В зависимости от большей или меньшей прозрачности воды, обусловленной примесью взвешенных частиц, глубина залегания указанных поясов сильно изменяется в разных водных бассейнах.

Среди водных растений можно различать две биологические группы, различные по своему образу жизни: формы, прикрепленные к дну бассейна, и формы, плавающие или взвешенные свободно в воде; совокупность последних обычно обозначают под общим термином планктон.

Соленость, свет и тепло являются главнейшими факторами, определяющими географическое распространение отдельных видов и биологических типов водной флоры. К этим основным факторам присоединяется также подвижность воды, требующая от растений ряда специфических приспособлений.

Смена времен года в морях умеренных поясов мало отзывается на температуре более или менее глубоких слоев, и потому у многолетних морских водорослей обыкновенно не наблюдается ясно выраженной стадии зимнего покоя. Большею частью летом у них происходит вегетативный рост, а зимой размножение.

Содержание соли в различных морях и океанах изменяется в довольно широких пределах; обычно оно уменьшается по мере приближения к берегам материков. Наибольшей величины достигает содержание солей в Красном море (до 4,3%); очень мало содержит соли Немецкое море (ниже 1%).

Колебания температуры менее значительны даже в поверхностном слое воды по сравнению с воздухом. На значительных глубинах господствует довольно равномерная температура. Наивысшая температура, отмеченная для поверхностного слоя морской воды, была наблюдаема близ Целебеса и была равна 31° C. На глубине 3000 метр. близ Гренландии была найдена температура, равная $-1,5^{\circ}$ C, в экваториальной части Тихого океана на той же глубине она равнялась $1,6^{\circ}$ C.

В горячих источниках температура достигает нередко $50-60^{\circ}$ C и даже до 90° C.

Что касается абсолютной глубины, до которой проникает свет, то, как уже сказано, она зависит от чистоты воды. По наблюдениям, сделанным в Женевском озере, в апреле свет достигал глубины 250, а в сентябре

170 метр. Глубже других проникают в воде красные лучи; сильнее всего задерживаются фиолетовые, синие и зеленые.

В водной флоре морей очень слабо представлены цветковые растения; подводными обитателями морей являются несколько видов *Potamogetonaceae* и *Hydrocharitaceae*. Мхи и папоротникообразные совершенно отсутствуют в морях; главная масса морской растительности складывается из водорослей, преимущественно красных и бурых; зеленые встречаются в меньшем количестве.

Планктонная флора складывается из синезеленых водорослей, перидиней, диатомовых и некоторых зеленых. Грибы представлены лишь немногими микроскопическими формами. Бактерии довольно распространены, особенно у берегов; присутствием светящихся бактерий обуславливается отчасти свечение морской воды.

Фотосинтезирующие водоросли вместе с цветковыми являются обитателями светового пояса, при чем зеленые нередко занимают самый верхний, бурые средний, а красные самый глубокий слой воды. Впрочем, нередко бурые господствуют в верхнем, а зеленые в среднем слое.

Это распределение по глубине обитания обуславливается, повидимому, приспособлением к различной яркости освещения, при чем красные водоросли принадлежат к наиболее тенелюбивым формам. В тенистых местах у берегов красные водоросли нередко живут в верхнем слое воды. В противоположность сухопутной, водная флора тропических морей и океанов менее роскошна и богата формами, чем флора умеренных и холодных поясов. Существует лишь очень небольшое число форм, которые являются исключительно тропическими. Таковы некоторые морские *Hydrocharitaceae* (*Halophila*, *Entalpus*, *Talassin*) и *Potamogetonaceae*; из зеленых водорослей *Valoniaceae*, *Dasycladaceae*, *Caulerpaceae*, *Codiaceae*; красные водоросли представлены очень обильно, между тем, как бурые сравнительно слабо. Однако, род *Sargassum* довольно богат формами и чрезвычайно распространен в тропических морях. Оторвавшиеся экземпляры этой водоросли образуют так называемые саргассовы моря в тропиках.

Растительность в теплых морях умеренных поясов довольно разнообразна, при чем это разнообразие обуславливается не столько различиями во внешних условиях, сколько историческим развитием флоры. Так например, подводная флора австралийской области столь же своеобразна, как и сухопутная флора этого материка.

Флора Красного моря весьма резко отличается от флоры Средиземного моря, несмотря на близкое соседство этих морей. Наблюдения, сделанные в Неаполитанском заливе, показали, что распределение водорослей в световом поясе обуславливается тенелюбием и светолюбием отдельных форм. Периодические явления здесь также больше связаны с изменениями в яркости освещения в разные сезоны года. Вегетационный период в верхних слоях приходится на зимние и весенние месяцы, тогда как в глубоких слоях воды на летние и осенние месяцы года. Некоторые водоросли обнаруживают даже сезонный диморфизм и появляются в двух формах, зимней и летней (например, *Stypocaulon scoparium*, *Halopteris filicina* и др.).

В морях холодной части умеренных поясов преобладающее значение получают бурые водоросли. Здесь периодические явления более связаны с изменениями температуры воды в теплый и холодный сезоны года. Некоторые бурые водоросли, например, *Desmarestia aculeata*, *Cladostephus spongiosus* сбрасывают с наступлением холодного сезона свои ассимиляторы и развивают репродуктивные органы. Флора морей южного полушария по видовому составу сильно отличается от флоры морей северного полушария. Так, например, виды *Zostera* не идут на юг дальше Тасмании и Новой Зеландии; столь богато представленный в северных морях род *Fucus* совершенно отсутствует в морях южного полушария. Самой замечательной формой южных морей является водоросль *Macrocystis pyrifera*, достигающая 300 метр. длины и превосходящая высочайшие из сухопутных растений.

Арктические моря в общем беднее формами, чем моря более теплых поясов, однако, растительность в них развивается весьма мощно, слагаясь из общественных видов, которые образуют обширные подводные заросли. Преобладают бурые водоросли (*Laminariaceae*, *Fucaceae*) и красные (*Coraliniaceae*), между тем, как зеленые очень слабо представлены. Вегетационный период приходится на летний сезон, репродуктивная же деятельность происходит зимой при температуре воды в -1° до -2° C.

В планктоне морей по богатству форм и индивидуумов первое место принадлежит диатомовым водорослям. Перидинеи сравнительно многочисленны в теплых морях; здесь же массового развития достигают и синезеленые водоросли. Так как существование планктонных форм требует поддержания тела в воде во взвешенном состоянии, то мы встречаем здесь ряд приспособлений, направленных к уменьшению удельного веса и увеличению поверхности. Уменьшению удельного веса служат пузырьки газа и обильно накапливаемые планктонными водорослями капли масла. Увеличение поверхности достигается всевозможными выростами, напояющими летательные аппараты семян и плодов у высших растений.

Планктонные растения приурочены к световому поясу и многие из них занимают самые верхние слои воды. Видовой состав планктона изменяется в зависимости от температуры воды, при чем холодные и теплые течения служат границами между планктонной флорой теплых и холодных морей.

В растительности пресных вод господствующее положение занимают цветковые растения, которые сопровождаются папоротникообразными и мхами; к этим высшим зеленым растениям присоединяются довольно многочисленные зеленые водоросли, тогда как бурые и красные представлены лишь редкими единичными формами. Из микрофитов в пресных водах распространены диатомовые, сравнительно редко перидинеи, обильны синезеленые водоросли и бактерии; кроме того, пресноводному планктону свойственны десмидиевые, отсутствующие в морях.

Из пресноводных цветковых большое значение имеют *Nymphaeaceae*, водяные лютики (*Ranunculus* и *Batrachium*), *Ceratophyllaceae*, *Elatinaceae*, *Callitrichaceae*, *Podostemaceae*, *Haloragidaceae*, *Utriculariaceae*; из однодоль-

ных распространены представители *Alismaceae*, *Juncaginaceae*, *Potamogetonaceae*, *Najadaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Lemnaceae*, *Pontederiaceae* и др. Из папоротникообразных обитателями пресных вод являются *Salvinaceae*, *Marsilaceae* и *Isoëtaceae*; из листовенных мхов в водной флоре представлены виды *Fontinalis*, *Hypnum*, *Ricciaceae*.

Вообще число высших пресноводных растений очень велико, и почти каждая более или менее крупная систематическая группа имеет здесь своих отдельных представителей.

В зависимости от большего или меньшего погружения в воду, различают следующие типы пресноводных растений.

1. Тип *Isoëtes* — растения, прикрепленные ко дну водоемов и целиком погруженные в воду.
2. Тип *Nymphaea* — растения, прикрепленные ко дну водоема и имеющие плавающие листья и надводные побеги.
3. Тип *Najas* — растения, укореняющиеся или свободно плавающие, целиком погруженные в воду с длинными побегами (виды *Potamogeton*, *Ceratophyllum*).
4. Тип *Hydrocharis* — свободноплавающие растения.
5. Тип *Podostemon* — растения, укрепляющиеся на камнях в быстротекучих водах.

Очень многочисленную группу составляют, наконец, полуводные растения, которые, как например, обыкновенный тростник (*Phragmites communis*) лишь частично погружены в воду.

В стоячих водах озер и прудов берега обыкновенно бывают заняты в наших широтах тростником (*Phragmites communis*) и камышом (*Scirpus lacustris*); за ними идут заросли кувшинок (*Nymphaea* и *Nuphar*), за которыми появляются растения типа *Isoëtes* и *Najas* целиком погруженные в воду. В слоях воды глубже 6 метр. цветковые растения мало-по-малу исчезают; здесь появляются виды *Chara* и *Nitella*, при чем последняя доходит до глубины 30 метр. На больших глубинах освещение становится слишком слабым, и здесь встречаются только микрофиты, а именно диатомовые, синезеленые и *Peggiatoa*. В отдельных случаях диатомовые были найдены на глубине 160 и даже 240 метр. (Боденское озеро).

Планктон пресноводных озер состоит из микроскопических водорослей и по видовому составу представляет большие различия в разных озерах. Так называемое цветение воды в пресных озерах обуславливается массовым развитием синезеленых водорослей (плавающие *Oscillaria*).

Планктон занимает слой воды до 25—30 метр. глубины и затем исчезает вследствие недостатка света.

Флора быстротекучих вод отличается отсутствием планктона, за немногими исключениями она состоит из мхов, водорослей и лишайников. В тропиках, однако, мы находим целое семейство двудольных, *Podostemaceae*, представители которого приспособились к жизни в быстротекучих водах, и это обстоятельство сильно отразилось на их габитусе.

Что касается растительности горячих источников, то она состоит, главным образом, из синезеленых водорослей. Видовой состав термофильной флоры в разных странах очень различен; общими являются только *Naपालosiphon laminosum* и *Phormidium laminosum*, встречающиеся в источниках с температурой воды до 85° и даже 93° С. По данным Еленкина термофильная флора не включает в себе видов, оставшихся от тех времен, когда температура на земле была очень высока; напротив, она складывается из форм, обитающих в холодной воде и приспособившихся к жизни в горячих источниках. Исключение составляет упомянутый выше *Naपालosiphon laminosum*, встречающийся только в горячих источниках.

При температурах от 30° до 50° к синезеленым водорослям присоединяются некоторые зеленые, десмидиевые и диатомеи.

Речные снега и льды арктических и альпийских областей имеют свою особую флору, состоящую из микроскопических водорослей, которые при массовом развитии придают несвойственную снегу и льду красную, редко зеленую окраску. Красная окраска снега обуславливается чаще всего одноклеточной водорослью *Sphaerella nivalis*. В общем флора снегов и льдов включает более 40 видов водорослей синезеленых, зеленых, диатомовых и десмидиевых. Из них, кроме *Sphaerella* массового развития достигают *Aucyilonema Nordenskiöldii* и *Scytonema gracile*. Из бесхлорофильных организмов найдены некоторые паразитные грибы, напр. *Chytridium Naematococci*, паразитирующий на *Sphaerella nivalis*.

Этими краткими сведениями общего характера мы вынуждены ограничиться по вопросу о географическом распространении растений. Задачи географии растений чрезвычайно обширны, и развитие этой отрасли ботаники стоит в прямой зависимости от систематического описания форм, которое, как мы видели выше, далеко еще не закончено, а также от успехов в изучении физико-географических условий и биологических свойств видов, населяющих разные страны земного шара.

В конечном итоге география растений должна дать статистику растительности разных стран и учесть различные стороны динамического процесса расселения растений и их продуктивности в смысле плотности растительного покрова земли. Однако, задача эта принадлежит отдаленному будущему.

ГЛАВА LXX.

Важнейшие черты растительного царства как целого. Организация протоплазмы. Приспособительная деятельность растения. Фотосинтез. Увеличение растительной массы путем увеличения массы индивидуума. Процесс видообразования. Процесс эволюции в организации. Вымирание видов. Половой процесс. Подавление локомоторной функции у растения.

Современный нам растительный мир представляет весьма внушительную величину как по числу разнообразных форм, так и по числу индивидуумов, населяющих земной шар. Абсолютное количество массы живой материи, заключенной в живых растениях, весьма значительно, и для

самого верхнего слоя земной коры растительный покров играет роль немаловажного геологического фактора, определяющего ход целого ряда химических и физических процессов. Накопление торфа и каменного угля есть непосредственный результат жизнедеятельности растений, как геологического фактора. Некоторые осадочные породы почти целиком состоят из панцирей диатомовых водорослей (так называем. инфузорная земля).

Тем не менее, запас материи, заключенной в растениях, ничтожно мал по отношению к общей массе нашей планеты. Весь растительный мир можно сравнить с тончайшей пленкой, облегающей поверхность земли. Тем более поразительна та устойчивость, с которой эта пленка удерживалась в течение ряда геологических эпох, предшествовавших современному периоду. Устойчивость в данном случае достигается не прочностью материала, из которого строится растение, а непрерывностью динамического процесса превращения инертной неорганической массы в богатое потенциальной энергией органическое вещество. С химической точки зрения вся жизнь растительного мира представляет собой непрерывный круговорот вещества, временно принимающего форму сложнейших органических соединений и затем переходящего в более простые минеральные формы.

Процесс этот осуществляется в форме непрерывного обновления живой массы частицами синтезируемого органического вещества, которое накапливается в живом растении в виде пластического материала и затем как бы оживляется при переходе в состав протоплазмы. Современный научный анализ весьма далек от того, чтобы уяснить внутреннюю физико-химическую сторону превращения частицы мертвого белка в частицу живой протоплазмы. Последней, без сомнения, свойственна особая организация, особое внутреннее строение, которое направляет и регулирует физико-химическую работу. Однако, никакими внешними физическими или химическими признаками нельзя характеризовать эту организацию; она обнаруживается лишь из всей совокупности явлений, сопровождающих жизнедеятельность организма.

Простейшие из известных нам растений обнаруживают весьма большую сложность химического состава. Замечательно, однако, что различные формы растений отличаются значительно друг от друга как по качеству, так и по количеству входящих в их состав соединений. Белки, жиры и углеводы, будучи основными группами соединений, из которых строятся растения, могут быть представлены у разных видов разными формами, вследствие чего весьма вероятной представляется мысль, что каждый вид может быть характеризован химическим составом протоплазмы.

Жизненное состояние протоплазмы, таким образом, не связано с какой-либо одной комбинацией химических соединений; напротив, оно является источником новых соединений, так как эволюция растений выразилась не только в производстве новых форм и видов, но также и в синтезе

целого ряда новых органических соединений, отсутствующих у низших форм.

Будем ли мы связывать жизненное состояние протоплазмы с особой пространственной комбинацией органических соединений или же особой жизненной энергией, проникающей инертную органическую массу, при современном состоянии наших знаний безразлично. То и другое представление пока остаются за пределами экспериментального анализа и не могут опираться на какие-либо точно установленные факты.

Наиболее замечательным проявлением жизнедеятельности протоплазмы является эволюция форм живых организмов и приспособительная деятельность, направленная к сохранению живой массы при изменении внешних условий.

Те материальные средства, которыми располагало растение с первых моментов своей деятельности на земле, неизбежно ставили жизненный процесс в самую тесную зависимость от условий минеральной среды. Такая зависимость неизбежна для всякого динамического процесса, и если мы представим себе, что синтез органического вещества осуществлялся бы вне живых организмов, то ход его всецело определялся бы наличием определенных условий.

Наличие материала для превращения, необходимые температурные условия и источники энергии для осуществления реакций превращений, все эти агенты в своей совокупности определяли бы энергию процесса.

Хемосинтез органического вещества у бактерий в значительной степени напоминает этот мертвый процесс. Растение, однако, не остановилось на этой форме синтеза и выработало фотосинтезирующий аппарат, который сразу придал синтезу органического вещества значительно более крупный масштаб и более подвижную форму.

Выработку фотосинтезирующего аппарата следует считать одним из крупнейших проявлений приспособительной деятельности растительного организма. Благодаря этому аппарату, растение получило возможность использовать минеральную среду всей поверхности земного шара и распространить синтез органического вещества повсюду, куда достигает солнечный луч. Наряду с этим приобретением мы наблюдаем ряд вторичных приспособлений, облегчающих растению синтезировать органическое вещество в воде и на суше, в жарком и холодном климате.

Следующим крупным шагом на пути приспособления к использованию среды было увеличение массы индивидуума путем построения многоклеточных особей. Если бы растительность в своем развитии остановилась на стадии одноклеточной водоросли, то никогда синтез органической массы не достиг бы тех колоссальных размеров, которых он действительно достиг, благодаря формированию крупных деревьев. Пользуясь сравнительно малопрочным материалом, растительный мир создал таким образом крупнейшие индивидуумы, живущие по несколько тысяч лет.

Наряду с этим чисто количественным эффектом деятельности живой протоплазмы еще более замечательна та внутренняя дифференцировка, которая происходила и продолжает происходить в массе живой материи. Выше уже было упомянуто, что различные виды растений отличаются друг от друга по химическому составу. Принимая во внимание, что белковые соединения, являющиеся основными в химическом составе протоплазмы, способны к бесконечному разнообразию в формировании пространственных изомеров, существование особых изомеров для каждого вида растений представляется весьма вероятным.

Химические отличия между отдельными видами, кроме того, возможны также в форме различных количественных сочетаний одних и тех же белковых изомеров. Современные данные о химическом составе растений не позволяют точно установить химические отличия в составе живой протоплазмы разных видов; но наличие их представляется весьма вероятной, если судить по доступным анализам продуктам ее жизнедеятельности. В этом отношении химические отличия идут дальше внешних морфологических отличий и позволяют устанавливать разные расы и индивидуальные модификации среди морфологически тождественных (напр., у бактерий) особей.

Возникновение всех этих различий есть результат внутренней дифференцировки растительной протоплазмы, которая и повела к созданию разнообразных форм растений, к процессу видообразования. Вряд ли можно сомневаться, что образованию нового вида предшествует известный сдвиг в химическом аппарате зародыша, который может сопровождаться формированием новых изомеров или новых химических соединений.

Обычно процесс видообразования связывается с приспособительной деятельностью растения и в ней пытаются найти внутренние двигательные импульсы. Мы видели, однако, что процесс видообразования совершается независимо от приспособления к внешним условиям. Путем приспособления вырабатываются биологические типы, но не виды растений. Приспособление налагает печать однообразия на внешнее расчленение тела растений и скорее служит тормазом в выработке внешних форм. В этом отношении приспособление к фотосинтезу в растительном царстве послужило основной причиной того однообразия в строении стебля и листа, которое действительно наблюдается у высших зеленых растений. Необходимость улавливать солнечную энергию вызвала построение пластинчатых органов, которые, начиная с высших водорослей, неизбежно наблюдаются у всех фотосинтетиков. И только под влиянием других импульсов, вызывающих радикальное изменение в этом основном приспособлении, мы находим отступления от классического типа плоского листа.

Однако, каждому виду свойственна своя особая внешняя форма, которая определяется внутренними структурными соотношениями; эта основная видовая форма обнаруживается в ряде так называемых организационных признаков, придающих разнообразие в построении каждого органа, несмотря на общий и одинаковый план. Это лучше всего иллю-

стрируется на форме того же листа, который, оставаясь по общему плану пластинчатым органом, принимает самые разнообразные очертания у разных видов.

У растений, лишенных фотосинтетической функции, напр., у грибов, мы уже не находим и отдаленного намека на стебель и лист, столь характерные для фотосинтетиков. Вегетативная часть принимает форму мицелия, которую имитируют высшие цветковые растения при совершенном приспособлении к паразитному образу жизни.

Редукция стебля и листа и крайнее упрощение вегетативной части у цветковых паразитов, лишенных фотосинтетической функции, весьма наглядно подчеркивает зависимость обычного расчленения тела у зеленых растений от фотосинтетической функции. Потеряв эту функцию, растение как бы теряет и импульс для построения тела по определенному плану, как бы теряет внешнюю форму вообще. Но на самом деле в этом случае мы имеем дело с новым приспособлением вегетативной части, которая перестраивается согласно новым требованиям. Та же форма, которую растение могло бы принять исключительно в силу своих внутренних структурных особенностей, остается скрытым, подавленным приспособлением; она обнаруживается обыкновенно в большей степени лишь в строении репродуктивных частей и то лишь постольку, поскольку на них не отражается приспособление.

У одноклеточных растений внешняя форма весьма мало подавляется приспособлением, и потому мы здесь встречаемся нередко с огромным разнообразием формы, указывающим на разнообразие структурных особенностей.

Во всяком случае отличия во внешней форме являются лишь показателем видовых отличий и сами по себе не могут служить мерилем расхождения видов. Более определенным признаком в данном случае служит сложность организации индивидуума. Со сложностью организации нередко соединяется представление о совершенстве ее. В сложно построенном растении более ясно проведен принцип разделения труда между отдельными частями тела, а вместе с тем более ярко обнаруживается дифференцировка этих частей. С этой точки зрения эволюция растительного мира представляется в виде общего движения от простого к сложному.

В сложности строения, как и во внешней форме, следует отличать черты внутренней структуры и внешнего приспособления. Первым шагом на пути усложнения организации является построение многоклеточного индивидуума, которое можно рассматривать как выражение внутренней тенденции к увеличению массы индивидуума и его долговечности. В мире одноклеточных организмов существование каждой отдельной клетки, а, следовательно, и индивидуума эфемерно; прочность существования вида базируется исключительно на быстроте размножения клеток. У многоклеточных растений только часть клеток назначается для размножения; индивидуум получает значение самостоятельной единицы, существование которой обуславливается долговечностью клеток, его составляющих.

Замечательно, однако, то обстоятельство, что растительный индивидуум не прекращает своего роста до своей смерти; у высших растений деятельность эмбриональной ткани в форме камбия принимает характер непрерывного процесса, вследствие чего долговечность индивидуума не только увеличивается, но вообще говоря, приобретает неопределенный характер. Отдельные слагающие индивидуум клетки могут быть недолговечны, но постоянное их возобновление из камбия и эмбриональных очагов в точках роста придают растительному индивидууму совершенно исключительную устойчивость во времени. Это крайне своеобразное построение многоклеточного растительного индивидуума по существу лишает его законченности и придает ему характер ассоциации клеток, живущих в тесном союзе. Быть может, в этом лежит причина большой пластичности во внутренней дифференцировке тела многоклеточных растений и большой зависимости этой дифференцировки от приспособления к внешним условиям. В самом деле мы видим, что наиболее ярко выражена дифференцировка тканей и органов у сухопутных растений; у типичных водных растений она обнаруживается лишь в слабой степени. Кроме того, у тех из сухопутных растений, которые снова перешли в воду и приспособились к подводному образу жизни, дифференцировка претерпела обратную эволюцию. Отсюда ясно, что целый ряд черт во внутреннем строении многоклеточного индивидуума имеет своим происхождением приспособление к среде. Это будут как раз те черты общего характера, которые связаны с физиологической функциональной деятельностью организма и которые накладывают печать однообразия на внутреннюю структуру.

Вполне возможно, следовательно, что та слабая дифференцировка тканей, которая наблюдается у высших водорослей, есть не столько результат неспособности этих организмов к более сложному построению тела, сколько естественное последствие отсутствия необходимости в таком усложнении, благодаря условиям подводной жизни.

Таким образом, внешние условия, без сомнения, играют роль импульса, вызывающего приспособительную деятельность у растения в смысле усложнения организации индивидуума. Однако, далеко не все растения реагируют в одинаковой степени, и в основе процесса усложнения, без сомнения, лежит внутренняя тенденция, которой приспособление дает лишь определенную внешнюю форму. Хвойные являются столь же типичными сухопутными растениями, как и двудольные, однако, дифференцировка их древесины осталась весьма примитивной по сравнению с древесиной двудольных.

В отношении усложнения организации мы должны различать, следовательно, группы растений, способных в большей и меньшей степени к прогрессивной эволюции. Процесс прогрессивной эволюции совершается независимо от приспособительной деятельности и потому понятно, что наиболее высокоорганизованные из современных растений, именно сложноцветные, по существу не обладают никакими особыми преимуществами

в смысле приспособления к среде, по сравнению с другими двудольными растениями.

Процесс эволюции точно также стоит независимо от процесса видообразования; действительно, мы наблюдаем нередко очень крупные и многочисленные группы видов, стоящих на одной и той же ступени развития организации и отличающихся друг от друга лишь структурными особенностями. В этом отношении весьма замечательна флора Австралии, которая в своем эволюционном развитии остановилась на сравнительно примитивной стадии, что, однако, не помешало производству большого числа видов. Необычайное развитие процесс видообразования получил, между прочим, в группе диатомовых водорослей, где десятки тысяч видов отличаются друг от друга только мелкими структурными признаками. На ряду с прогрессивной эволюцией, вызывающей усложнение строения индивидуума, мы наблюдаем также регрессивную эволюцию, приводящую к упрощению формы и строения.

Лишь в сравнительно немногих случаях это упрощение совершается путем приспособления к новым условиям жизни, как это имеет место у цветковых подводных растений или цветковых паразитов. Чаще всего регрессивная эволюция, подобно прогрессивной, осуществляется под влиянием внутренних импульсов, принадлежащих организации протоплазмы. Мы можем поэтому рассматривать процесс эволюции как процесс обратимый, который может изменять свое направление, подобно тому, как изменяют направление обратимые химические реакции.

Выше уже было отмечено, что сложность организации вместе с резкой дифференцировкой отдельных частей индивидуума обычно связывается с узкой приспособленностью к определенным условиям и скорее понижает устойчивость вида в борьбе за существование. Быть может, по этой причине процесс прогрессивной эволюции совершается очень медленно: каждая новая черта в строении должна пройти через фильтр естественного отбора, и ее сохранение может быть обеспечено лишь в том случае, если она не слишком понижает устойчивость вида.

При современном состоянии наших научных сведений мы не можем указать какие-либо законности в ходе эволюции форм у растений. Прогрессивная, как и регрессивная эволюция, представляется как бы случайным явлением, процессом, вспыхивающим то в одной, то в другой группе видов. Вряд ли, однако, здесь имеет место простая случайность. Растительный мир, несмотря на все разнообразие составляющих его форм организмов, представляет нечто цельное, связанное биологическими и генетическими связями. Описанные выше различные формы симбиоза весьма наглядно показывают, что весьма удаленные по своей организации растения могут соединиться и жить в самом тесном контакте, как бы восстанавливая утерянные узы родства. Кроме того, в растительном царстве, как целом, наблюдается определенное разделение труда. В самом деле, то колоссальное развитие зеленых растений, которое наблюдается в настоящее время на суше, было бы невысказимо, если бы целая армия сапрофи-

тов не ускоряла процесса минерализации мертвого органического вещества. Точно также зеленые растения не могли бы так успешно развиваться, как это наблюдается в действительности, если бы азот атмосферы не фиксировался другой армией бактерий.

Поэтому весьма вероятной представляется мысль, что сочетание форм различной сложности организации, которое столь характерно для растительного царства, есть выражение определенных соотношений, существующих между разными группами растений и придающих цельность всему растительному миру. В таком случае эволюцию растительного царства можно уподобить развитию многоклеточного организма, в котором различные части претерпевают различные изменения в зависимости от общего плана развития и внутренних соотношений. С этой точки зрения прогрессивная эволюция представляется органическим процессом развития, присущим растительному миру как целому.

Этот процесс развития, как мы знаем, сопровождается вымиранием видов, которое нередко приписывается действию естественного отбора. Виды недостаточно гибкие в приспособлении к изменению внешних условий, происходящему на поверхности земли в разных местах земного шара, вымирают, как побежденные в борьбе за существование.

Мы знаем, однако, что изменение климата и очертаний суши происходило чрезвычайно медленно, вследствие чего для видов недостаточно пластичных всегда существовала возможность переселения. Полное уничтожение могло грозить лишь при некоторых проявлениях вулканической деятельности, сопровождающихся быстрым погружением суши в морскую глубину или засыпанием верхнего слоя земли продуктами извержения вулканов. Подобные резкие изменения условий, однако, не захватывали столь значительных пространств, которые могли бы вмещать в себе весь ареал распространения вида, за очень редкими исключениями, касающимися уединенных и очень мелких островов. Таким образом, если некоторые виды вымерли под влиянием быстрого изменения внешних условий, то во всяком случае это могли быть лишь единичные случаи в общем процессе вымирания. Процесс этот следует поставить параллельно процессу эволюции и рассматривать как результат старения видов. Подобно тому, как устойчивость каждого вида основана на непрерывной смене индивидуумов, так и устойчивость всего растительного мира основана на непрерывной смене одних форм другими. Здесь мы имеем, повидимому, отражение того процесса непрерывного обновления живой материи, на котором вообще зиждется устойчивость всего живого на земле.

Если процесс синтеза органического вещества можно считать основной причиной роста индивидуума, причиной физико-химического характера, обуславливающей простое приращение органической массы, то в явлении деления одноклеточных организмов и клеток вообще нельзя не видеть результата внутренних особенностей строения протоплазмы.

Клетка не может расти беспредельно, и величина клетки, между прочим, является одним из видовых признаков для одноклеточных организмов. Уже эта предельность размеров живых неделимых составляет одну

из характернейших особенностей живой материи и ее внутренней организации, особенностей, которым мы не находим аналогов в мертвой природе.

Но еще более своеобразным явлением, резко отличающим живую материю от мертвой, представляется столь широко распространенный в растительном царстве половой акт. То обстоятельство, что половой акт сопровождается процессом размножения, именно увеличение числа индивидуумов, побуждает нередко рассматривать его, как один из аксессуаров размножения. На самом деле вряд ли такой взгляд можно считать правильным. Половой акт лишь приурочивается в ходе развития к размножению, но по существу он имеет самостоятельное значение. В растительном царстве особенно распространено вегетативное размножение и вряд ли среди растений найдется хотя бы один вид, совершенно неспособный размножаться вегетативно. Весьма часто вегетативное размножение обставляется целым рядом специальных приспособлений и фактически является главным способом умножения числа индивидуумов. Недаром у паразитных грибов, существование которых основано, главным образом, на колоссальном производстве новых индивидуумов, вегетативное размножение бесспорно занимает первое место.

Точно также и у одноклеточных организмов, у которых существование вида базируется на скорости размножения индивидуумов, половой акт нередко отсутствует. Наконец, и по самому существу своему половой акт, как требующий слияния двух половых клеток, уменьшает шансы возможного увеличения числа индивидуумов.

Истинное значение полового акта лежит, без сомнения, в самом процессе построения индивидуума. Судя по разнообразию тех приспособлений, которыми обставлен акт слияния половых клеток в растительном царстве, этот способ построения индивидуума имеет огромное значение для общего хода развития растительного мира. Без сомнения, таким путем возможно соединение особей, уже разошедшихся друг от друга в процессе видообразования, как об этом свидетельствуют явления гибридизации между расами одного и того же вида и между разными видами. Слиянием половых клеток достигается как бы некоторая нивелировка особей, и в пользу этой мысли говорит факт чрезвычайного обилия мелких форм у видов, размножающихся партеногенетически. Половой акт, таким образом, служит как бы специальным тормазом, препятствующим слишком быстрому ходу изменения форм и процесса видообразования.

С другой стороны, исследование показало, что гибридизация может служить источником новых форм, несущих совершенно новые комбинации признаков.

Поразительно во всяком случае то обстоятельство, что идиоплазма матери и отца не сливается при половом акте в одну цельную массу, а, наоборот, продолжает сохранять известную обособленность, напоминающую явления симбиоза. Обособленность эта наблюдается даже в тех случаях, когда скрещиванию подвергаются чистые линии одного вида, отличающиеся лишь в одном признаке. Расхождение потомков у гибридов с возвратом к исходным типам матери и отца было бы невозможно,

если бы идиоплазма половых клеток сливалась в одно целое. Отсюда естественно возникает предположение, что, быть может, и у гомозиготных особей идиоплазма матери и отца не вполне сливается, а живет в известном обособлении в каждой клетке нового индивидуума. В таком случае значение полового акта можно было бы квалифицировать как значение фактора, возбуждающего деятельность протоплазмы по аналогии с тем возбуждающим действием, которое обнаруживается при обычном вегетативном симбиозе разных растений друг с другом. Выше уже было отмечено, что явление симбиоза всегда сопровождается повышением эмбриональной деятельности, ведущим в случаях паразитизма к различным разрастаниям ткани. Столкновение двух разных идиоплазм как бы стимулирует деятельность каждой из них. Можно думать, следовательно, что и при слиянии половых клеток даже у гомозиготных особей идиоплазма матери и отца достаточно отличается для взаимного стимулирования в жизненном процессе.

Современные научные данные о половом процессе, однако, слишком еще скудны, чтобы можно было формулировать сколько-нибудь обоснованную гипотезу для объяснения его истинного смысла и значения в общем ходе развития растительного мира.

Синтез органического вещества и в частности фотосинтез оказал огромное влияние на организацию растения. Приспособление к этой функции проходит красной чертой через всю организацию растительного организма. Явления движения в смысле перемещения всего тела, оказались парализованными, как ненужные, именно у наиболее высокоразвитых растений. Однако, мы видим, что во всех тех случаях, когда необходимость в движении обнаруживается, растительный организм тотчас проявляет эту подавленную способность. Не говоря уже об одноклеточных растениях, среди которых подвижные формы весьма распространены и движение которых не отличается от движения животных, у растений прикрепленных двигательная функция находит самое разнообразное выражение в связи с потребностями в определенной ориентировке или укреплении тела. Лазающие растения с их хватательными органами в виде усиков особенно замечательны с точки зрения проявления тактильной чувствительности. Еще более замечательны насекомоядные растения, обнаруживающие чисто животные черты в приемах ловли добычи.

Все эти факты ясно говорят за то, что растительному организму свойственны все те же основные черты, которые свойственны организму животному. Подавление локомоторной функции, неизбежное при том образе жизни, который ведет растение, без сомнения, является одной из характернейших черт растительного мира. Однако, чем глубже захватывает научный анализ строение растительного организма, тем больше обнаруживается в нем родственных черт с организмом животного. Синтез органического вещества является тем положительным преимуществом, которым обладает растительный организм в своей функциональной деятельности по сравнению с животным. Это преимущество, однако, невыгодно отра-

зилось на других чертах организации и в особенности на развитии психических свойств. Вместе с локомоторной психическая функция не получила надлежащего развития даже у наиболее высокоорганизованных растений.

Литература.

1. Социальные отношения между растениями.

- Blackman, V. H. and Welsford, E. Studies in the Physiologie of Parasitism. (Annals of Botany. XXX; 1916.)
- Berard, Noel. L'évolution dans la symbiose. (Ann. sc. nat. IX Série. Botanique. IX; 1909.)
- Bernatzki. Beiträge zur Kenntnis der endotrophen Mykorrhiza. (Beihefte zum Botan. Centralblatt. 1900.)
- Bitter. Ernährungsphysiologie der Flechten. (Jahrbüch. für wiss. Botan. 1898.)
- Bonnier, G. Recherches sur la synthèse des Lichenes. 1869.
- Bottomley. The root-nodules of *Myrica gale*. (Annals of Botany. 1912.)
- Brown, W. Studies in the physiology of Parasitism. (Annals of Botany. XXIX & XXX; 1915—1916.)
- Brockmann-Jerosch und Rübeler. Die Einteilung der Pflanzengesellschaften. 1912.
- Bruhn. Beiträge zur experimentellen Morphologie und Anatomie der Luftwurzeln. (Flora. 1910.)
- Burgeff, H. Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena. 1909.
- Auszucht tropischer Orchideen aus Samen. Jena. 1911.
- Busse. Epiphyllie Kryptogamen im Regenwald von Kamerun. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1905.)
- Centralblatt für Bacteriologie und Parasitenkunde.
- Clements. Research-methods in ecology. 1905.
- Plantphysiology and ecology. 1907.
- Czappek. Die Ranken von *Entada*. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1909.)
- Beiträge zur Morphologie und Physiologie der epiphytischen Orchideen Indiens. (Sitzungsber. der Wiener Akad. 1909.)
- Данилов, А. Н. О взаимоотношениях между гонидиями и грибным компонентом лишайникового симбиоза. (Известия Имп. СПб. Бот. Сада. X; 1910.)
- Дарвин, Ч. О движениях и повадках лазящих растений. Перев. И. Петровского под ред. К. Тимирязева. Изд. Ю. Лепковского. Москва. 1908.
- De Bary, A. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig. 1884.
- Die Erscheinung der Symbiose. 1879.
- Delacroix et Maublanc. Maladies des plantes cultivées. Paris. 1909.
- Duggar, V. M. Fungous diseases of plants. Boston. 1909.
- Еленкин, А. А. Отношение лишайникового симбиоза к эволюции организмов. (Труды Имп. СПб. О-ва Ест. XXXVIII; 1907.)
- К вопросу о внутреннем сапрофитизме у лишайников. (Известия Имп. СПб. Бот. Сада. 1902 и 1904.)
- Симбиоз как идея подвижного равновесия сожительствующих организмов. (Труды Имп. СПб. О-ва Ест. XXXVII; 1906.)
- Elfvig, E. Untersuchungen über die Flechtengonidien. (Acta Soc. Sc. Fennicae. 1913.)

- Eriksson. Sur l'origine et la propagation de la rouille des Céréales par la Sémence. (Ann. Sc. nat. VIII Série. XIV; 1901; XV; 1902.)
- Eriksson, J. Ueber Spezialisierung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen. (Ber. deutsch. botan. Ges. XII; 1884.)
- Eriksson, J. und Henning. Die Pilzkrankheiten. Leipzig. 1913.
- Фаминцын, А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов. (Зап. Имп. Акад. Наук. СПб. VII. Sér. XX; 1907. Известия Имп. Акад. Наук. 1912.)
- Faber, F. C. von. Das erbliche Zusammenleben von Bakterien und tropischen Pflanzen. (Jahrbuch. für wiss. Botan. LI; 1912.)
- Fitting. Beziehungen zwischen den epiphyllen Flechten und den von ihnen bewohnten Blättern. (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg. 1910.)
- Frank, B. Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorrhiza. (Ber. deutsch. botan. Ges. VI; 1888.)
- Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau. 1895—96.
- Galland, J. Etude sur les Mycorrhizes endotrophes. (Rev. gén. Botanique. XVII; 1905.)
- Giesenhagen. Die Moostypen der Regenwälder. (Annal du Jard. botan. de Buitenzorg. 1910.)
- Goebel, K. Die Epiphyten. Pflanzenbiologische Schilderungen. II; 1893.
- Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg. 1898.
- Ueber epiphytische Farne und Muscineen. (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg. VII; 1890.)
- Gonnermann. Die Bakterien in den Wurzelknöllchen der Leguminosen. (Landw. Jahrbuch. 1894.)
- Graebner. Die Veränderung natürlicher Vegetationsformationen ohne Klimawechsel. (Botan. Jahrbuch. von Engler. XLIX; 1913.)
- Groom, P. Contribution to the knowledge of monocotyledonous saprophytes. (Journal of Linn. Soc. Botany. XXXI; 1895.)
- Guttenberg, H. R. Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig. 1905.
- Hannig, E. Die Bindung freien atmosphärischen Stickstoffs durch pilzhaltiges *Lolium temulentum*. (Ber. deutsch. botan. Ges. XXIa. 1908.)
- Hartig, R. Lehrbuch der Baumkrankheiten. Berlin. 1900.
- Hellriegel, H. und Wilfarth, H. Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. (Beih. zu d. Zeitschr. der Ver. f. d. Rübenzucker-Industrie. Berlin. 1888.)
- Heinricher, E. Zur Entwicklungsgeschichte einiger grüner Halbschmarotzer. (Ber. deutsch. botan. Ges. XVII; 1899.)
- Jance. Les endophytes radicaux etc. (Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg. 1896.)
- Johow, Fr. Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt. (Jahrbuch. für wiss. Botanik. XVI; 1885. XX; 1889.)
- Karsten, G. Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg. XII; 1894.)
- Кернер фон Марилаун, А. Жизнь растений. Перев. под ред. И. Бородина. I. СПб. 1899.

- Klebahn, H. Die wirtwechselfenden Rostpilze. 1904.
 — Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie. 1912.
- Koch, L. Die Klee- und Flachsseide etc. Heidelberg. 1880.
 — Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg. 1887.
- Küster, W. Pathologische Pflanzenanatomie. II Aufl. Jena. 1916.
- Kotte. Ueber einige neue Fälle von Nebensymbiose. Jena. 1910.
- Linsbauer. Ueber Wachstum und Geotropismus der Aroideenwurzeln. (Flora. 1907.)
- Löw. Anfänge epiphytischer Lebensweise bei Gefäßpflanzen Norddeutschlands. (Verhandl. Botan. Vereins Prov. Brandenburg. 1893.)
- MacDougal, D. and Cannon, W. The conditions of Parasitism in Plants. Washington. 1910.
 — Symbiotic saprophytism. (Annals of Botany. 1899.)
- Magnus, W. Studien an der endotrophen Mykorrhiza von Neottia. (Jahrbüch. für wiss. Botanik. XXXV. 1900.)
- Massee, G. On the origin of Parasitism in Fungi. (Philos. Transactions of the Roy. Soc. of London. Series B. CXC VII; 1905.)
- Mazé, M. Les microbes des nodosités des Légumineuses. (Ann. de l'Institut Pasteur. 1890.)
- Meyer. Zur Lebensgeschichte der *Trentepohlia mubrina*. (Bot. Ztg. 1909.)
- Мережковский, К. Теория двух плазм, как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань. 1909.
- Mez. Physiologische Bromeliaceenstudien. (Jahrbüch. für wiss. Botan. 1904.)
- Möller. Mykorrhiza und Stickstoffernährung. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1907.)
- Moos. The Fundamental units of Vegetation. (New Phytologist. IX; 1910.)
- Neger, Fr. W. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart. 1913.
- Nestler, A. Zur Kenntnis der Symbiose eines Pilzes mit dem Taumelloch. (Sitzungsber. der Wiener Akademie. Mat.-naturw. Klasse. CXIII; 1904.)
- Paczosky. O formacych roślinnych i o pochodzeniu flory poleskiej. (Pamiętn. Phisyograficzny. XVI; 1900.)
- Pearce, G. J. A Contribution to the Physiology of *Cuscuta*. (Annals of Botany. 1894.)
 — The Nature of the Association of Alga and Fungus in Lichens. (Proc. of the California Acad. of Sc. Botany. I; 1899.)
- Peklo, J. Beitrag zur Lösung des Mykorrhizaproblems. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1909.)
 — Die epiphytische Mykorrhiza nach neueren Untersuchungen. (Bull. int. de l'Acad. d. Sc. Bohème. 1908.)
- Перфильев, Б. В. К учению о симбиозе. (Журнал микробиологии. I; 1914.)
- Raciborski. Biologische Mitteilungen. (Flora. 1898.)
- Reinke. Abhandlungen über Flechten. (Jahrbüch. für wiss. Botan. XXVI; 1894. XXVIII; 1896.)
- Schenk. Beiträge zur Biologie der Lianen. (Botan. Mitteilungen aus den Tropen. 1897.)
- Schibata. Cytologische Studien über endotrophe Mykorrhizen. (Jahrbüch. für wiss. Botan. 1902.)

- Schimper, A. F. W. Die epiphytische Vegetation Amerikas. (Botan. Mitteil. aus den Tropen. Jena. 1888.)
- Schlicht. Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mykarhizen. (Landwirtsch. Jahrbüch. 1889.)
- Schneider, A. A. Text-Book of General Lichenology. 1897.
- Schwendener, S. Ueber die Beziehungen zwischen Algen und Flechtengonidien. (Bot. Ztg. 1868.)
- Algentypen der Flechtengonidien. Basel. 1896.
- Solms-Laubach, H. Ueber den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. (Jahrbüch. für wiss. Botan. VI; 1867 bis 1868.)
- Sorauer, P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin. 1909.
- Spratt. The morphology of the Root tubercles of *Alnus* and *Elaeagnus* etc. (Annals of Botany. 1912.)
- Stakman, E. C. and Piemeisel, P. Biologic Forms of *Puccinia graminis* on Cereals and Grasses. (Journ. of Agric. Research. X; 1917.)
- Stahl. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Leipzig. 1877.
- Sinn der Mykorhizenbildung. (Jahrbüch. für wiss. Botan. 1900.)
- Stutzer. Beiträge zur Morphologie der als *Bacterium radiculicola* beschriebenen Organismen. (Mitteil. des Landw. Inst. d. Kgl. Univ. Breslau. 1900.)
- Süchting, H. Kritische Studien über die Knöllchenbakterien. (Centralblatt für Bakteriologie. II Abth. XI; 1904.)
- Tischler, G. Kurzer Bericht über die von Eriksson und mir ausgeführten Untersuchungen über das vegetative Leben des Gelbrostes, *Puccinia glumarum* Eriks. et Henn. (Biolog. Centralblatt. XXIV; 1904.)
- Tobler. Zur Ernährungsphysiologie der Flechten. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1911.)
- Physiologisches Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1909.)
- Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. (Jahrbüch. für wiss. Botan. 1911.)
- Treub, M. Sur une nouvelle catégorie des plantes grimpantes. (Annal. du Jard. botan. de Buitenzorg. 1882 & 1883.)
- Tubeuf. Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht. Berlin. 1895.
- Вавилов, Н. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. (Известия Петровской С. X. Академии. 1918.)
- Volkart. Untersuchungen über den Parasitismus der Pedicularisarten. Zürich. 1899.
- Warming, E. Oecology of Plants. 1909.
- Went, F. A. Ueber Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg. XII; 1893.)
- Westermaier und Ambronn. Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen. (Flora. 1881.)
- Weyland, H. Zur Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen. (Jahrbüch. für wiss. Botanik. LI; 1912.)
- Zach, F. Cytologische Untersuchungen an den Rostflecken des Getreides und die Mycoplasmatheorie. (Sitzungsber. der Wiener Akademie. Mat.-Naturw. Klasse. I Abt. CXIX; 1910.)

Zeijlstra. Bidrage tot de Kentnis der Houtige Lianen. Amsterdam. 1911.
Zellner. Symbiose der Pflanzen als chemisches Problem. (Beihefte zum Botan. Centralblatt. 1912.)

Сукачев, В. Н. Введение в учение о растительных сообществах. Петроград. 1915.
— Болота, их образование, развитие и свойства. Петроград. 1915.

2. Социальные отношения между растениями и животными.

Baccarini. Sui micozoocedii od Ambrosiagallen. (Bull. Soc. botan. Italiano. 1909.)

Beauverie. Les champignons dites Ambrosia. (Ann. Sc. nat. Botan. 1910.)

Benecke. Thermonastische Krümmungen der *Drosera*-Tentakeln. (Jahrbuch. für wiss. Botanik. 1909.)

Birger. Ueber endozoische Samenverbreitung durch Vögel. (Svensk. Bot. Tidskr. 1907.)

Bobisut. Ueber den Funktionswechsel der Spaltöffnungen in der Gleitzone der *Nepenthes*-Kannen. (Sitzungsber. der Wiener Akademie. 1910.)

Clautrian. La digestion dans les urnes de *Nepenthes*. Bruxelles. 1900.

Darboux et Houard. Catalogue systématique des Zoocécidies de l'Europe et du Bassin Méditerranée. Paris. 1901.

Дарвин, Ч. Насекомоядные растения. Перев. с англ. Э. и Ф. Крашенинниковых. Изд. Ю. Лепковского. IV. Москва. 1910.

— Изменение животных и растений в домашнем состоянии. Изд. Ю. Лепковского. VI. Москва. 1910.

De Candolle, A. Origine des plantes cultivées. Paris. 1886.

Delpino, F. Funzione mirmecofila nel regno vegetale. Bologna. 1886.

Emery. Alcune Esperienze sulle formiche granivore. (Reedic. R. acad. Scienze. Bologna. 1912.)

Fenners. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. (Flora. 1904.)

Goebel. Pflanzenbiologische Schilderungen. II; 1891.

Haberlandt und Graff, von. Bau und Bedeutung der Chlorophyllzellen von *Convolvula Roscoffensis*. Leipzig. 1891.

Heinricher. Zur Biologie von *Nepenthes*. (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg. 1906.)

Hehn, V. Kulturpflanzen und Haustiere. Berlin. 1902.

Hennings, P. (Naturwissensch. Wochenschrift. 1899.)

Hildebrand. Ueber Aehnlichkeiten im Pflanzenreich. Leipzig. 1902.

Huber, J. Ueber die Koloniengründung bei *Atta sexdens*. (Biolog. Centralblatt. 1905.)

Huth, E. Myrmecophile und myrmecophobe Pflanzen. Berlin. 1887.

Ihering. Die Cecropien und ihre Schutzameisen. (Engler's Botan. Jahrbuch. 1907.)

Jensen, H. *Nepenthestiere*. (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg. III. Supl. 1910.)

Kniep. Ueber die Bedeutung des Milchsaftes. (Flora. 1905.)

Küster. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena. 1903.

— Die Gallen der Pflanzen. Leipzig. 1911.

Liebmann. Schutz Einrichtungen gegen Vogelfraß. (Jenaische Ztschr. Naturw. 1910.)

- Lundström, A. N. Die Anpassungen der Pflanzen an die Tiere. Upsala. 1887.
- Lützenburg. Beitrag zur Kenntnis der Utriculariaceen. (Flora. 1910.)
- Miehe. Javanische Studien. (Abhandl. K. Sächs. Gesellsch. 1911.)
- Möller, A. Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Jena. 1892.
- Molliard, M. Recherches physiologiques sur les galles. (Rev. gén. botan. XXV; 1913.)
- Neger, Fr. W. Ambrosiapilze. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1908. 1909. 1910. 1911.)
- Neue Beobachtungen an körnersammelnden Ameisen. (Biolog. Centralblatt. 1910.)
- Nestler. Ueber hautreizende Primeln. (Ber. deutsch. botan. Ges. 1900.)
- Oltmanns. Morphologie und Biologie der Algen. II.
- Petch. The fungi of certain Termite nests. (Annals of R. botan. Garden Pyradencia.)
- Peyer. Biologische Studien über Schutzstoffe. Jena. 1911.
- Raciborski. Ueber myrmecophile Pflanzen. (Flora. 1900.)
- Reinhardt, L. Kulturgeschichte der Nutzpflanzen. München. 1911.
- Ridley. Symbiosis of ants and plants. (Annals of Botany. 1911.)
- Rettig. Ameisenpflanzen — Pflanzenameisen. (Beihefte zum Botan. Centralblatt. 1904.)
- Rostock. Biologische Bedeutung der Drüsenhaare bei *Dipsacus silvestris*. (Botan. Ztg. 1904.)
- Schimper, A. F. W. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. (Botan. Mittheil. aus d. Tropen. 1888.)
- Schmid. (Flora. 1912.)
- Schneider-Orelli. Die Uebertragung und Keimung des Ambrosiapilzes etc. (Naturw. Ztschr. für Forst- und Landwirtschaft. 1911.)
- Schumann, K. Ueber afrikanische Ameisenpflanzen. (Ber. deutsch. botan. Ges. IX; 1892.)
- Sommerstorff. Ein tierfangender Pilz. (Oesterreich. Botan. Ztg. 1911.)
- Stahl. Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfraß. (Festschrift für E. Haeckel. 1904.)
- Pflanzen und Schnecken. Jena. 1888.
- Ule. Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen. (Flora. 1905.)
- Ameisenpflanzen. (Engler's Botan. Jahrbüch. 1906.)
- Vines. The proteolytic enzymes of *Nepenthes*. (Ann. of Botany. 1898.)
- Warburg, O. Ueber Ameisenpflanzen. (Biolog. Centralblatt. XII; 1892.)
- Weidel. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen. (Flora. 1911.)
- Wheeler's. A new agricultural ant from Texas etc. (Americ. Naturalia. 1907.)
- Zopf. Die Pilze. Breslau. 1890.

Литературу о животных, участвующих в опылении растений и распространении семян и плодов, см. в отделе о размножении растений.

О животных, причиняющих заболевания растениям, см. в цитированных выше сочинениях о болезнях растений.

Омельянский, В. Л. Основы микробиологии. III-е изд. Петроград. 1917. Здесь приведены главнейшие сочинения о патогенных микробах и иммунитете.

III. География растений.

Бекетов, А. География растений. СПб. 1896.

Bonnier, G. Adaption des plantes au climat alpin. (Ann. Sc. nat. VII-e Série. Botanique. XX; 1894.)

- Contejean, Ch. Géographie botanique. Paris. 1881.
 De Candolle, A. Géographie botanique raisonnée. 1856.
 Drude, O. Handbuch der Pflanzengeographie. 1890.
 — Deutschlands Pflanzengeographie. 1895.
 Engler, Ad. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. 1879—1882.
 Flahault, Ch. Les progrès de la géographie botanique depuis 1884, ses état
 actuel, ses problèmes. (Progressus rei botanicae. Jena.)
 Фомин, А. Болота Европейской России. СПб. 1898.
 Гризобах, А. Растительность земного шара согласно климатическому ее рас-
 пределению. Перев. с нем. А. Бекетова. СПб. 1874.
 Humboldt, Al. Ansichten der Natur. III. Aufl. Stuttgart und Tübingen.
 Краснов, Н. И. География растений. Харьков. 1899.
 Кузнецов, Н. Обзоры работ по фитогеографии России. 1890—1896. Ежегодн.
 Имп. Русск. Географическ. Об-ва).
 Meyer. Grundriß der Pflanzengeographie. 1836.
 Schimper, A. F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage.
 Jena. 1898.
 Варминг, Е. Ойкологическая география растений. Перев. М. Голенкина и
 В. Арнольди. Москва. 1901.
 Willkomm, M. Die Vegetation der Erde. Leipzig. 1896.

Оглавление.

	Страница
Предисловие	5—6
Введение. Краткий исторический очерк развития научных воззрений на организм растения. Представление Аристотеля. Идея о самопроизвольном зарождении организмов. Понятие о виде, как о постоянной биологической единице. Родство растений и животного в представлениях эволюционной теории. Связь организации растения со способом его питания. Философские представления об организме. Витализм и материализм. Основной метод научного исследования растений. Разделение ботаники на отрасли	7—21
<i>Литература</i>	21—25

Отдел I. Морфология клетки.

Глава I. Клетка, как элементарная единица в построении тела растения. Свободно живущие клетки. Общая морфология клетки. Неклеточные растения. Внешняя форма клеток	27—35
Глава II. Протоплазма и ее химический состав	36—41
Глава III. Физическое строение протоплазмы. Движение протоплазмы, как признак ее жизненного состояния. Отличительные свойства проницаемости живой протоплазмы. Явление плазмолиза. Раздражительность протоплазмы	42—50
Глава IV. Клеточное ядро. Его химический состав и физическое строение. Деление ядра. Значение ядра в жизни клетки	50—58
Глава V. Пластиды и хондриозомы. Различные формы пластид, их строение и происхождение. Движения пластид	58—65
Глава VI. Пигменты пластид и их характеристика. Включения пластид. Крахмальные зерна, их морфология, состав и свойства. Алейроновые зерна	65—78
Глава VII. Клеточная оболочка, ее химический состав и строение. Рост оболочки. Теория внедрения и наложения. Клеточный сок. Вещества, растворенные в клеточном соке. Межклетное вещество. Образование клеток	78—92
<i>Литература</i>	92—96

Отдел II. Общие условия поступления веществ в клетку.

Глава VIII. Поступление воды в живую клетку. Явления набухания. Проницаемость клеточной оболочки и протоплазмы. Живая клетка, как осмотическая система. Тургорное и осмотическое давление	97—104
--	--------

	Страница
Глава IX. Определение осмотического давления в живой клетке. Изосмотический коэффициент. Поступление в клетку растворенных в воде веществ. Эндосмос и экзосмос. Механизм накопления поглощенных веществ. Поступление газов. Избирательная способность живой клетки	104—111
<i>Литература</i>	111
 Отдел III. Общие условия химического обмена веществ в живой клетке.	
Глава X. Температурные условия для химических реакций в живой клетке. Применение каталитических реакций и общее свойство растительных катализаторов. Ход энзиматической реакции в зависимости от температуры. Чувствительность энзим к воздействию разных агентов. Энзимные яды	112—118
Глава XI. Регулирующий аппарат живой клетки. Обратимость энзиматических реакций. Понятие о физиологическом оптимуме. Ионные реакции в лаборатории живой клетки	118—122
<i>Литература</i>	122
 Отдел IV. Синтез органического вещества растительным организмом.	
Глава XII. Понятие о хемосинтезе. Различные формы хемосинтезирующих растений и реакции, служащие для добывания энергии	123—127
Глава XIII. Фотосинтез, его внешнее выражение и методы исследования. Фотосинтезирующий аппарат живой клетки. Первые продукты фотосинтеза. Гипотеза Байера	127—134
Глава XIV. Фотосинтез. Влияние внешних условий на энергию фотосинтеза. Содержание CO_2 во внешней среде. Вода. Замена CO_2 другим соединением. Температура. Свет	134—142
Глава XV. Фотосинтез. Влияние внутренних условий на энергию фотосинтеза. Значение хлорофилла. Влияние количества хлорофилла в пластидах на энергию фотосинтеза. Влияние накопления продуктов фотосинтеза. Энергетика фотосинтеза. Ограничивающие факторы и закон минимума. Исторический очерк изучения фотосинтеза	142—153
Глава XVI. Условия образования и накопления хлорофилла в пластидах. Влияние температуры и света на зеленение. Влияние кислорода. Влияние углеводов. Возникновение фотосинтетического аппарата и фотосинтеза у растений. Пурпурные и зеленые бактерии	153—159
<i>Литература</i>	159—162
 Отдел V. Зольные составные части и их усвоение живой клеткой.	
Глава XVII. Зола растений, ее количество и входящие в ее состав элементы. Избирательная способность живой клетки. Необходимые зольные элементы и методы их определения. Уравновешенные питательные растворы. Стимулирующее действие минеральных солей на развитие растений	163—170
<i>Литература</i>	170—171

Отдел VI. Усвоение азота.

Страница

Глава XVIII. Усвоение азота высшими растениями. Источники связанного азота в почве. Организмы, связывающие газообразный азот атмосферы. Синтез белковых соединений у высших растений	172—179
<i>Литература</i>	179

Отдел VII. Питание гетеротрофных организмов.

Глава XIX. Автотрофное и гетеротрофное питание. Паразиты и сапротиты. Питательная ценность различных органических веществ. Специализация в сапротитном питании. Чистые культуры и их значение для изучения питания	180—187
<i>Литература</i>	187

Отдел VIII. Процессы дезассимиляции и обмен энергии у растений.

Глава XX. Общее понятие о процессе дезассимиляции. Дыхание растений. Дыхательный коэффициент. Изменения дыхательного коэффициента и причины этих изменений. Интрамолекулярное дыхание	188—195
Глава XXI. Дыхание. Сходство интрамолекулярного дыхания со спиртовым брожением. Бродительный энзим дрожжей. Общая схема химических процессов кислородного дыхания. Влияние на дыхание внешних и внутренних условий. Энергия дыхания у растений. Аэробноз и анаэробноз. Брожения, их общая характеристика и классификация	195—204
Глава XXII. Общая схема круговорота органического вещества. Взаимоотношения физиологически различных групп растительных организмов в процессе накопления и минерализации органического вещества. Обмен энергии. Виды энергии, используемые растительным организмом. Выделение тепла растением. Свечение. Электрическая энергия. Механическая энергия	205—213
<i>Литература</i>	213—215

Отдел IX. Усложнение организации растения.
Морфология основных органов.

Глава XXIII. Общее понятие о росте и развитии организма. Отличие роста организма от роста кристалла. Общее понятие о размножении организмов. Переход от одноклеточного организма к многоклеточному. Зооглеи бактерий, колонии водорослей. Применение принципа разделения труда в многоклеточном организме. Соматическая и репродуктивная части многоклеточного организма. Неклеточные растения. Полиэнергидное и моноэнергидное направления в усложнении организации растения	216—228
Глава XXIV. Организационные и приспособительные черты организации. Дифференцировка тела у неклеточных растений. Обособление стебля, листа и корня. Морфология стебля и листа у высших растений. Характеристика побега. Ветвление стебля. Долговечность стебля. Строение листа и формы его. Формации листьев. Жилкование. Листорасположение. Понятие о симметрии в строении тела растения. Метаморфозы стебля и листа. Морфология корня и его метаморфозы	228—258

Анатомия основных органов растения.

Страница

Глава XXV. Понятие о ткани. Ложная ткань. Первичная образовательная ткань и продукты ее дифференцировки. Кожница и ее строение. Устьица. Гидатоды. Волоски. Шипы. Физиологические функции кожицы	258—270
Глава XXVI. Сосудистоволокнистые пучки. Замкнутые и открытые пучки. Пучки общие и специальные. Следование пучков в стебле. Строение замкнутого пучка кукурузы и характеристика элементов, входящих в состав пучка. Строение стебля у растений с замкнутыми пучками. Кольцо утолщения у драцен. Характеристика механической ткани. Строение стебля у растений с открытыми пучками. Сердцевинные лучи первичные и вторичные. Годичные слои в древесине	270—285
Глава XXVII. Характеристика элементов, возникающих из камбия. Строение первичной коры. Колленхима. Эндодерма. Периккл. Пробковая ткань. Перидерма. Корка. Чечевички. Моностеллия. Полистеллия. Строение точки роста стебля. Анатомия корня: первичное строение, вторичные изменения. Анатомия листа	286—310
<i>Литература</i>	310—313

Отдел X. Вторичные физиологические функции.

Глава XXVIII. Поглощение воды высшими сухопутными растениями. Роль корневой системы. Зависимость поглощения воды корнями от внешних условий	314—321
Глава XXIX. Необходимость испарения воды для сухопутных растений. Методы изучения явлений испарения воды надземными органами. Влияние внешних условий на испарение: температура, влажность воздуха, свет, движение воздуха. Регулирование испарения устьичным аппаратом. Устьичное и кутикулярное испарение. Отношение испарения к фотосинтезу. Продуктивность транспирации у разных растений	322—328
Глава XXX. Проведение воды по телу растения. Проведение путем осмоса. Проведение по сосудам и древесине. Значение сосудов в проведении воды. Передача воды из сосудов в клетки испаряющие. Передача воды из поглощающих клеток корня в сосуды. Плач растений и сила корневого давления. Состав сока плачущих растений и количество вытекающего сока. Влияние внешних агентов на плач растений. Выделение капельножидкой воды растением. Скорость передвижения воды по телу растения	328—338
Глава XXXI. Передвижение воды по телу растения. Корневое давление и всасывающая сила кроны, как активные двигатели. Присутствие газов в жидкости, передвигающейся по сосудам древесины. Частичное осушение древесины. Передвижение по телу растения веществ, растворенных в воде. Нисходящий ток и пути его передвижения. Мобилизация и передвижение запасных органических веществ. Поступление и передвижение газов по телу растения	338—352
Глава XXXII. Пищеварение у растений. Вещества, выделяемые растениями. Выделительные органы растений. Гидатоды. Пищеварительные железы. Наружные выделительные железы. Секреторные ходы и каналы. Продукты выделений. Млечные сосуды и их содержание	353—362
<i>Литература</i>	362—365

Отдел XI. Рост и движения растений.

	Страница
Глава XXXIII. Понятие о внешних признаках роста. Рост протоплазмы. Рост клеточной оболочки. Роль тургора в процессе роста. Закон наименьших поверхностей. Рост многоклеточного органа и его составляемые. Зона роста у корней. Большой период и большая кривая роста. Ростовое движение и его характер. Зона роста стебля. Зона роста листа. Скорость ростового движения. Рост органов в толщину. Укорачивание корней под влиянием роста. Напряжение тканей в растущих органах	366—374
Глава XXXIV. Влияние внешних агентов на рост. Влияние температуры. Влияние света. Суточная периодичность роста. Влияние лучей различной длины волны. Влияние силы тяжести. Влияние механического давления. Влияние химических агентов. Питательные минеральные соли. Влияние кислорода. Влияние углекислого газа. Стимулирующее действие различных веществ на рост	374—381
Глава XXXV. Движения у растений. Тургорные движения. Классификация движений активных. Ростовые движения. Геотропизм. Сила тяжести, как раздражитель. Опыты Найта. Клиностаг. Положительный и отрицательный геотропизм. Характеристика геотропического изгиба. Автотропизм. Время реакции. Время восприятия раздражения. Зависимость времени восприятия от величины действующей силы. Внутренний механизм восприятия силы тяжести. Ортропные и плаготропные органы. Влияние внешних условий на явления геотропизма. Эпинастия и гипонастия	381—391
Глава XXXVI. Движения растений. Фототропизм и его внешние проявления. Место восприятия фототропного раздражения, передача раздражения. Механизм восприятия. Влияние напряженности света. Влияние лучей различной длины волны. Зависимость фототропных изгибов от температуры. Термотропизм. Электротропизм. Гальванотропизм. Хемотропизм. Осмотропизм. Аэротропизм	391—402
Глава XXXVII. Движения растений. Вьющиеся растения. Гаптотропизм. Никтинастические движения. Сон растений. Эпинастия и гипонастия. Сейсмонастия	402—411
Глава XXXVIII. Движения растений. Автономные движения. Локомоторные движения растений. Ориентировочные локомоторные движения. Хемотаксис. Осмотаксис. Фототаксис. Термотаксис. Гальванотаксис. Движения пластид. Движение клеточных ядер	411—418
<i>Литература</i>	418—421

Отдел XII. Размножение растений.

Глава XXXIX. Понятие о размножении растений. Вегетативное и половое размножение. Размножение у бактерий. Размножение одноклеточных водорослей. Размножение у многоклеточных водорослей. Размножение у грибов	422—433
Глава XL. Органы размножения у мхов. Чередование поколений. Размножение у папоротникообразных. Зародыш у папоротников. Апогамия. Микро- и макроспоры. Размножение у семенных растений. Микро- и макроспорангии у саговников. Размножение у хвойных. Генеративные ядра. Пыльцевая трубка. Размножение у покрытосемянных. Цветок и его строение. Тычинки и пестики. Половой аппарат. Опыление. Оплодотворение. Строение зародыша и семени. Формы и строение плодов	433—472

Глава XLI. Биологическое значение вегетативного и полового размножения. Общее понятие о наследственности. Значение ядра в явлениях наследственности. Наследственные зачатки. Значение редукционного деления ядра. Обособление хромозом мужской и женской линий. Гаплоидное и диплоидное поколения. Внешние признаки, как выражение наследственных зачатков. Исследования Менделя над помесями у растений. Признаки, господствующие и подчиненные. Расхождение признаков по данным Менделя	472—481
Глава XLII. Половое размножение у растений. Расхождение наследственных факторов, как основа расщепления признаков. Дигбриды. Новые комбинации признаков у дигбридов и полигибридов. Общие законности в процессе наследования признаков. Передача по наследству пола. Неоднородные гибриды в первом поколении. Мозаичные гибриды. Биологическое значение полового акта	482—493
Глава XLIII. История открытия полового акта у растений. Ксени. Прививочные помеси. Химеры. Физиологическая сторона бесполого и полового размножения. Редукция пластидного аппарата в репродуктивной части организма. Общая схема эволюции репродуктивной части растения вместе с усложнением его организации	494—509
Глава XLIV. Условия слияния гамет. Хемотаксис и хемотропизм в половом акте. Халазогамия. Приспособления, направленные к достижению перекрестного оплодотворения. Приспособления к перекрестному опылению у цветковых растений. Ветроопыляемые растения. Раздельнополость. Протандрия и протогиния. Гетеростилия. Опыление при посредстве животных. Различные приспособления, связанные с участием животных в опылении. Физиологическое значение слияния гамет. Партеногенезис. Приспособления к рассеиванию семян и плодов	509—532
<i>Литература</i>	532—537
Отдел XIII. История развития растительного организма (эмбриология).	
Глава XLV. Общее понятие о развитии организма. Цикл развития и стадии развития. Внешние черты развития у одноклеточных растений. Состояние покоя. Постоянство внешней формы. Внутренние формообразующие факторы. Взаимоотношение между ростом и формообразованием у низших растений	538—548
Глава XLVI. Полярность, как выражение внутренних процессов развития. Влияние внешних условий на проявление полярности у низших растений. Полярность и симметрия в построении тела растения. Приспособительные и организационные признаки. Влияние полового размножения на эволюцию формы и организационные признаки. Влияние полового размножения на эволюцию формы и развитие растительного организма. Разные типы развития у низших растений. Влияние внешних условий на чередование и смену стадий развития	549—562
Глава XLVII. Морфологическая граница между высшими и низшими растениями. Цикл развития у мхов. Чередование поколений. Цикл развития папоротникообразных растений. Редукция полового поколения в связи с переходом к сухопутному образу жизни у семенных растений. Цикл развития у семенных растений. Развитие белка и зародыша семени	562—578

Глава XLVIII. Стадия покоя у семян. Анабиоз. Условия прорастания семян. Температура. Вода. Свет. Физиологические явления прорастания. Дыхание. Мобилизация запасов семян. Морфология прорастания. Рост корешка, подсемянодольного колена, почечки. Постепенное усложнение организации проростка. Стадия вегетативного роста у высших растений. Возникновение и развитие осей. Длинные и укороченные побеги. Отмирание старых органов. Порядок заложения новых точек роста. Внутренняя дифференцировка и отмирание тканей	578—592
Глава XLIX. Наследственные факторы развития. Корреляции между органами высшего растения. Явления регенерации у растений. Три типа восстановления утраченных органов. Влияние внешних условий на проявление полярности у высших растений. Прививка. Влияние привитых частей друг на друга	592—604
Глава L. Явления периодичности в процессе развития. Периодичность в развитии вегетативных побегов. Стадия покоя вегетативных частей растения. Периодичность сбрасывания листвы. Периодичность в развитии вегетативного побега. Метаморфозы главных органов и их периодичность. Стадия цветения. Влияние внешних факторов на наступление стадии цветения. Корреляции между соматической и репродуктивной частями у высших растений. Механизм воздействия внешних факторов	604—616
Глава LI. Корреляции между органами цветка. Влияние внешних агентов на развитие растения. Формативное действие: температуры, света, силы тяжести, химических агентов среды, влажности атмосферы, растительных и животных паразитов. Уклонения от нормального хода развития под влиянием внутренних факторов. Различные формы наследственных уродств	616—634
<i>Литература</i>	634—637

Отдел XIV. Эволюция в растительном царстве.

Глава LII. Общее понятие о виде, как основной единице для классификации растительных форм. Понятие о роде. Номенклатура растений. Естественные и искусственные классификации растений. Классификация Линнея. Новейшие естественные системы растений	638—647
Глава LIII. Описание растительных форм. Мухophyta. Schizophyta. Chlorophyceae	647—676
Глава LIV. Описание растительных форм. Chlorophyta. Phaeophyta. Rhodophyta. Fungi	676—713
Глава LV. Лишайники (Lichenes). Мхи (Bryophyta). Папоротникообразные (Pteridophyta)	713—736
Глава LVI. Голосемянные (Gymnospermae). Покрытосемянные (Angiospermae). Класс однодольных (Monocotyledones)	736—767
Глава LVII. Покрытосемянные (Angiospermae). Класс двудольных (Dicotyledones)	767—801
Глава LVIII. Историческое развитие растительного царства на земле. Главнейшие этапы в смене растительных форм. Родство современных растений с растениями прежних геологических эпох. Вымирание видов и появление новых видов. Принцип эволюции в развитии растительного царства	801—819

Глава LIX. Соотношение между внутренней организацией вида и внешними условиями среды. Пластичность растения и амплитуда пластичности. Модификации и их отношение к наследственности. Мутации и их отличие от модификации. Различные категории мутации. Индуцированные модификации	819—830
Глава LX. Приспособление растения к условиям среды. Приспособляемость и приспособленность. Основные приспособительные черты. Рудиментарные органы. Приспособительные черты по отношению к определенным факторам роста и развития. Приспособления к температуре среды. Температурная амплитуда развития растения. Приспособления к низким температурам. Приспособления к высоким температурам. Сдвиги кардинальных температур: минимума, оптимума, максимума	830—844
Глава LXI. Вода, как фактор, вызывающий приспособительную деятельность растения. Приспособления, связанные с поглощением воды. Осмотическое давление клеточного сока. Корневая система и приспособления, связанные с ее развитием. Приспособления к поглощению воды надземными частями. Приспособления, связанные с испарением воды. Приспособления, связанные с передвижением воды по телу растения. Водные растения. Растения амфибии, гидрофиты, мезофиты, ксерофиты. Видовая пластичность по отношению к условиям водоснабжения	844—863
Глава LXII. Приспособления к содержанию солевых элементов в среде. Приспособления к питанию органическими веществами. Приспособления к свету. Максимум и минимум светового довольствия. Содержание хлорофилла в хлоропластах. Ориентировочные приспособления. Приспособления, связанные с размножением растений	863—877
Глава LXIII. Приспособление, как фактор эволюции. Гипотеза Ламарка. Теория Дарвина. Естественный отбор, как фактор эволюции видов. Фактические данные о приспособленности растений. Первичные и вторичные приспособления. Приспособление и усложнение организации. Мутации и теория Де-Фриза. Гибридизация, как источник новых видов. Прогрессивная эволюция в растительном царстве	877—889
<i>Литература</i>	889—897

Отдел XV. Экология и география растений.

Глава LXIV. Взаимоотношения между индивидуумами одного и того же вида. Общественные виды. Паразитизм и его отношение к сапрофитизму. Взаимоотношения паразита и растения-хозяина. Паразиты из группы грибов и их характеристика. Паразиты из группы цветковых растений	898—920
Глава LXV. Средства защиты от нападения паразитов. Пассивный иммунитет. Активный иммунитет. Симбиоз у лишайников. Микоризы. Сожительство бобовых с бактериями. Эпифиты. Лианы ..	920—940
Глава LXVI. Общее понятие о растительном сообществе. Влияние видов-соседей друг на друга. Ярусность насаждений. Господствующие виды в сообществе. Изменчивость видового состава сообщества. Динамика развития сообщества. Влияние внешних и внутренних факторов. Смена сообществ во времени и ее причины. Классификация растительных сообществ	941—952

Глава LXVII. Взаимоотношения между растениями и животными. Животные, как прямые нахлебники растений. Защитные средства растений против нападения животных. Паразитизм животных на растениях. Галлы. Мирмекофильные растения. Сожительства муравьев с эпифитами. Бессознательная культура грибов муравьями и другими животными. Животные в роли опылителей и распространителей семян и спор. Роль человека в жизни растений. Паразитизм растения на животных. Насекомоядные растения	953—970
Глава LXVIII. Географическое распространение отдельных видов растений. Ареал распространения. Акклиматизация и натурализация растений. Эндемизм. Главнейшие формации растительности. Растительность тропического пояса. Лесная формация — дождевой лес. Саванны. Мангровые болота. Растительность умеренных поясов. Субтропический пояс. Дождевой субтропический лес. Полустепные леса. Пампасы. Маквис. Холодная зона умеренных поясов. Лесная формация. Травянистая формация — луга и степи	970—995
Глава LXIX. Пустынная формация и ее географическое распространение. Растительность пустынь. Галофитная растительность. Верещатники. Болотная формация. Арктический пояс и его растительность. Тундра. Растительность гор. Пояса растительности в горах. Альпийская растительность. Растительность водная. Морская флора. Пресноводная флора. Растительность горячих источников. Растительность снега и льда	996—1017
Глава LXX. Важнейшие черты растительного царства, как целого. Организация протоплазмы. Приспособительная деятельность растения. Фотосинтез. Увеличение растительной массы путем увеличения массы индивидуума. Процесс видообразования. Процесс эволюции в организации. Вымирание видов. Половой процесс. Подавление локомоторной функции у растения	1017—1027
Литература	1027—1033





Типография
Отто Эльснера в Берлине
Печатание
на всех языках мира

POLSKA AKADEMIA NAUK
BIBLIOTEKA
Instytutu im. M. Nenckiego

8728



Типография
Отто Зальсера и Бернхардта
Печатание
на всех языках мира